

JAN BIAŁCZYK, ZBIGNIEW LECHOWSKI

## RUCHY SEJSMONASTYCZNE ORGANÓW ROŚLINNYCH

### THE SEISMONASTIC MOVEMENTS OF PLANT ORGANS

Szybkie reakcje ruchowe organów pewnych gatunków roślin w odpowiedzi na działanie różnych bodźców zewnętrznych były od dawna znane i stanowiły niezwykle interesujący obszar badań. Reakcje organów roślinnych były także często podstawą do szukania analogii i podobieństw z procesami występującymi w świecie zwierzęcym [86]. Istotne różnice wyrażają się jednak w tym, że rośliny w odróżnieniu od zwierząt nie wykształciły wyspecjalizowanego systemu nerwowego. W świecie zwierzęcym jest on odpowiedzialny za recepcję bodźców, ich przetwarzanie i szybkie przekazywanie informacji stymulujących odpowiedź organu lub organizmu. Pomimo braku systemu nerwowego rośliny posiadają swoisty system receptorowy, umożliwiający przetwarzanie i przekazywanie informacji indukujących reakcje ruchowe ich organów. Sprawność działania tego systemu u pewnych gatunków roślin jest porównywalna z działaniem wysoce wyspecjalizowanego systemu nerwowego zwierząt.

Opisywany typ reakcji organów roślinnych nazywany jest ogólnie ruchami sejsmonastycznymi i występuje u wielu roślin. Ruchy sejsmonastyczne są spowodowane nagłą zmianą turgoru komórek motorycznych, lub zmianami ich objętości albo równoczesnym wystąpieniem obydwóch typów odpowiedzi jednocześnie. Do bardziej znanych gatunków, wykazujących sejsmonastyczne ruchy liści należą: *Mimosa pudica*, *M. spegazzinii*, *Biophytum sensitivum*, *Cassia fasciculata*, *Neptunia plena* i inne [5, 11, 69, 79, 81, 83].

Drugą wielką grupę wykazującą ruchy sejsmonastyczne stanowią rośliny mięsożerne, które w aktywny sposób chwytają ofiary [43]. Mechanizm funkcjonowania ich pułapek jest oparty na szybkich zmianach turgoru pewnych partii komórek.

Interesującymi przykładami takich roślin są między innymi: *Utricularia* [88, 89], *Dionaea* [17, 20, 78, 105], *Aldrovanda* [7, 8, 9, 81] oraz niektóre grzyby zoofagiczne np. *Dactylella brachopoga* [45].

Innym wreszcie przykładem sejsmonastii są ruchy elementów kwiatowych, ułatwiające procesy zapylenia roślin. W przypadku podrażnienia nitki pręcikowej u *Berberis* następuje nagła zmiana turgoru komórek podstawy wywołująca gwałtowne uderzenie pręcika o słupek [18, 19, 33, 55, 100]. Po podobnym zadziałaniu bodźca u *Sparmannia* [18, 19], *Centaurea* [83, 85] i *Mahonia* [54] następuje kurczenie się pręcików. W rodzinach: *Asteraceae* charakterystyczny jest ruch szyjki słupka, a u *Bignoniaceae* ruchy znamion słupków [29, 80, 81], natomiast kurczenie się korony występuje u przedstawicieli *Gentianaceae*, a ruchy warzki u *Orchidaceae* [83]. W artykule na wybranych przykładach zostanie przedstawiona szczegółowa charakterystyka ruchu sejsmonastycznego, oraz ogólne procesy stanowiące podstawę jego mechanizmu.

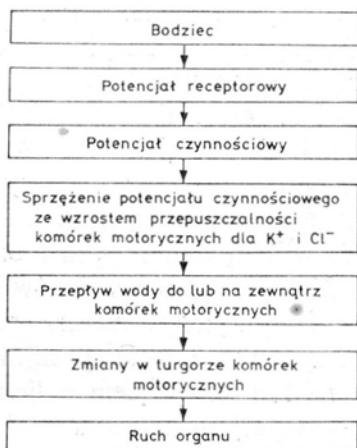
### **Procesy i przemiany w komórkach wrażliwych i motorycznych występujące po stymulacji**

Ruchy sejsmonastyczne organów roślinnych są zawsze poprzedzone działaniem bodźców: mechanicznych, elektrycznych, termicznych, chemicznych lub świetlnych. Elektryczna charakterystyka ruchu sejsmonastycznego jest zadziwiająco podobna do procesów zachodzących w systemie nerwowym zwierząt. Przebieg procesów od zadziałania bodźca do wywołania ruchu organów roślinnych obejmuje łańcuch reakcji przedstawionych schematycznie na ryc. 1. Bodziec jest percepowany poprzez wrażliwe komórki systemów ruchowych roślin. Natężenie bodźca wywiera istotny wpływ na odpowiedź centrum efektorowego. Bodźce indukujące ruchy sejsmonastyczne podlegają także powszechnej w fizjologii zasadzie stymulując reakcje „wszystko albo nic”. Ruch organów indukowany jest bodźcami o wartości ponadprogowej. Intensywne badania dotyczyły poszukiwania wyspecjalizowanych struktur (receptorów) w komórkach wrażliwych i motorycznych, odpowiedzialnych za odbieranie bodźców. Przeprowadzone przez Haberlandta [41] badania wydawały się wskazywać na możliwość generowania po zadziałaniu bodźca potencjału receptorowego poprzez elektrostatyczną interakcję powierzchni komórki wrażliwej lub poprzez włączenie specyficznej kombinacji kutikuli, ściany i ściśle z nią stowarzyszonej warstwy plazmolemy. Szczegółowa analiza elektronogramów wykonanych u *Dionaea* [17] nie wykazała żadnych istotnych różnic pomiędzy apikalnym a bazalnym biegunem komórek wrażliwych. Impulsem dla tych badań było stwierdzenie asymetrii polarności u podobnych funkcjonalnie komórek zwierzęcych, takich jak akustyczne receptory organu Cortiego [35, 44, 90] w uchu lub fotoreceptorowych komórek oka [87]. W świecie roślin przykładem podobnej asymetrii są statocysty korzenia. Amyloplasty spełniają w nich rolę statolitów lokując się na kompleksach retikulum endoplazmatycznego dolnej części komórki, podczas

gdy jądro komórkowe zlokalizowane jest na przeciwległym biegunie [82, 101]. Taka asymetria w strukturze komórki w wyniku działania sił grawitacji jest odpowiedzialna za grawistymulację korzenia.

Wrażliwe komórki *Dionaea* charakteryzuje bogato rozwinięty system retikulum endoplazmatycznego o niskiej gęstości rybosomów zawierający zarówno gładkie jak i szorstkie elementy [3, 11, 104].

W starszej literaturze wskazywano na retikulum endoplazmatyczne jako miejsce potencjalnej percepcji bodźca.



Ryc. 1. Ogólny schemat łańcucha reakcji prowadzących do indukcji ruchu sejsmonastycznego organów roślin wyższych

Komórki wrażliwe *Mimosa* i *Berberis* posiadają słabo rozwinięty system retikulum endoplazmatycznego [32]. Pary cystern zlokalizowane są 10 do 20 nm pod plazmolemą. Pomiędzy cysternami retikulum występują elektronowo gęste warstwy. Retikulum endoplazmatyczne jest odpowiedzialne za produkcję białek, prawdopodobnie także budujących elementy kurczliwe włączone w stymulację reakcji sejsmonastycznych. Mechanoreceptorowe komórki korykalnej warstwy poduszeczek liściowych *Mimosa* oraz nitki pręcikowej *Berberis* wykazują w budowie anatomicznej pewne charakterystyczne i podobne cechy. Ściana komórkowa warstwy zewnętrznej jest gruba [33] (około trzykrotnie grubsza od ściany pozostałych komórek motorycznych), pektynowo-celulozowa, głęboko pofałdowana, co zwiększa kontakt z plazmolemą. Występują w niej liczne plazmodesmy zebrane w pola plazmodesmalne [31, 34]. Charakterystyczne są także duże przestwory międzykomórkowe, ułatwiające zmianę rozmiarów komórki podczas reakcji ruchowej organu. Budowa taka umożliwia dobry kontakt z cytoplazmą, a równocześnie przestrzenie międzykomórkowe i ściana tworzą swoisty magazyn dla okresowego deponowania roztworu jonów. Ściany komórkowe są bardzo elastyczne, rozciągliwe, a ich własności elastyczne związane są z dużą koncentracją IAA w ich obrębie.

