

MAŁGORZATA KOZIERADZKA-KISZKURNO

*Katedra Cytologii i Embriologii Roślin
Uniwersytet Gdański
Kładki 24, 80-822 Gdańsk
E-mail: stokrota@biotech.ug.gda.pl*

DO CZEGO ROŚLINIE POTRZEBNE JEST WIESZADEŁKO?

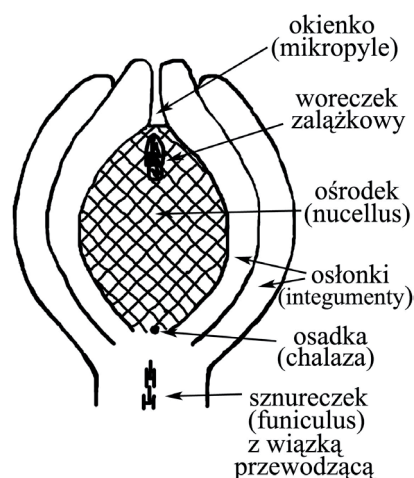
WPROWADZENIE

Rozwój zarodka, czyli embriogeneza, jest bardzo istotnym etapem w cyklu życiowym roślin okrytonasiennych (Angiospermae). W czasie tego procesu z pojedynczej komórki, zygoty, rozwija się wielokomórkowy zarodek, który stopniowo przekształca się z pierwotnie niezróżnicowanych komórek w wysoko wyspecjalizowane komórki budujące nowe tkanki i organy.

Zarodek roślinny rozwija się w obrębie kwiatu. W specjalnej strukturze osadzonej na dnie kwiatowym, słupku, rozwijają się zalążki. Zbudowane są one u większości okrytonasiennych z jednej lub dwóch osłonek (łac. *integumenta*), ośrodka (łac. *nucellus*) i sznureczka (łac. *funiculus*). Osłonki okrywają cały ośrodek, z wyjątkiem niewielkiej przestrzeni na szczycie, gdzie pozostaje okienko (gr. *mikropyle*). Przeciwna część zalążka, w której sznureczek łączy jego struktury z łóżyskiem (łac. *placenta*), nazywana jest osadką (łac. *chalaza*). W zalążku pomejotycznie rozwija się woreczek zalążkowy, w którym w mikropylarnej części zlokalizowany jest aparat jajowy z komórką jajową i synergidami (Ryc. 1).

Zapłodniona komórka jajowa (zygota) przechodzi okres utajonej aktywności, w którym przygotowuje się do podziału. Zmiany strukturalne, zachodzące w zygotie, są odbiciem realizacji genotypowego programu formowania zarodka. W zygotach u różnych gatunków roślin np. bawełny, dębu, lnu, tasznika i petunii, ściana komórkowa ulega stopniowemu pogrubieniu, a wszelkie nieciągłości ściany ulegają zabudowaniu. Ściana staje się szczelna i nie zawiera połączeń cytopla-

zmatycznych (plazmodesm). Na mikropylarnym biegunie zygoty mogą tworzyć się wyrostki skierowane do wnętrza, ściana przybiera budowę transferową. W cytoplazmie występują aktywne diktiosomy, które biorą udział w rozbudowie ściany komórkowej. Zygota, podobnie jak komórka jajowa, jest spolaryzowana wzdłuż osi mikropylarno-chalazalnej. Plastydy i mitochondria zlokalizowane są głównie wokół jądra komórkowego, znajdującego się w chalazalnej części zygoty, pojawia się tam również obfita siateczka śródplazmatyczna (ER) i poliribosomy. Mikropylarną część komórki przeważnie zajmuje duża wakuola (NATESH i RAU 1984). Zygota dzieli się najczęściej poprzecznie na dwie niejednako-



Ryc. 1. Schemat budowy zalążka u roślin okrytonasiennych.

we morfologicznie i funkcjonalnie komórki: mniejszą apikalną (po stronie chalazy) oraz większą bazalną (od strony mikropyle), np. w rodzinach: goździkowatych (Caryophyllaceae), gruboszowatych (Crassulaceae), żabieńcowatych (Alismataceae). Komórka apikalna z reguły ma gęstą cytoplazmę z licznymi rybosomami, wiele organelli i małe wakuole. W komórce bazalnej jest mniej cytoplazmy i organelli, ale występuje duża wakuola. Pierwsze podziały zachodzą w określonym porządku, toteż kolejność wczesnych podzia-

łów komórkowych podczas rozwoju zarodka oraz pochodzenie jego organów pozwalają na określenie typu embriogenezy. Embriogeneza wielu roślin okrytozalążkowych charakteryzuje się we wczesnych etapach rozwoju zróżnicowaniem zarodka na dwie części: jedna z nich to zarodek właściwy, w którym dokonuje się organogeneza, druga, to wieszadełko (łac. *suspensor*) – szybko rozwijający się, krótkotrwały organ, który zanika przed wytworzeniem dojrzałego nasienia (MAHESHWARI 1950).

MORFOLOGIA WIESZADEŁKA

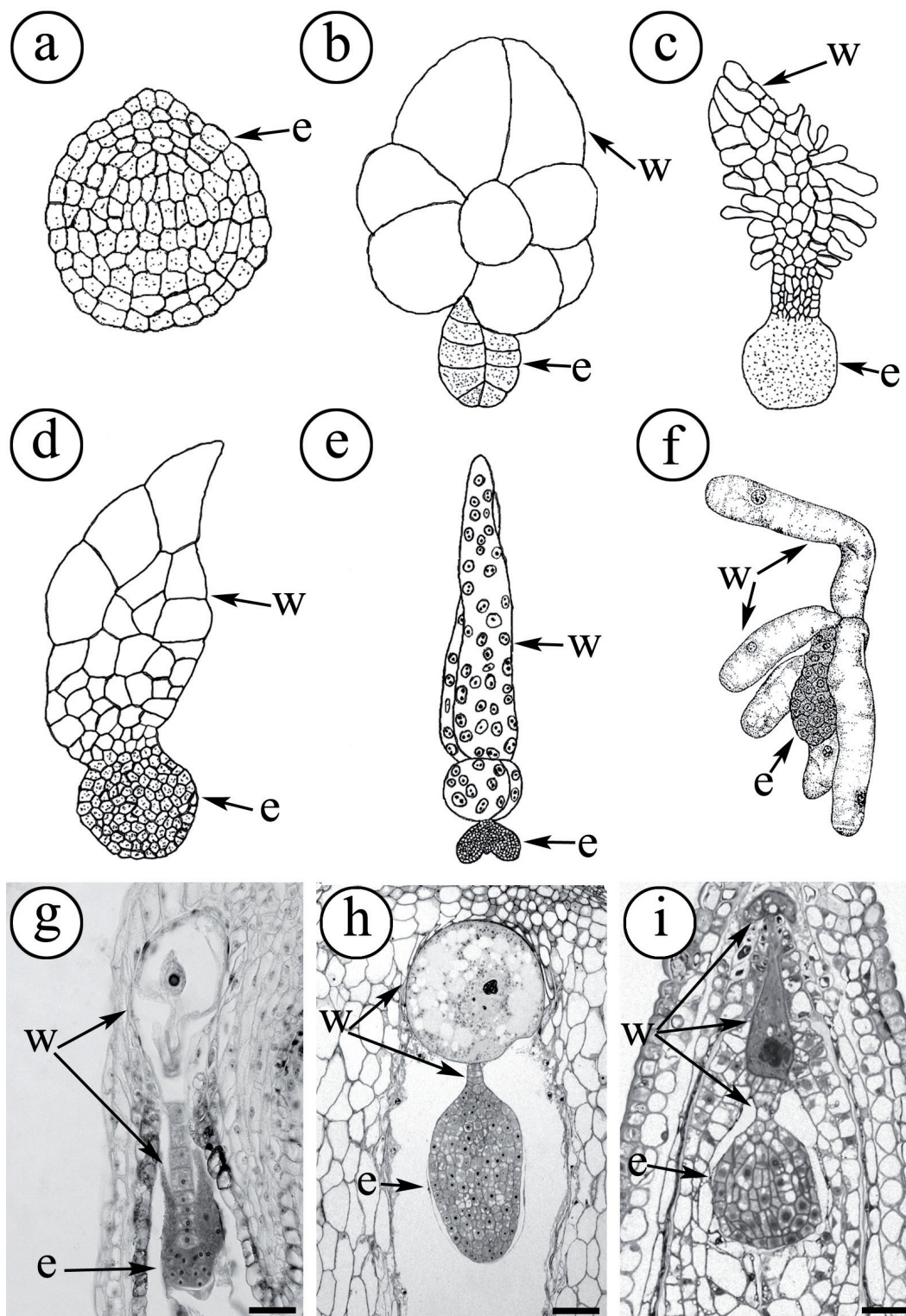
Wieszadełka są rozpowszechnione wśród roślin okrytozalążkowych, występują zarówno u roślin jedno-, jak i dwuliściennych. W zależności od gatunku mogą przybierać różne kształty i rozmiary (Ryc. 2 a-i). Mogą być zbudowane z jednej komórki, jak u storczyka (*Phaius tankervilliae*), lub powyżej 200 komórek u fasoli (*Phaseolus*). Szczególnie dużą zmienność w organizacji tego organu wykazują rodziny bobowate (Fabaceae) oraz storczykowate (Orchidaceae). U fasoli, jednego z przedstawicieli bobowatych, wieszadełko szybko rośnie podczas wczesnych stadiów rozwoju i ostatecznie formuje dużą i szeroką kolumnę zbudowaną z około 200 komórek. Wieszadełko to jest duże, masywne i łatwe do wyizolowania; z tego powodu bardzo chętnie wykorzystywane jest przez naukowców do badań eksperymentalnych. Natomiast inne suspensory w tej rodzinie zbudowane są z jednej, dwóch komórek lub mogą przybierać kształt dużej kulistej struktury, np. u żarnowca (*Cytisus*). LERSTEN (1983) podjął próbę odniesienia struktury wieszadełka do systemu klasyfikacyjnego w obrębie rodziny bobowatych. Autor wykazał pewne zależności pomiędzy taksonomią, filogenezą taksonów a cechami budowy ich suspensora. W plemionach uważanych za prymitywne wieszadełko jest niepozorne, natomiast w