Stężenie IAA jest w nich trzykrotnie wyższe niż w innych kompartmentach komórki. Działanie IAA wyraża się modyfikacją stanu uporządkowania celulozowych struktur fibrylarnych [44, 60, 98, 102, 105].

W komórkach motorycznych stwierdzono także występowanie dwóch rodzajów wakuoli: koloidalnych oraz zawierających kompleksy materiałów taninopochodnych [33]. W przypadku rozmieszczenia cytoplazmy w całej przestrzeni komórki występują liczne małe wakuole, natomiast wakuole sprzężone z kompleksami tanin otaczają jądro komórkowe. Cytoplazma może występować także w formie warstwy brzeżnej i wówczas tworzy się jedna duża centralna wakuola, a wakuole „taninowe” pozostają w okolicy jądra komórkowego. System wakuolarny komórek wrażliwych zajmuje przeważającą powierzchnię komórki, a rozmieszczenie w niej wakuoli z kompleksami tanin stanowi o specyficznej asymetrii komórek wrażliwych. Zawartość tanin ulega zmianie w cyklu dzień/noc [91] a także podczas sejsmonastycznego ruchu poduszeczki liściowej [23, 31]. Polifenole, do których należą taniny, są grupą substancji heterogennych, występujących w komórkach w formie stałej lub rozpuszczonej [42, 61]. Związki te posiadają reaktywne grupy hydroksylowe, zdolne do tworzenia wiązań wodorowych z białkami lub innymi makrocząsteczkami pełniąc często funkcję chelatorów jonów metali. Transmembranowy przepływ  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  jest ściśle sprzężony z ruchem opartym na zmianach turgoru [66, 69]. W komórkach motorycznych w fazie spoczynkowej jony  $\text{Ca}^{2+}$  występują w formie związanej z taninami lub tonoplastem w licznych wówczas małych wakuolach komórkowych. Po stymulacji następuje uwolnienie jonów  $\text{Ca}^{2+}$ , kurczenie się lub zanik małych wakuoli z równoczesnym przemieszczeniem jonów  $\text{Ca}^{2+}$  do dużej centralnej wakuoli. Związkom polifenolowym przypisuje się rolę magazynowania, wiązania lub uwalniania jonów niezbędnych do wywołania elektrochemicznej przemiany. Z *Dionaea* wyizolowane zostały aktywno-miozyno-podobne kompleksy włókienek kurczliwych, których ilość wzrasta znacznie po stymulacji [50, 97]. Aktywność ich jest uzależniona od obecności jonów  $\text{Ca}^{2+}$  [50]. Zastosowanie specyficznych chelatorów wiążących jony  $\text{Ca}^{2+}$  jak np. EDTA [23] prowadziło do zmiany kinetyki ruchu sejsmonastycznego oraz ograniczenia jego intensywności. Kurczliwe elementy w postaci mikrofibrylli i mikrofilamentów występują głównie w wakuolach zawierających taniny [23, 31, 95, 97]. Po stymulacji obserwowano zmiany prowadzące do wzrostu stopnia ich uporządkowania. W komórkach wrażliwych i motorycznych występują one wówczas w postaci gęsto upakowanych struktur. Wskazuje to na ich prawdopodobny udział w inicjowaniu reakcji ruchowej.

Z uwagi na szybkość reakcji sejsmonastycznych często poniżej 1 s, badanie struktur komórkowych przed i po pobudzeniu stwarza wiele problemów. Wnikanie związków utrwalających wymaga czasu, a ich działaniu towarzyszyć może powstawanie i rejestrowanie artefaktów [33].

Do końca nie jest wyjaśniony sposób percepcji bodźców mechanicznych oraz wzbudzone przez nie sygnały elektryczne. Wielu badaczy uważa, że zmiany w strukturach systemu wakuolarnego oraz procesy zachodzące w obrębie retikulum endoplazmatycznego są włączone w indukcję sejsmonastycznych ruchów organów roślinnych.

## Potencjał receptorowy, potencjał czynnościowy i jego transmisja

W komórkach wrażliwych w wyniku oddziaływania bodźców mechanicznych pojawiają się szybkie i przemijające zmiany różnicowych potencjałów membranowych, które są przetwarzane w elektryczne sygnały i definiowane jako potencjały receptorowe [11, 83, 105]. Narastający potencjał receptorowy nie ulega rozprzestrzenianiu. Po przekroczeniu wartości progowej prowadzi on do szybkich zmian przepuszczalności membran i przemieszczania jonów w obrębie struktur komórkowych, tworząc falę potencjału czynnościowego. W komórkach wrażliwych *Dionaea muscipula* potencjał spoczynkowy plazmolemy wynosi około  $-80$  mV,

TABELA 1

Szybkość przewodzenia potencjałów czynnościowych (AP) w ruchu sejsmonastycznym różnych organów roślin. (Przykład tkanki zwierzęcej włączono dla porównania)

Gatunek	Organ	Bodziec	Szybkość przewodzenia AP [ $\text{mm} \cdot \text{s}^{-1}$ ]	Literatura
<i>Aldrovanda vesiculosa</i>	płat pułapki	elektryczny	40—120	[81]
<i>Dionaea muscipula</i>	płat pułapki	elektryczny	60—170	[78]
<i>Incarvillea grandiflora</i>	płat znamienia	mechaniczny	18	[84]
<i>Mimosa pudica</i>	ogonek liściowy	elektryczny	6—44	[76]
<i>Mimosa pudica</i>	pęd	elektryczny	40—50	[99]
<i>Mimosa pudica</i>	pęd	zranienie (cięcie lub przypalenie)	20—30	[74]
<i>Felix</i> (kot)	włókno nerwowe	elektryczny	85 tys. — 165 tys.	[40]

natomiast po mechanicznej stymulacji następuje depolaryzacja błony do wartości progowej wynoszącej około  $+80$  mV. Osiągnięcie wartości progowej uruchamia przemieszczanie potencjału czynnościowego. Potencjał czynnościowy jest rozprzestrzeniany w komórkach w czasie; liniowo lub we wszystkich kierunkach w jej obrębie. Szybkość transmisji potencjałów czynnościowych jest zróżnicowana gatunkowo (tab. 1) i w tkankach roślinnych waha się w szerokim zakresie od około  $2-3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  u *Mimosa* [74] do około  $17 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  u *Dionaea* [10, 78]. U roślin znane są dwa typy tworzenia potencjałów czynnościowych: a) potencjały wywołane chwilowym przemijającym wzrostem przewodnictwa dyfuzyjnego. Zmiana przepuszczalności membran dla określonego jonu prowadzi do przemijającej zmiany potencjału wakuolarnego. Np. przy transporcie jonów  $\text{Cl}^-$  u *Chara* potencjał membranowy może zmieniać się w szerokim zakresie od  $-40$  do  $-160$  mV [28, 48]. b) drugi typ generowania potencjałów czynnościowych tzw. metaboliczny związany jest z całkowitym obniżeniem przewodnictwa elektrycznego błon. Wartość jego zależna jest od puli ATP w komórce i aktywności pomp jonowych promujących sekrecję

jonów  $K^+$ . Procesy te występują w komórkach głównie podczas obniżania w nich turgoru i wydalania  $K^+$  i  $Cl^-$  [56, 57].