plemionach o wysokiej pozycji taksonomicznej organ ten jest z reguły okazały i posiada zróżnicowaną strukturę. Długi, nitkowaty suspensor zbudowany z 6–8 komórek w rzędzie jest charakterystyczny dla rodziny kapustowatych (Brassicaceae) (np. rzodkiewnik, *Arabidopsis*; tasznik, *Capsella*; dwurząd, *Diplotaxis*) i niektórych trędownikowatych (Scrophulariaceae). U wielu przedstawicieli rodzin gruboszowatych (Crassulaceae), dymnicowatych (Fumariaceae), marzanowatych (Rubiaceae), kotewkowatych (Trapaceae) i nasturcjowatych (Tropaeolaceae) wieszadełko tworzy struktury zwane haustoriami (zob. MIKESSELL 1990 i cytowana tam literatura). Haustoria, takie jak wynika z klasycznej literatury embriologicznej, przenikają między przyległe komórki, np. bielma, ośrodka lub osłonek, i czerpią stamtąd substancje pokarmowe dla rozwijającego się zarodka właściwego. U roślin okrytonasiennych można również znaleźć gatunki ze zredukowanymi wieszadełkami, np.: akacja, fiołek i lipa. Komórki suspensora u większości roślin są jednojądrowe, rzadko zdarza się, że są dwujądrowe. Na szczególną uwagę zasługuje wyjątkowy suspensor plemienia wykowych (np. u ciecierzycy, grochu, soczewicy), zbudowany z czterech wielojądrowych komórek, z których każda zawiera 32–64 lub więcej jąder.