Fala potencjału czynnościowego po osiągnięciu struktur efektorowych ruchu (najczęściej są to komórki motoryczne) prowadzi do zmian przepuszczalności błon komórkowych, modyfikując stopień ich polarności. Ułatwione przemieszczanie jonów prowadzi do wytworzenia gradientu potencjału wody, a ostatecznie do

TABELA 2

Czasy latencji reakcji sejsmonastycznych w zależności od gatunku i rodzaju bodźca. (Dane dotyczące kurczenia się mięśnia żaby włączono dla porównania)

Gatunek	Bodziec	Odpowiedź ruchowa	Czas latencji w s	Literatura
<i>Aldrovanda vesiculosa</i>	elektryczny	zamknięcie pułapki	0,060	[9]
<i>Berberis vulgaris</i>	elektryczny	zagięcia pręcika	0,046	[55]
<i>Biophytum sensitivum</i>	mechaniczny	zamknięcie listków	0,010	[15]
<i>Dactylella brachopoga</i>	termiczny	zamknięcie pułapki	2	[45]
<i>Dionaea muscipula</i>	mechaniczny	zamknięcie pułapki	0,4—1,2	[78]
<i>Incarvillea grandiflora</i>	mechaniczny	zamknięcie płata znamienia	1,1—1,3	[84]
<i>Mahonia aquifolium</i>	elektryczny	zagięcie pręcika	0,052	[54]
<i>Mimosa pudica</i>	zranienie, oziębienie	zamykanie listków	1—3	[78]
<i>Sparmannia africana</i>	mechaniczny	zagięcie pręcika	0,8	[18]
<i>Stylidium crassifolium</i>	mechaniczny	zagięcie prętosłupa	0,100	[27]
<i>Utricularia vulgaris</i>	mechaniczny	otwarcie klapki pułapki	0,006	[51]
<i>Rana</i> (żaba)	elektryczny	kurczenie mięśnia uda	0,003	[68]

zmiany stanu turgorescencji i efektów ruchowych. Opisywane procesy zostaną przedstawione szczegółowo w dalszej części artykułu na przykładzie wybranych reakcji sejsmonastycznych niektórych organów roślinnych.

Szybkość reakcji sejsmonastycznych jest zróżnicowana gatunkowo i zależy również od rodzaju bodźca. W tab. 2 zestawiono przykłady okresów latencji. Szybkość otwarcia pułapki po mechanicznym zadziałaniu bodźca u *Utricularia vulgaris*, wynosząca 6 ms [51], jest porównywalna z okresem latencji skurczu mięśnia żaby [68].

### Inne czynniki stymulujące ruchy sejsmonastyczne

Reakcje sejsmonastyczne indukowane są także poprzez działanie innych czynników. Należą do nich bodźce elektryczne, wysokie natężenie światła, efekty wstrząsowe, wysokie wartości ciśnienia hydrostatycznego, a także bodźce traumatyczne

oraz szereg związków chemicznych. Bodźce elektryczne indukują reakcję sejsmonastyczną efektywnie szybciej, niż podobne działanie bodźców mechanicznych. Recepcja bodźców elektrycznych nie jest poprzedzona wcześniejszym tworzeniem potencjałów receptorowych w komórkach wrażliwych, a ich oddziaływanie wywiera bezpośredni wpływ na pasma komórek motorycznych [11]. Szybkość przewodzenia potencjału czynnościowego u *Mimosa pudica* po indukcji elektrycznej [99] określono na  $4\text{--}5\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , a w przypadku działania bodźca mechanicznego  $2\text{--}3\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  [71].

Wysokie natężenia światła mogą wywoływać sejsmonastyczne reakcje ruchowe poduszeczek liściowych 1, 2 lub 3 rzędu u *Mimosa* [6, 24, 36] i *Biophytum sensitivum* [65]. Światło o niskich natężeniach przyspiesza jednak u *Mimosa* powrót liści do stanu stacjonarnego [69]. Wrażliwość roślin na działanie bodźca świetlnego ulega zmianie w cyklu dobowym, a maksymalną wrażliwość wykazują rośliny w połowie fazy ciemnej [36]. Aktywny w indukcji ruchów sejsmonastycznych jest głównie niebieski zakres światła, a widmo działania tych reakcji wykazuje maksima przy około  $450\text{--}470\text{ nm}$  [38]. Światło o długości fali powyżej  $500\text{ nm}$  jest całkowicie nieaktywne. Trudno jednak jednoznacznie określić naturę fotorecepcji, ponieważ naświetlanie badanych roślin światłem o długości fali  $450\text{--}470\text{ nm}$  i  $620\text{--}670\text{ nm}$  po uprzednim krótkim działaniu ciemności znacznie przyspiesza zamykanie liści u *Mimosa* [6].

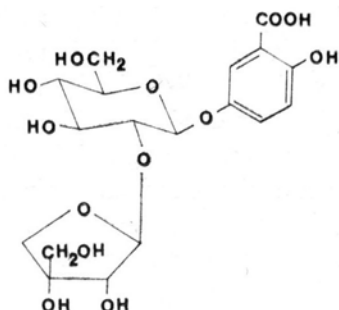
W ruchu nyktynastycznym wykazano udział fitochromu w stymulacji otwierania lub zamykania liści [12]. Opisane wyżej wyniki mogą sugerować ewentualny udział tego fotoreceptora także w procesach regulujących ruch sejsmonastyczny.

Ruchy sejsmonastyczne liści *Mimosa* wywoływane są także w wyniku oddziaływania efektów wstrząsowych. Obserwacje i opis takich reakcji roślin pochodzą z pracy A Costa z 1593 roku [2]. Reakcje zamykania liści u *Mimosa* indukowano również zmianami ciśnienia hydrostatycznego [37, 63, 64]. Nagłe zmiany temperatury prowadziły u *Aldrovanda* do sejsmonastycznego zamykania pułapki [8]. Reakcja jest znacznie szybsza w przypadku działania zmian gwałtownych, wolniejsza przy stopniowo narastających zmianach temperatury. Szybkość reakcji zależy także od początkowej temperatury przetrzymywania roślin. Czas reakcji wynikający z działania szoku termicznego wynosi  $2\text{--}50\text{ s}$  i jest znacznie wydłużony w porównaniu ze stymulacją elektryczną lub mechaniczną [9].

Szczególnie interesujące, zwłaszcza w najnowszych badaniach, okazało się oddziaływanie bodźców chemicznych. Chemorecepcja wydaje się odgrywać ważną rolę u roślin mięsożernych, pewne jednak sejsmonastyczne reakcje u *Mimosa* skłaniają część badaczy do formułowania nowych hipotez wyjaśniających ogólny mechanizm tego typu ruchów. Postuluje się, że rośliny mięsożerne zamykają pułapki w odpowiedzi na działanie obecnego na owadach kwasu moczowego [43].

W 1916 roku Ricca [62] obserwował w przypadku zranienia lub przypalenia liści *Mimosa* efekt zamknięcia liści. Jeszcze bardziej zaskakującym był rezultat identycznego zamykania liści u roślin nie poddanych działaniu bodźców traumatycznych, a jedynie zwilżonych ekstraktem z roślin po takiej stymulacji [30]. Efekty te znane są pod pojęciem czynnika Ricca, dały one początek rozległym studiom nad substancjami chemicznymi indukującymi reakcje sejsmonastyczne. Badania

koncentrowano głównie na *Mimosa pudica* i *M. spegazzinii* [73]. Wyniki wskazywały na obecność w roślinach poddanych działaniu bodźców traumatycznych bliżej nie określonej substancji chemicznej, która uzyskiwała aktywność w następstwie działania bodźców. Z innych badań wynikało, że odcięta gałązka *Mimosa* umieszczona w roztworze pewnych aminokwasów np. alaniny, kwasu glutaminowego czy innych [30], wykazywała reakcję zamykania listków. Sprawdzone działanie około 1000 związków chemicznych [79]. Badania te doprowadziły do sformułowania kilku istotnych wniosków. Roztwory niektórych aminokwasów wywoływały reakcję ruchową liści *Mimosa* w zasadzie przy wysokich stężeniach  $10^{-3}$ ,  $10^{-4}$  M [30], podczas gdy ekstrakt liści po działaniu bodźców traumatycznych indukował reakcję w rozcieńczeniach  $1,5 \times 10^{-8}$  [85]. Liście przed ekstrakcją potraktowane anestety-



Ryc. 2. Struktura chemiczna związku określanego jako „czynnik ruchu liści — 1” (LMF — 1, 73)

kami obniżały aktywność ekstraktu od 1/10 do 1/4 w porównaniu z kontrolą [79]. Znacznie większe obniżenie aktywności po podaniu anestetyków (do około 1/60) występuje w wodnych ekstraktach z pręcików *Berberis vulgaris* [100]. Stało się to podstawą przypuszczeń, że postulowany związek występuje w roślinie w formie nieaktywnej, a bodziec traumatyczny uruchamia procesy jego aktywacji. Za prawdziwością takiego przypuszczenia wydaje się także przemawiać fakt bardzo krótkiego czasu rzędu 70—120 ms od działania ekstraktów do wystąpienia potencjałów czynnościowych. Jest on znacznie krótszy od ujawnienia się potencjałów czynnościowych np. po stymulacji mechanicznej około 1—2 s [58]. W roku 1981 odkryto i wyizolowano z rośliny południowoafrykańskiej *Acacia karroo* nowy fitohormon [70]. W dwa lata później u *Mimosa pudica* z 23 kg świeżej masy roślinnej uzyskano 0,8 mg tej substancji. Przy pomocy precyzyjnych metod analityki biochemicznej poprzez rozpuszczenie i precypitację w metanolu, chromatografię jonowymienną, filtrację na żelach poliakrylamidowych oraz oczyszczenie na sefadeskach, uzyskano czystą formę krystaliczną związku [73]. Jego charakterystyki dokonano przy użyciu spektrofotometru UV i IR oraz analizę widm H-NMR. Ostatecznie określony został układ podstawników i jego budowa chemiczna (ryc. 2). Obecnie znanych jest pięć form tego fitohormonu, o różnej aktywności, które określano jako „czynniki ruchu liści” LMF [69, 70, 71]. Rodzaje podstawników decydują o aktywności tego fitohormonu, który został nazwany turgoryną. Turgoryna jest aktywna w in-



dukcji odpowiedzi w koncentracji  $3 \times 10^{-6}$  M [73]. Działanie sprawdzone zostało na szeregu obiektach roślinnych wykazujących ruchy sejsmo- lub nyktynastyczne np. *Oxalis stricta*, *O. deppeii*, *Abutilon grandiflorum* [72], co potwierdza jej uniwersalność i małą specyficzność. Turgoryna działa prawdopodobnie w interakcji z cyklicznymi nukleotydami, takimi jak 2'3'-cAMP, 2'3'cGMP i 3'AMP oraz 3'GMP jako kofaktorami [14, 73]. Indukuje ona poprzez zmianę potencjałów membranowych szybką falę potencjału czynnościowego, zmiany ciśnienia turgorowego i efekty ruchowe. Liczni badacze udokumentowali istotną rolę ATP i jego pochodnych w regulacji procesów związanych z ruchami sejsmonastycznymi organów roślinnych [13, 52, 53]. Dalsze szczegółowe badania potwierdziły istotne znaczenie turgoryny jako nowego roślinnego fitohormonu i jego identyfikację z określonymi uprzednio przez autorów czynnikami ruchu liści [69, 70, 71, 72].

### Sejsmonastyczne ruchy liści

Ruchy sejsmonastyczne liści występują między innymi w rodzinach: *Mimosaceae*, *Cesalpiniaceae*, *Fabaceae*, *Oxalidaceae*. Wrażliwość na działanie bodźców i szybkość ruchu jest zróżnicowana gatunkowo. U *Biophytum dendroides* poduszeczki liściowe, zlokalizowane bezpośrednio przy podstawie osadki liściowej, nie wykazują wrażliwości na działanie bodźców, pomimo że zachowują zdolność do wykonywania ruchów nyktynastycznych. Inne poduszeczki liściowe tego gatunku wykazują szybkie ruchy sejsmonastyczne [80]. U *Mimosa* natomiast po działaniu bodźca wszystkie poduszeczki liściowe reagują sejsmonastycznie. Listki zamykają się w kierunku pionowym. Ruch poduszeczki u *Mimosa* rozpoczyna się po potrąceniu liści i jest całkowicie ukończony po okresie wynoszącym 1—2 s [58]. Zamknięte listki powracają do stanu otwarcia po upływie około 8—15 minut. Stabilizację kąta ułożenia listków poprzedza często wysoka częstotliwość ich oscylacji [4, 47, 63]. Po przekształceniu bodźca na potencjał czynnościowy następuje jego rozprzestrzenianie w pobudzonych komórkach floemu i protoksylemu ogonka liściowego z prędkością  $2\text{—}5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  [77]. W czasie około 0,2 s po wytworzeniu potencjału czynnościowego w ogonku liściowym pojawia się potencjał czynnościowy w poduszeczce I rzędu, indukując przemieszczanie potencjałów czynnościowych w obrębie pobudzonych komórek tkanki motorycznej [77, 78]. Pomiary wykonane poprzez zastosowanie wewnątrzkomórkowych elektrod wykazały pobudzenie obydwu przeciwległych partii komórek poduszeczki (zwieracza i prostownika) [1]. Wartość potencjału czynnościowego w komórkach motorycznych partii zwieracza poduszeczki liściowej jest pięciokrotnie wyższa od wartości mierzonej w komórkach partii prostownika [79]. Takim zmianom stanu elektrycznego towarzyszy utrata turgoru komórek partii zwieracza poduszeczki. Mechanizm łączący sposoby oddziaływania potencjałów czynnościowych na szybkie zmiany turgoru w komórkach motorycznych nie został dotychczas wyjaśniony. W oparciu o przeprowadzone badania, głównie na przedstawicielach *Mimosaceae*, w kompleksie komórek mo-

torycznych poduszczeni liściowej wykazano trzy rodzaje zmian, występujące po pobudzeniu elektrycznym. Bezpośrednim następstwem potencjału czynnościowego jest szybka utrata jonów  $K^+$  oraz ich przemieszczanie do przestworów międzykomórkowych, komórek parenchymatycznych protoksylemu lub rurek sitowych. Jony  $K^+$  są w nich okresowo magazynowane [93]. W wyniku przemieszczania jonów  $K^+$  w komórkach motorycznych ulega obniżeniu wartość potencjału osmotycznego oraz zawartość wody, co prowadzi do obniżenia turgoru.

W komórkach nie pobudzonych występują liczne drobne wakuole tanninowe, sprzężone z jonami  $Ca^{2+}$  i  $K^+$  [5, 92]. Campbell i wsp. [22] zastosowali metodę mikrosondy elektronowej do badania głęboko zamrożonych skrawków tkanek z poduszczeń liściowych w różnych fazach ruchu. Zamrożenie uniemożliwiało ewentualną migrację jonów. Uzyskane wyniki potwierdziły dużą zawartość  $K^+$  w tanninowych wakuolach w komórkach motorycznych w okresie przed pobudzeniem, a także sekrecję jonów  $K^+$  po pobudzeniu i ich magazynowanie w przestworach międzykomórkowych podczas ruchu poduszczeni. Proces wydzielania jonów  $K^+$  nie wyjaśnia jednak bardzo szybkiego obniżenia turgoru w komórkach motorycznych poduszczeń liściowych *Mimosa* [5, 58, 83].

Po pobudzeniu komórek motorycznych liczba drobnych wakuoli ulega zmniejszeniu. Z kompleksów tanninowych uwalniane są jony  $Ca^{2+}$ , przemieszczane następnie do powstającej wówczas dużej centralnej wakuoli. Zmianie ulega stopień przepuszczalności błon komórkowych [95]. Z tą fazą ruchu związany jest także znaczny przyrost liczby włókien aktyno-miozyno-podobnych połączonych z tonoplastem dużej centralnej wakuoli [96]. Jony  $Ca^{2+}$  są niezbędne dla uaktywnienia kompleksów kurczliwych. Aktyno-miozyno podobne elementy kurczliwe, zmieniając konformację białek, wpływają na wzrost przepuszczalności membran, ułatwiając przez to sekrecję jonów  $K^+$  i innych składników osmotikum [67, 95]. Zdolność mikrofilamentów do wiązania się z ciężką meromiozyną mięśni jest znaną metodą identyfikacji aktyny [59]. Przeprowadzone w komórkach motorycznych *Mimosa* testy nie potwierdziły jednak obecności w nich aktyny [69].