ULTRASTRUKTURA WIESZADEŁKA

Suspensor, oprócz od dawna stwierdzonej mechanicznej funkcji jaką jest utrzymywanie zarodka właściwego w odpowiedniej pozycji i wypychanie go do wnętrza woreczka zalążkowego, gdzie znajduje się on w kontakcie z bielmem wypełnionym substancjami odżywczymi

(MAHESHWARI 1950), pełni bardzo ważną rolę w przewodzeniu substancji odżywczych z tkanek zalążka do zarodka właściwego (YEUNG i MEINKE 1993, SCHWARTZ i współaut. 1997, RAGHAVAN 2006). O takiej właśnie roli świadczą występowanie ściany transferowej w ba-



Ryc. 2. Różnice w rozwoju wieszadełek u roślin okrytozalążkowych.

(a-e) gatunki z rodziny bobowatych (Fabaceae) (wg Guignarda 1881, zmienione); a) zarodek bez wieszadełka u akacji (*Acacia retinoides*); b) przelot (*Anthyllis tetraphylla*), c) krotolaria (*Crotalaria strata*), d) perelkowiec (*Sophora flavescens*), e) groszek *Lathyrus angustifolia*, f) haustorialne wieszadełko u cymbidium (*Cymbidium bicolor*) (wg Swamy 1942), g) tasznik (*Capsella bursa-pastoris*) – zdjęcie udostępnione przez dr B. J. Płachno, h) rdestnica (*Potamogeton natans*), i) haustorialne wieszadełko u rojnika (*Sempervivum arachnoideum*). e – zarodek, w – wieszadełko. Skala liniowa na Ryc. 2 (g-i) – 25 μ m.

zalne komórce wieszadełka. Na wewnętrznej powierzchni ściany rozwijają się wyrostki, które są charakterystyczne dla tzw. komórek transferowych (ang. transfer cells) (GUNNING i PATE 1969). Komórki takie wyspecjalizowane są w krótkodystansowym, aktywnym transporcie roztworów przez plazmolemmę, której powierzchnia, a tym samym powierzchnia kontaktu ze środowiskiem pozakomórkowym, jest znacznie powiększona dzięki rozwojowi wyrostków ściany. Wyrostki ściany, którym przypisuje się rolę w translokacji substancji odżywczych, występują w bardzo wielu suspensorach m. in. u: dwurzędu, fasoli, grochu, gwiazdnicy, lucerny, nasturcji, tasznika, rojnika, rozchodnika, żabieńca. Aktywny transport substancji przez plazmolemmę wymaga energii, która jest prawdopodobnie dostarczana przez liczne mitochondria zlokalizowane blisko wyrostków transferowych (GUNNING i PATE 1969, PATE i GUNNING 1972). Substancje odżywcze wnikają do środka komórki bazalnej i dalej są transportowane wzdłuż wieszadełka. Transport jest ułatwiony dzięki liczным plazmodesmom w poprzecznych ścianach wieszadełka. Ostatnio, w suspensorze u gruboszowatych (rozchodnik i rojnik) odkryto plazmodesmy (KOZIERADZKA-KISZKURNO i BOHDANOWICZ 2010, KOZIERADZKA-KISZKURNO i współaut. 2011), które różnią się od typowych, występujących w suspensorach u roślin. Te złożone plazmodesmy posiadają nietypowe elektronowo gęste ciało łączące się z plazmodesmą od strony komórki bazalnej. Przypuszcza się, że plazmodesmy te są ewolucyjnym przystosowaniem ułatwiającym i/lub kontrolującym przepływ substancji odżywczych w tej rodzinie. Specyficzność metabolizmu komórek wieszadełka przejawia się w obecności dużej liczby organelli o odmiennej strukturze, w porównaniu z komórkami zarodka właściwego i sąsiednich tkanek. Cytoplazma komórek wieszadełka jest mniej gęsta niż w komórkach zarodka właściwego i zawiera mniej rybosomów. W suspensorach wielu gatunków, np. u fasoli i wilca, zauważono w cytoplazmie dużo cystern gładkiej

siateczki śródplazmatycznej (SER), niekiedy ułożonych w stosy. U dwurzędu, słonecznika i żabieńca występują liczne cysterny szorstkiej siateczki śródplazmatycznej (RER), które prawdopodobnie uczestniczą w transporcie i w intensywnej syntezie substancji białkowych. Znaczna zawartość białek, wykazana metodami cytochemicznymi w cytoplazmie komórek suspensorów m. in. u fasoli, rozchodnika, rojnika i żabieńca, wskazuje na wysoki poziom ich syntezy w tych komórkach (SCHWARTZ i współaut. 1997). Typowe, nieodróżniane leukoplasty obserwowano w komórkach suspensorów: dwurzędu, słonecznika i tasznika. Plastydy te posiadają słabo wykształcony system błon wewnętrznych. Kiedy zarodek właściwy jest w stadium sercowatym, plastydy przybierają mniej lub bardziej nieregularne kształty. Można spotkać również wyspecjalizowane plastydy w suspensorach: fasoli, grochu, gwiazdnicy, nasturcji, rojnika, rozchodnika, wilca, wyki, żabieńca (YEUNG i MEINKE 1993). Plastydów takich nie zaobserwowano w zarodkach właściwych. Przypuszcza się, że w wyspecjalizowanych plastydach suspensorów odbywa się synteza specyficznych substancji odżywczych i/lub regulujących rozwój zarodka właściwego. NAGL i KÜHNER (1976), analizując funkcje stosunkowo prosto zbudowanych leukoplastów (charakteryzujących się elektronowo gęstą macierzą i jasnymi tubulami wewnętrznymi) pochodzących z komórek bazalnych i haustorium chalazalnego suspensora nasturcji, przypuszczają, że takie plastydy mogą odgrywać rolę w transporcie metabolitów, sekrecji pewnych materiałów lub w uwalnianiu fitohormonów. Niektóre, spłaszczając się i zwijając, obejmują pewną ilość cytoplazmy, razem z krótkimi cysternami ER, rybosomami i kropelkami tłuszczów (fasola, wilec). Często przybierają ameboidalny kształt, a ich macierz może zawierać fitoferrytynę (kompleks żelaza z białkiem), ciała osmoofilne i ciała prolamellarne (stanowiące silnie rozbudowaną przestrzennie, parakrystaliczną sieć błoniastych rurek).

POLIPLOIDYZACJA W WIESZADEŁKU

Wieszadełka różnych gatunków roślin różnią się kariologicznie. Istnieją jądra komórkowe, które pozostają diploidalne (2n), np. u złotokapu, werbeny. U wielu Angio-

spermae różnicowaniu się komórek wieszadełka towarzyszy zjawisko poliploidyzacji. Proces ten może być wynikiem: endoreplikacji DNA (endomitotyzacji, endoreduplikacji),

prowadzącej do zwielokrotnienia ilości DNA poza cyklem komórkowym, zaburzonych mitoz, powstawania jąder restytucyjnych, fragmentacji i fuzji jąder. Zjawisko poliploidyzacji spotyka się w tkankach aktywnych przez krótki czas rozwoju ontogenetycznego, u których istotne znaczenie ma szybkość różnicowania. Zwielokrotnienie liczby chromosomów może odbywać się na drodze endoreplikacji DNA, która towarzyszy różnicowaniu komórek u roślin. Poziom endopoliploidalności jest przeważnie wyższy w rozwijających się tkankach i w organach spichrzowych (bielmo, liścienie) o co najmniej kilka rund endoreplikacji DNA niż w korzeniach, łodygach i liściach danego gatunku. Najbardziej znanym mechanizmem poliploidyzacji w wieszadełku jest endoreduplikacja. Szczególnie wysokie stopnie ploidalności, osiągnięte na drodze tego procesu, stwierdzono w komórkach suspensora u kilku gatunków fasoli (*Phaseolus coccineus* – 8192n, *Phaseolus vulgaris* – 4096n, *Phaseolus hystericus* – 4096n) (BRADY 1973; NAGL 1973, 1974), rozchodnika (*Sedum acre*) – 1024C (KOZIERADZKA-KISZKURNO i BOHDANOWICZ 2003), świbki (*Triglochin palustre*) – 256C (KOZIERADZKA-KISZKURNO i współaut. 2002), rdestnicy (*Potamogeton densus*) – 128n (HASITSCHKA-JENSCHKE 1959). Gradient wielkości komórek suspensora związany jest z gradientem komórkowej poliploidyzacji (D'AMATO 1984). Zwielokrotnienie genomu, wywołane poliploidyzacją, powoduje wzrost funkcjonalnej aktywności komórek. Wysokoploidalna komórka jest funkcjonalnie równoważna setkom lub tysiącom komórek diploidalnych (D'AMATO 1990, NAGL 1990). Gatunki, u których różnicowanie tkanek odbywa się na drodze endocyklów, odznaczają się małą zawartością jądrowego DNA i niską liczbą chromosomów. W związku z tym NAGL (1976) wysunął hipotezę, iż endopoliploidalność stanowi ewolucyjne rozwiązanie, które w rozwoju ontogenetycznym rekompensuje powstały w toku filogenezy brak odpowiedniego poziomu DNA potrzebnego dla utrzymania określonego stanu funkcjonalnego danej komórki. Podwyższenie więc ilości DNA powoduje zwiększenie aktywności tych komórek.