Siarczan protaminy, interferując z białkami kurczliwymi i połączonymi z nimi ATP-azami, powoduje zamykanie listków *Mimosa* bez uprzedniej stymulacji. Hamuje on także ich otwieranie [26]. Aktywność ATP-az badano histochemicznie w ekstraktach z poduszczeń liściowych *Mimosa* [52, 53, 94]. Oczyszczona ATP-aza wykazywała zmiany lepkości po dodaniu ATP, jednak wyłącznie wówczas gdy frakcje połączeń białkowych dodawane były do inkubacyjnego medium [13]. Jest to zgodne z hipotezą zakładającą interakcję ATP-az z białkami kurczliwymi. Dodanie EDTA, powodując wiązanie dwuwartościowych kationów hamuje jednocześnie sejsmonastyczne ruchy liści *Mimosa*. Lantan jest także inhibitorem transportu  $Ca^{2+}$ , jego działanie wiąże się z zahamowaniem transmisji potencjałów czynnościowych w komórkach motorycznych oraz hamowaniem ruchów sejsmonastycznych [23]. Wyniki te świadczą o niezbędności jonów  $Ca^{2+}$  dla obydwu procesów tj. stymulacji przewodzenia potencjałów czynnościowych oraz ich sprzężenia z mechanizmem ruchu sejsmonastycznego. Wzrost turgoru komórek motorycznych poprzedzony jest zawsze resorpcją jonów  $K^+$ .

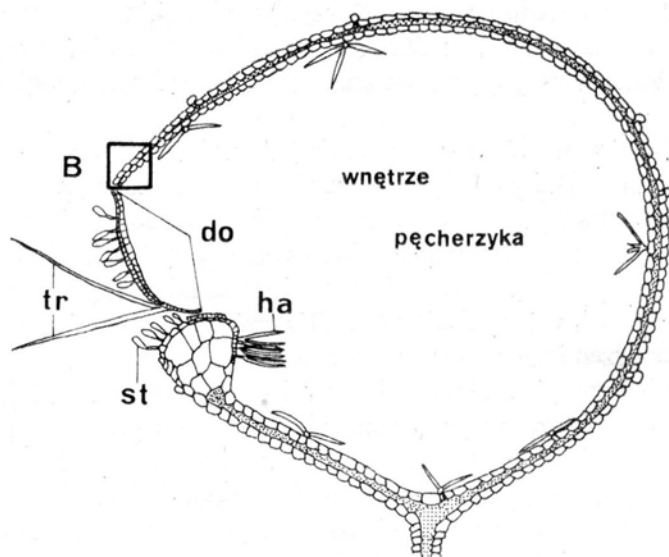
## Sejsmonastyczne ruchy roślin mięsożernych

Wiele roślin mięsożernych wykazuje szybkie ruchy ułatwiające chwytanie owadów lub drobnych skorupiaków. Przemiany bodźców w elektryczne sygnały i ich transmisja w obrębie pułapek roślinnych uruchamia także mechanizm reakcji oparty na zmianach turgoru w pewnych ich partiach. Szczegółowo procesy te zostaną przedstawione na interesujących przykładach roślin, występujących w dwóch oddzielnych środowiskach życia: *Dionaea* (na lądzie) oraz *Utricularia* (w wodzie). Rośliny mięsożerne występują przeważnie na stanowiskach ubogich w naturalne źródła azotu.

*Dionaea*. Pułapką u *Dionaea muscipula* jest liść zbudowany z dwóch płatów połączonych ze sobą jak gdyby formą zawiasu. Na każdym z płatów na górnej powierzchni występują po 3 włoski wrażliwe, zdolne do odbierania bodźców [20, 25]. Mechaniczna stymulacja wywołuje w nich tworzenie potencjałów czynnościowych o wartości zależnej od siły bodźca i czasu jego działania [11]. Po podrażnieniu jednego z sześciu włosków czuciowych *Dionaea* następuje generacja potencjału czynnościowego przemieszczanego we wszystkich kierunkach w obrębie pułapki. Stadium refrakcji bezwzględnej wynosi poniżej 1 s [16, 78]. Najważniejsze są jednak sygnały elektryczne kierowane do pasma komórek motorycznych, zlokalizowanych u podstawy obu części aparatu chwytającego. Uruchomienie zamykania pułapki indukowane jest przez przynajmniej dwukrotne podrażnienie jednego z włosków czuciowych [20, 25], lub dwa różne włoski muszą otrzymać przynajmniej po jednej stymulacji mechanicznej [16, 78]. Jednak nie całe włoski lecz wyłącznie zlokalizowane u ich podstawy komórki wrażliwe zdolne są do odbierania stymulacji. Działanie dwóch bodźców w okresie około 20 s nie prowadzi do całkowitego zamknięcia pułapki *Dionaea*. Kompletne zamknięcie następuje dopiero po sześciu kolejnych stymulacjach. Liczba bodźców wymagana dla całkowitego zamknięcia pułapki zależy od przerw pomiędzy kolejnymi stymulacjami oraz czasu działania bodźca mechanicznego [16, 20, 21]. W środowisku naturalnym całkowite zamknięcie pułapki *Dionaea* wywołują gwałtowne ruchy próbujących się uwolnić owadów. W przypadku działania bodźców w odstępach około 20 minut dla zamknięcia pułapki niezbędne jest aż 19 stymulacji [16]. Opisane reakcje podkreślają wyjątkowe cechy aparatu chwytającego u *Dionaea*: może on rejestrować stymulacje wykazując swoistą „prymitywną pamięć”, a także umiejętność selekcji bodźców. W niektórych przypadkach prowadzi to do ich całkowitej ignorancji, stanowiąc zabezpieczenie przed oddziaływaniem deszczu i innych czynników atmosferycznych. Podobnie jak w systemie nerwowym zwierząt [11, 83], także u *Dionaea* występuje ułatwiony transport potencjałów czynnościowych. Wykazano doświadczalnie, że po wytworzeniu pierwszego potencjału czynnościowego po okresie 3—5 s, szybkość przewodzenia następnego potencjału czynnościowego jest czterokrotnie szybsza [78]. Zwiększenie odstępu pomiędzy kolejnymi stymulacjami do 60 s prowadzi podobnie jak w systemach zwierzęcych do zaniku zdolności ułatwionej transmisji potencjałów czynnościowych [11]. Mechanizm akumulacji sygnałów w ewentualnej „pamięci”

jest całkowicie nieznaną. Brak również dowodów na ewentualne sprzężenie tych procesów z wartością potencjałów receptorowych [46].

Ekstrakty z pułapki *Dionaea* trawiącej schwyte ofiary, dawkiwane następnie na płyty aparatu chwytnej pozostającej w stanie otwarcia innej roślinie, wywoływały pojawienie się w niej potencjałów czynnościowych i zamknięcie pułapki [79]. Efekt ten tłumaczy stan kompletnego zamknięcia pułapki w czasie trawienia schwy-



Ryc. 3. Przekrój anatomiczny pęcherzyka chwytnej *Utricularia* wg Goebel'a [39]; B — partia pęcherzyka zbudowana z cienkościennych komórek pozbawionych kutikuli, do — klapka pułapki, ha — wewnętrzne włoski czuciowe pułapki, st — włoski otaczające otwór pułapki, tr — zewnętrzne włoski czuciowe pułapki

tanych ofiar. W przypadku mechanicznych stymulacji otwarcie zamkniętej pułapki następuje po około 10 godz. Pułapki z uwięzioną ofiarą pozostają zamknięte przez około 10 dni. Wyniki te wydają się sugerować ważny udział chemotropicznego działania w procesach regulacji stanu zamknięcia pułapek *Dionaea* [51].