Przy wysokim stopniu endopoliploidalności powstają chromosomy olbrzymie (politeniczne). Wykrycie regularnego tworzenia się tego rodzaju chromosomów w jądrach komórek bazalnych suspensora u

fasoli, rdestnicy i żabieńca przyczyniło się do szybszego rozwoju badań nad strukturą i funkcją suspensora. U fasoli chromosomy w jądrach komórkowych ulegają 12-krotnej replikacji. Korelacja pomiędzy wzrostem zawartości DNA w komórce i wzrostem masy jej cytoplazmy (zwiększenie ilości organelli, membran retikulum endoplazmatycznego, rybosomów) sprawia, że poliploidalne komórki są zdolne do osiągnięcia wysokiej funkcjonalnej aktywności w krótkim okresie czasu. W toku badań nad rolą wieszadełka u Angiospermae przeprowadzono porównanie rozwoju bielma i suspensora. Zauważono, że struktury te są w pewien sposób organami wymiennymi; u gatunków z silnie rozwiniętym suspensorem bielmo jest słabo wykształcone, kiedy jednak osiągnie poziom rozwoju wystarczający dla samodzielnego odżywiania zarodka suspensor degeneruje. Taką współzależność między rozwojem bielma, wieszadełka i zarodka właściwego obserwowano u wielu gatunków: gwiazdnicy, rdestnicy, rozchodnika, tasznika, żabieńca.

Rzadko zdarzają się gatunki, których suspensor jest zbudowany z wielojądrowych komórek, np. w rodzinie bobowatych (LERSTEN 1983). Wieszadełka niektórych przedstawicieli tej rodziny, np. u grochu, zbudowane są z czterech wielojądrowych komórek. Większość komórek z jądrami wysokoploidalnymi pełni funkcje wydzielnicze lub odżywcze, można więc wnioskować o funkcjonalnym znaczeniu endopoliploidalności. W wyniku podwyższenia ilości DNA w obrębie jądra osiągany jest wyższy stopień aktywności syntetycznej komórki. Komórki o jądrach endopoliploidalnych (także suspensora) charakteryzują się zwiększeniem swoich rozmiarów oraz powiększeniem rozmiarów jąder i jąderek. Na dużą aktywność metaboliczną komórek endopoliploidalnych wskazują cechy ich ultrastruktury. Jądra obserwowane w mikroskopie elektronowym posiadają płątowaty kształt, natomiast cytoplazma zawiera dużą ilość rybosomów, rozbudowie ulega również siateczka śródplazmatyczna (TURAŁA-SZYMOWSKA 1979, 1986).

Tworzenia wysokoploidalnych jąder, bez względu na mechanizmy prowadzące do ich powstania, nie można uważać za zaburzenia rozwoju, lecz za stały czynnik warunkujący normalny rozwój tkanki, mający duże znaczenie dla jej prawidłowego i efektywnego funkcjonowania.

FUNKcjONALNA FIZJOLOGIA WIESZADEŁKA

Badania *in vitro* nad embriogenezą m. in. u fasoli i rukoli wykazują, że rozwój młodego zarodka wyraźnie zależy od obecności wieszadełka. W hodowli *in vitro* młode zarodki z wieszadełkiem lepiej rozwijają się w siewki, niż zarodki bez wieszadełka, co obserwowano w doświadczeniach u fasoli, nasturcji i złotokapu. Rozwinięty zarodek zawiera duże ilości hormonów (głównie giberelin, ale także auksyn, cytokinin i kwasu abscysynowego), które we wcześniejszym okresie są obecne głównie w suspensorze. Z doświadczeń przeprowadzonych na fasoli wynika, że suspensor dostarcza związków hormonalnych zarodkowi w stadium globularnym i sercowatym. Nie wiadomo jednak dokładnie, czy hormony są syntetyzowane w suspensorze, czy też są tam tylko importowane. Przypuszcza się, że komórki wieszadełka są miejscem syntezy, na co wskazuje obecność

cystern gładkiej siateczki śródplazmatycznej. Takie cysterny w innych rodzajach komórek syntetyzują terpenoidy, które są związkami podobnymi do hormonów. Doświadczenia autoradiograficzne pokazują, że suspensor jest główną drogą transportu substancji odżywczych do zarodka właściwego, np. u soi. U tasznika uszkodzenie suspensora może być przyczyną wysokiej śmiertelności niedojrzałych zarodków w kulturze *in vitro* (MONNIER 1984, 1995). Substancje potrzebne do rozwoju zarodka mogą przeciekać z uszkodzonego suspensora do pożywki; z drugiej strony sole mineralne znajdujące się w pożywce mogą penetrować komórki suspensora i wywoływać zmiany nekrotyczne w komórkach zarodka. Monnier obserwował obecność martwych komórek w miejscu, gdzie komórki suspensora wchodziły w kontakt z komórkami zarodka właściwego.

PROGRAMOWANA ŚMIERĆ KOMÓREK WIESZADEŁKA

Po okresie wzmożonej aktywności i spełnieniu swoich funkcji wieszadełko przestaje być potrzebne i podlega programowanej śmierci komórkowej (ang. programmed cell death, PCD). Organ ten jest przykładem naturalnej eliminacji tkanki roślinnej w normalnym rozwoju organu związanego z reprodukcją. U większości roślin okrytozalążkowych pierwsze objawy starzenia się suspensora obserwuje się, kiedy zarodek właściwy osiąga stadium sercowate lub torpedowate. Zarodek taki ma już dobrze wykształcone liście, które gromadzą substancje zapasowe w postaci kropli lipidowych i ziaren skrobi. Symptomy PCD zostały opisane w wieszadełkach u niewielu gatunków roślin jedno- i dwuliściennych (fasoli, grochu, nasturcji, rzodkiewnika). Przeprowadzone w ostatnich latach badania potwierdziły, że zjawiskiem dominującym podczas degradacji protoplastu w różnych przypadkach PCD jest autofagia (WOJCIECHOWSKA 2001, VIANELLO i współaut. 2007). Wiodącą rolę w procesie autofagii pełni wakuola lityczna, która w swoim wnętrzu zawiera zestaw enzymów trawiących komponenty komórkowe. W podlegających degradacji komórkach wieszadełek znajdują się liczne autofagowe pęcherzyki, które zawierają enzymy hydrolityczne (np. kwaśną