*Utricularia*. Spośród roślin mięsożernych niezwykle szybkie zamknięcie pułapki jest charakterystyczne dla wodnej rośliny *Utricularia* [88, 89]. Na brzeżnych partiach liści *Utricularia* powstają pęcherzyki lub małe komory spełniające rolę pułapek (ryc. 3). Ściany pęcherzyka wyścielane z zewnętrznej i wewnętrznej strony warstwą komórek parenchymatycznych. Na przedstawionym schemacie zaznaczono także partie nieskutynizowanych cienkościennych komórek (B). W płaszczu pęcherzyka *Utricularia* są one zlokalizowane w pobliżu „chwytnej otwory”, stanowiąc rodzaj zawiasu [39]. Widoczny na schemacie jeden z wrażliwych na bodźce włosków (tr) po stymulacji przekazuje sygnał i uruchamia błyskawicznie otwarcie klapki. Czas reakcji wynosi około 6 ms, a ponowne zamknięcie pęcherzyka następuje po około 30 ms [51] i przy braku dodatkowych impulsów mechanicznych bywa ono na ogół niekompletne. Podrażnienie komórek u podstawy otwory „drzwiowego” od strony

wewnętrznej pęcherzyka (ha) prowadzi do jego szczelnego zamknięcia. Po uwięzieniu ofiary gruczoły znajdujące się w wewnętrznej warstwie pęcherzyka wydzielają enzymy trawienne do jego światła. Pułapka pozostaje wówczas przez dłuższy czas zamknięta, a czas ten zależy od wielkości zdobyczy (zazwyczaj są to małe stawonogi). Niezwykle interesujący jest fakt, że podczas życia rośliny wytwarzane są ciągle nowe pęcherzyki-pułapki, stare ulegają stopniowemu obumieraniu.

Mechanizm funkcjonowania pułapki jest stosunkowo skomplikowany. Nieznany jest sposób recepcji i transmisji bodźca [11] do komórek generujących potencjał czynnościowy, a w jego następstwie powstanie zmian turgoru. Po pobudzeniu nieskutynizowane komórki rozpoczynają aktywne wydzielanie jonów  $\text{Cl}^-$  i innych z wewnętrznej warstwy komórek parenchymatycznych na zewnątrz pęcherzyka. Procesy te związane są także z równoczesnym wydzielaniem na zewnątrz wody. Podczas procesów regulacyjnych objętość pęcherzyka zmniejsza się o około 30%, przy równoczesnym obniżeniu ciśnienia hydrostatycznego w jego obrębie o około 0,12 bara [88, 89]. Stężenie soli wewnątrz pęcherzyka jest zazwyczaj wyższe od środowiska zewnętrznego [107]. Po stymulacji mechanicznej stosunek jonów w świetle pęcherzyka w odniesieniu do środowiska zewnętrznego jest wyższy, a koncentracja w mM dla niektórych jonów wynosi odpowiednio:  $\text{Na}^+$  — 7,8/2,0,  $\text{K}^+$  — 3,5/0,2,  $\text{Cl}^-$  — 4,7/2,7. W takiej sytuacji zarówno potencjał osmotyczny jak i ciśnienie hydrostatyczne tworzą gradienty w kierunku do wnętrza pułapki. W środowisku życia rośliny ułatwia to zasysanie ofiary do wnętrza pęcherzyka wraz z prądem wody.

W regulację przepływu wody do środowiska zewnętrznego włączona jest aktywna pompa chlorowa, odpowiedzialna za sekrecję jonów  $\text{Cl}^-$  do wakuoli komórek wyścielających wnętrze pęcherzyka. Hyperpolaryzacja błony komórkowej może osiągać wówczas wartość około  $-300$  mV [88]. Import  $\text{Cl}^-$  jest balansowany poprzez transport jonów  $\text{Na}^+$ . Wzrost stężenia  $\text{NaCl}$  w wakuolach komórek parenchymatycznych obniża ich potencjał wody, a w konsekwencji powoduje pobieranie wody, wzrost ciśnienia turgorowego i spadek ciśnienia hydrostatycznego w świetle pęcherzyka.

Potraktowanie warstwy nieskutynizowanych komórek w pobliżu otworu pułapki 1 mM  $\text{NaN}_3$  lub obniżenie w tym regionie temperatury do  $2^\circ\text{C}$  redukuje dopływ energii dla elektrogenicznej pompy  $\text{Cl}^-$  [89]. Zewnętrznym objawem braku jej aktywności jest obserwowany w takich przypadkach brak zmian w objętości pęcherzyka. Doświadczenia te potwierdzają także wysoką nieprzepuszczalność pozostałej partii komórek ścian pęcherzyka dla wody.

Przedstawiony przebieg procesów związanych ze zjawiskiem ruchu sejsmonastycznego organów roślinnych nie obejmuje wyczerpującego opisu znanych dotychczas wyników badań. Autorom zależało na przedyskutowaniu i porównawczym przedstawieniu charakterystycznych przykładów reakcji sejsmonastycznych ze szczególnym uwzględnieniem reakcji pomiędzy stymulacją, generowaniem impulsu elektrycznego, odpowiedzią ruchową organu oraz ogólnym mechanizmem reakcji.

## LITERATURA

- [1] Abe T., Oda K., 1976. Resting and action potentials of excitable cells in the main pulvinus of *Mimosa pudica*. *Plant Cell Physiol.* 17: 1343—1346.
- [2] A. Costa C., 1593. *Aromatum et medicamentorum in Orientali India nascentium Liber*, 2<sup>nd</sup> ed., str. 223—312. Antwerpen.
- [3] Ades H. W., Engström H., 1974. Anatomy of the inner ear. W: *Handbook of sensory physiology*, Vol. 5, pt. 1: Auditory systems, str. 125—158, Keidel W. D., Neff W. D., eds. Springer, Berlin—Heidelberg—New York.
- [4] Aimi R., 1963. Studies on the irritability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. *Bot. Mag.* 76: 374—380.
- [5] Allen R. D., 1969. Mechanism of seismonasty reaction in *Mimosa pudica*. *Plant Physiol.* 44: 1101—1107.
- [6] Applewhite P. B., Gardner F. T., 1971. Rapid leaf closure of *Mimosa* in response to light. *Nature* 233: 279—280.
- [7] Ashida J., 1934. Studies on the leaf movement of *Aldrovanda vesiculosa* L. II. Process and mechanism of the movement. *J. Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B.* 9: 141—244.
- [8] Ashida J., 1935. Studies on the leaf movement of *Aldrovanda vesiculosa* L. II. Effect of mechanical, electrical, thermal, osmotic and chemical influences. *J. Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B.* 11: 55—113.
- [9] Ashida J., 1937. Studies on the leaf movement of *Aldrovanda vesiculosa* L. III. Reaction time in relation to temperature. *Bot. Mag.* 51: 505—513.
- [10] Benolken R. M., Jacobson S. L., 1970. Response properties of a sensory hair excised from Venus' fly-trap. *J. Gen. Physiol.* 56: 64—82.
- [11] Bentrup F. W., 1979. Reception and transduction of electrical and mechanical stimuli. W: *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*, Vol. 7, str. 42—70, Haupt W., Fleinleib M. E., eds. Springer, Berlin—Heidelberg—New York.
- [12] Białczyk J., Lechowski Z., 1986. Fizjologiczne aspekty nyktnastycznych ruchów liści. *Wiad. Bot.* 30: 145—162.
- [13] Biswas S., Bose D. M., 1972. An ATP-ase in sensitive plant *Mimosa pudica*. I. Purification and characterization. *Arch. Bioch. Biophys.* 148: 199—207.
- [14] Bolling J., Mayer K., Mayer W.-E., Engelmann W., 1978. Effects of cAMP, theophylline, imidazole and 4/3,4-dimethoxybenzyl/2-imidazolidone on the leaf movement rhythm of *Trifolium repense* test of the cAMP hypothesis of circadian rhythms. *Planta* 141: 225—260.
- [15] Bose J. C., 1913. *Researches on irritability of plants*. Longman, Green and Co., London.
- [16] Brown W. H., 1916. The mechanism of movement and the duration of the effect of stimulation in the leaves of *Dionaea*. *Am. J. Bot.* 3: 68—90.
- [17] Buchen B., Hensel D., Sievers A., 1983. Polarity in mechanoreceptor cells of trigger hairs of *Dionaea muscipula* Ellis. *Planta* 158: 458—468.
- [18] Bünning E., 1934. Elektrische Potentialänderungen an seismonastisch gereizten Staubfäden. *Planta Berlin* 22: 251—268.
- [19] Bünning E., 1959. Die seismonastisch Reaction. W: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Vol. 1., Part 1, str. 184—242, W. Ruhland ed. Springer, Berlin.
- [20] Burdon-Sanderson J. S., Page J. F. M., 1876. On the mechanical effects and on the electrical disturbance consequent on excitation of the leaf of *Dionaea muscipula*. *Proc. Roy. Soc.* 25: 411—434.
- [21] Burdon-Sanderson J., 1911. The excitability of plants. W: Sir John Burdon-Sanderson, a memoir which a selection from his papers. str. 187—197. G. Burdon-Sanderson ed. Clarendon Press, Oxford.
- [22] Campbell N. A., Garber R. C., Sitka K. M., Satter R. L., Morrison G. H., 1980. Ion redistribution in the tertiary pulvinus of *Mimosa pudica* during rapid leaf movement. *Plant Physiol. Suppl.* 65: 163.

- [23] Campbell N. A., Thompson W. W., 1977. Multivacuolate motor cells in *Mimosa pudica* L. *Ann. Bot.* 41: 1361—1362.
- [24] Darwin C. R., 1881. *The power of movement in plants*. New York: D. Appleton and Co.
- [25] DiPalma J. R., McMichael R., DiPalma M., 1966. Touch receptor of Venus flytrap, *Dionaea muscipula*. *Science* 152: 539—540.
- [26] Driesche T. Vanden, 1963. Implication of contractile proteins in the leaf movement in *Mimosa pudica* L. *Ann. Physiol. Veget. Univ. Bruxelles* 8: 101—112.
- [27] Findlay G. P., Findlay N., 1975. Anatomy and movement of the column in *Stylidium*. *Aust. J. Plant Physiol.* 2: 597—621.
- [28] Findlay G. P., Hope A. B., 1976. Electrical properties of plant cells: methods and findings. W: *Encyclopedia of plant physiology*, New Series Vol. 2, part A, U. Lüttge, Pitman M. G. eds. str. 53—92. Springer, Berlin.
- [29] Findlay G. P., Pallaghy C. K., 1978. Potassium chloride in the motor tissue of *Stylidium*. *Austr. J. Plant Physiol.* 5: 219—229.
- [30] Fitting H., 1930. Untersuchungen über die endogene chemonastie bei *Mimosa pudica*. *Jahrbücher wiss. Bot.* 72: 700—775.
- [31] Fleurat-Lessard P., 1979. Cytophysiologie et sensorio-motricite de la sensitive *Mimosa pudica* L. These Doct. Fac. Sci. Poitiers str. 221.
- [32] Fleurat-Lessard P., 1986. Specialized formations of endoplasmic reticulum in parenchyma cells of *Mimosa pudica* L. *Protoplasma* 130: 1—4.
- [33] Fleurat-Lessard P., Millet B., 1984. Ultrastructural features of cortical parenchyma cells ('Motor cells') in stamen filaments of *Berberis canadensis* Mill. and tertiary pulvini of *Mimosa pudica* L. *J. Exp. Bot.* 35: 1332—1341.
- [34] Fleurat-Lessard P., Roblin G., 1982. Comparative histocytology of the petiole and the main pulvinus in *Mimosa pudica* L. *Ann. Bot.* 59: 83—92.
- [35] Flock A., 1971. Sensory transduction in hair cells. W: *Handbook of sensory physiology*. Vol. 1: Principles of receptor physiology, str. 396—441, Loewenstein W. R. ed. Springer, Berlin—Heidelberg—New York.
- [36] Fondeville J. C., 1963. La photostimulation chez *Mimosa pudica*. *C. R. Soc. Biol.* 157: 1291—1294.
- [37] Fondeville J. C., 1969. Une plante cobaye: la Sensitive. *Nucleus* 10: 180—190.
- [38] Fondeville J. C., Schneider M. J., Borthwick H. A., Hendricks S. B., 1967. Photocontrol of *Mimosa pudica* L. leaf movement. *Planta* 75: 228—238.
- [39] Goebel K., 1932. *Organographie der Pflanzen*. 3rd. ed. Jena, Fischer.
- [40] Grundfest H., Campbell B., 1942. Origin, conduction and termination of impulses in the dorsal spino-cerebellar tract of cats. *J. Neurophysiol.* 5: 274—294.
- [41] Haberlandt G., 1906. *Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize*. 2<sup>nd</sup> edn. Engelmann, Leipzig.
- [42] Haslam E., 1979. Vegetable tannins. W: *Recent advances in phytochemistry*, Vol. 12, Biochemistry of plant phenolics, str. 475—523, Swain T., Harborne J. B., Van Sumere C. F. eds. Plenum Press, New York—London.
- [43] Heslop-Harrison Y., 1978. Carnivorous plants. *Sci. Am.* str. 104—115.
- [44] Hudspeth A. J., Corey D. P., 1977. Sensitivity, polarity and conductance change in the response of vertebrate hair cells to controlled mechanical stimuli. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74: 2407—2411.
- [45] Insell J. P., Zachariak K., 1978. The mechanism of the ring trap of the predacious hyphomycete *Dactylella brachopoga* Dreschler. *Protoplasma* 95: 175—191.
- [46] Jacobson S. L., 1965. Receptor response in Venus's flytrap. *J. Gen. Physiol.* 49: 117—129.
- [47] Jonas H., 1976. *Mimosa pudica* L., responses to electrical and mechanical stimuli, cardenolides and light. *Z. Pflanzenphysiol.* 80: 395—406.
- [48] Kikuyama M., Tazawa T., 1976. Tonoplast action potential in *Nitella* in relation to vacuolar chloride concentration. *J. Memb. Biol.* 29: 95—110.
- [49] Kumon K., Tsurumi S., Suda S., 1984. IAA-induced hyperpolarization of the membrane potential in isolated cells from *Mimosa pulvinus*. *Bot. Mag.* 97: 483—487.

- [50] Lea H. W., 1976. A muscle contracting substance from a plant's closing fly-trap. *Planta* 129: 39—41.
- [51] Lloyd F. E., 1942. *The Carnivorous Plants*. Chronica Botanica Co. Waltham, Massachusetts.
- [52] Lyubimova M. N., Demyanovskaya N. S., Fedorovich J. B., Itomlenskite J. V., 1964. Participation of ATP in the motor function of the *Mimosa pudica* leaf. *Biokhimiya* 29: 774—779.
- [53] Lyubimova M. N., Fain F. S., Demyanovskaya N. S., 1969. Ultrasoni isolation of structural protein possessing Mg-ATPase activity from pulvini of *Mimosa pudica*. *Dokl. Akad. Nauk ZSRR* 185: 206—209.
- [54] Millet B., 1976. Etude cinetique de la courbure des etamines du *Mahonia aquifolium* Pursh. Nutt. stimulees electriquement. *Ann. Sci. Univ. Besancon* 17: 75—80.
- [55] Millet B., Thibert P., 1976. Enregistrement de la reponse mecanique des etamines de *Berberis* stimulees electriquement. *Comp. Sean Soc. Biol.* 170: 87—94.
- [56] Mummert H., Gradmann D., 1976. Voltage-dependent potassium fluxes and the significance of action potentials in *Acetabularia*. *Biochem. Biophys. Acta* 443: 443—450.
- [57] Nuccitelli R., Jaffe L. F., 1976. The ionic components of the current pulses generated by developing fucoid eggs. *Dev. Biol.* 49: 518—531.
- [58] Oda K., Abe T., 1972. Action potential and rapid movement in the main pulvinus of *Mimosa pudica*. *Bot. Mag.* 85: 135—146.
- [59] Palevitz B. A., Hepler P. K., 1975. Is P-protein active-like? Not yet. *Planta* 125: 261—271.
- [60] Pilet P. E., Roland J. C., 1974. Growth and extensibility of collenchyma cells. *Plant Sci. Lett.* 2: 203—207.
- [61] Reeve R. M., 1951. Histochemical tests for polyphenols in plant tissues. *Stain Technol.* 26: 91—96.
- [62] Ricca U., 1916. Soluzione d'un problema di fisiologia. La propagazione di stimulo nella *Mimosa*. *Nuovo Giornale Botanico Italiano, Nuova Serie* 23: 51—170.
- [63] Roblin G., 1976. Experimental analysis of seismonastic movement in the sensitive plant. *Nature* 261: 437—438.
- [64] Roblin G., 1979. *Mimosa pudica*: a model for the study of the excitability in plants. *Biol. Rev.* 54: 135—153.
- [65] Roblin G., Gavaudan P., 1974. Caractere differentiel de la photostimulation chez diverses plantes douees de proprietes sensorio-motrices. *C. R. Soc. Biol.* 168: 781—787.
- [66] Samejima M., Sibaoka T., 1980. Changes in the extracellular ion concentration in the main pulvinus of *Mimosa pudica* during rapid movement and recovery. *Plant Cell Physiol.* 21: 467—479.
- [67] Sanberg P. R., 1976. Neutral capacity in *Mimosa pudica*: a review. *Behav. Biol.* 17: 435—452.
- [68] Sandow A., 1944. Studies on the latent period of muscular contraction. General properties of latency relaxation. *J. Cell. Comp. Physiol.* 24: 221—256.
- [69] Satter R. L., 1979. Leaf movements and tendril curling. W: *Encyclopedia of plant physiology*, New Series Vol. 7: Physiology of movements, str. 442—484, Haupt W., Feinleib M. E. eds. Springer, Berlin—Heidelberg—New York.
- [70] Schildknecht H., Schumacher K., 1981. Ein hoch wirksamer leaf movement factor aus *Acacia karroo*. *Chem. Ztg.* 105: 287—290.
- [71] Schildknecht H., Schumacher K., 1982. Über einen weiteren leaf movement factor aus *Acacia karroo*. *Chem. Ztg.* 106: 421—424.
- [72] Schildknecht H., Schumacher K., 1983. Ein neues nyctinasten des aufrechten sauerklees *Oxalis stricta*. *Chem. Ztg.* 107: 233—236.
- [73] Schildknecht H., 1983. Turgorins, hormones of the endogeneous daily rhythms of higher organized plants-detection, isolation, structure, synthesis and activity. *Angewandte Chemic* 22: 695—710.
- [74] Sibaoka T., 1950a. Action potential and conduction of excitation in the leaf of *Mimosa pudica*. *Science Raports of the Tohoku Univ. 4th Series Biology*, 18: 362—369.
- [75] Sibaoka T., 1950b. Nature of conduction of excitation in the petiole of *Mimosa pudica*. *Sci. Rep. Tohoku Univ., 4th Ser. Biol.* 18: 370—376.
- [76] Sibaoka T., 1954. Conduction mechanism of excitation in the petiole of *Mimosa pudica*. *Sci. Rep. Tohoku Univ., 4th Ser. Biol.* 20: 139—157.



- [77] Sibaoka T., 1962. Excitable cells in *Mimosa*. *Science* 137: 226.
- [78] Sibaoka T., 1966. Action potentials in plant organs. Symposium of the Soc. Exp. Biol. 20: 49—74.
- [79] Sibaoka T., 1969. Physiology of rapid movements in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20: 165—184.
- [80] Sibaoka T., 1973. Transmission of action potentials in *Biophytum*. *Bot. Mag.* 86: 51—62.
- [81] Sibaoka T., 1980. Action potentials in *Biophytum*. *Bot. Mag.* 86: 51—62.
- [82] Sievers A., Hensel W., 1982 The nature of graviperception. W: Plant growth substances, str. 497—506, Wareing P. F. ed. Academic Press, London—New York.
- [83] Simons P. J., 1981. The role of electricity in plant movements. *New Phytol.* 87: 11—37.
- [84] Sinyukhin A. M., Britikov E. A., 1967. Action potentials in the reproductive system of plants. *Nature* 215: 1278—1280.
- [85] Soltys A., Umrath K., 1936. Über die Erregungssubstanz der Mimosoiden. *Biochemische Zeitschrift* 284: 247—255.
- [86] Stern K., 1924. *Elektrophysiologie der Pflanzen*. Monographien aus den Gesamtgebiete der Physiologie der Pflanzen und der Tiere, Vol. IV. Springer, Berlin.
- [87] Stieve H., 1979. Charge separation by rhodopsin-containing photosensory membranes. W: Light-induced charge separation in biology and chemistry. str. 503—523, Gerischer H., Katz J. J. eds. Dahlem Konferenzen, Berlin.
- [88] Sydenham P. H., Findlay G. P., 1973. The rapid movement of the bladder of *Utricularia* sp. *Austr. J. Biol. Sci.* 26: 1115—1126.
- [89] Sydenham P. H., Findlay G. P., 1975. Transport of solutes and water by resetting bladders of *Utricularia*. *Austr. J. Plant Physiol.* 2: 335—351.
- [90] Thurm U., 1965. An insect mechanoreceptor. I. Fine structure and adequate stimulus. II. Receptor potentials. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 30: 75—94.
- [91] Toriyama H., 1954. Observational and experimental studies of sensitive plants. II. On the changes in motor cells of diurnal and nocturnal conditions. *Cytologia* 19: 29—40.
- [92] Toriyama H., 1955. Observational and experimental studies of sensitive plants. VI. Migration of potassium in the primary pulvinus. *Cytologia* 20: 367—377.
- [93] Toriyama H., 1962. Observational and experimental studies on the sensitive plants. XV. The migration of potassium in the petiole of *Mimosa pudica*. *Cytologia* 27: 431—442.
- [94] Toriyama H., 1963. Histochemical detection of ATP-ase activity in motor tissue of *Mimosa pudica*. *Bot. Mag.* 76: 79—80.
- [95] Toriyama H., Jaffe M. J., 1972. Migration of calcium and its role in the regulation of seismonasty in the motor cells of *Mimosa pudica* L. *Plant Physiol.* 49: 72—81.
- [96] Toriyama H., Satô S., 1969. Electron microscope observation of the motor cell of *Mimosa pudica*. III. The fine structure of the central vacuole in the motor cell. *Proc. Jap. Acad.* 45: 175—179.
- [97] Toriyama H., Satô S., 1971. On the content of the central vacuole in the *Mimosa* motor cell. *Cytologia* 36: 359—375.
- [98] Tsurumi S., Asahi Y., 1985. Identification of jasmonic acid in *Mimosa pudica* and its inhibitory effect on auxin- and light-induced opening of the pulvinules. *Physiol. Plant* 64: 207—211.
- [99] Umrath K., 1937. Der Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen. *Ergebnisse der Biologie* 14: 1—142.
- [100] Umrath K., 1943. Über die Erregungssubstanz von *Berberis*. *Protoplasma* 37: 346—349.
- [101] Volkmann D., Sievers A., 1979. Graviperception in multicellular organs. W: Encyclopedia of plant physiology, New Series Vol. 7: Physiology of movements, str. 573—600, Haupt W., Feinleib M. E. eds. Springer-Berlin—Heidelberg—New York.
- [102] Watanabe S., 1971. Ouabain and IAA effects on *Mimosa* pulvinus. *Artes Liberales Iwate Univ.* 8: 75—80.
- [103] Williams S. E., 1973. The „memory” of the Venus’s flytrap. *Carnivorous Plant Newslett.* 2: 23—25.
- [104] Williams M. E., Mozingo H. N., 1971. The fine structure of the trigger hair in Venus’s flytrap. *Am. J. Bot.* 58: 532—539.
- [105] Williams S. E., Pickard B. G., 1980. The role of action potentials in the control of capture

movements of *Drosera* and *Dionaea*. W: Plant growth substances, str. 470—480, Skoog F. ed. Springer-Berlin—Heidelberg—New York.

- [106] Williams C. N., Raghavan V., 1966. Effects of light and growth substances on the diurnal leaf movements of the leaflets of *Mimosa pudica*. J. Exp. Bot. 17: 742—749.
- [107] Zimmermann U., Steudle E., 1978. Physical aspects of water transport in plants. Adv. Bot. Res. 46.

Dr Jan Białczyk  
Dr Zbigniew Lechowski  
Zakład Fizjologii i Biologii Rozwoju Roślin  
Uniwersytetu Jagiellońskiego  
Al. Mickiewicza 3, 31-120 Kraków