fosfatazę). Podczas autolizy, uwolnienie hydrolaz powoduje rozpad protoplastu. Jądro komórkowe i plastydy są organellami, które w komórkach suspensora nie przejawiają oznak degradacji do momentu przerwania ciągłości tonoplastu (BEERS 1997). U fasoli i nasturcji, w starzejących się komórkach suspensora (stadium sercowate zarodka) pojawiają się wyspecjalizowane struktury zawierające enzymy hydrolityczne, przy czym następuje to zanim jeszcze inne oznaki morfologiczne pozwolą stwierdzić zamieranie komórek. W przypadku nasturcji organellami autofagowymi są przekształcone mitochondria (NAGL i KÜHNER 1976), a u fasoli „plastolysomes” – plastydy włączone w autolizę protoplastu (NAGL 1977). Procesy autolityczne w wieszadełkach przeważnie rozpoczynają się w komórkach bazalnych, a następnie zstępują do niższych partii komórek tego organu. Przypuszcza się, że suspensor podlega ukierunkowanej autolizie, zapewniając przepływ uwalnianych w tym procesie materiałów do zarodka właściwego, który prawdopodobnie zdobył już zdolność do korzystania z materiałów zgromadzonych m. in. w bielmie. Podobną sekwencję procesów autolitycznych obserwowano w wieszadełkach fasoli, nasturcji, rdestnicy, rozchodnika, żabieńca. Po-

mimo że proces degeneracji suspensora zbadano dosyć szczegółowo u fasoli i nasturcji, to nadal jednak niewiele wiadomo na temat mechanizmów molekularnych odpowiedzialnych za przebieg programowanej śmierci komórki u roślin. Śmierć komórek wieszadełka kontrolowana jest przez sygnały wydzielane przez zarodek. Analiza mutantów modelowej rośliny *Arabidopsis thaliana* dowodzi, iż np. mutant *twin* wytwarza wiele dodatkowych zarodków zamocowanych na wieszadełkach wtórnych po dojściu przez zarodek główny do stadium globularnego. Zamieranie komórek wszystkich wieszadełek następuje normalnie i w każdym przypadku rozpoczyna

się, podobnie, jak u normalnych roślin, od komórek najbardziej oddalonych od zarodka (ZHANG i SOMERVILLE 1997). Natomiast w mutantach *sus* następuje zahamowanie rozwoju zarodka w stadium globularnym. W wyniku tego wieszadełko powiększa się, a następnie przekształca w strukturę wykazującą cechy morfologiczne podobne do zarodka właściwego (YADEGARI i współaut. 1994). Uznaje się, że programowana śmierć w komórkach roślinnych jest częścią programu rozwojowego, zapewniającego prawidłowy przebieg kiełkowania nasion, i jest regulowana hormonalnie (WOJCIECHOWSKA 2001).

PODSUMOWANIE

Badania nad cytochemią, ultrastrukturą oraz nad aktywnością syntetyczną wieszadełka sugerują, że bierze ono udział w absorpcji, syntezie i/lub translokacji substancji odżywczych z tkanek rośliny macierzystej do zarodka właściwego, a także w hormonalnej kontroli jego rozwoju. W ostatnich latach klasyczne metody badań strukturalnych zostały w znacznym stopniu unowocześnione poprzez wprowadzenie nowej generacji

mikroskopów świetlnych, elektronowych i konfokalnych wspomaganych elektronicznie i skomputeryzowanych, co niesie olbrzymie poszerzenie możliwości badawczych. Wszystko to obliguje badaczy do podejmowania nowych badań nad wieszadełkiem, które stanowi trudny, ale jednocześnie bardzo ciekawy obiekt badań nad strukturalnymi czynnikami determinacji rozwoju.

DO CZEGO ROŚLINIE POTRZEBNE JEST WIESZADEŁKO?

Streszczenie

W artykule została przedstawiona struktura i rola wieszadełka zarodkowego u roślin okrytozalążkowych. Wieszadełko jest to szybko rozwijający się, krótkotrwały organ, który zanika przed wytworzeniem dojrzałego nasienia. W zależności od gatunku może on przybierać różne kształty i rozmiary. Niektóre wieszadełka wytwarzają haustoria wrastające głęboko w tkanki zalążka. Cytoplazma komórek wieszadełka wypełniona jest rybosomami, profilami retikulum endoplazmatycznego, diktiosomami, kroplami lipidowymi oraz zawiera mitochondria, plastydy i mikrociała. Komórki wieszadełka często posiadają

różne strukturalne modyfikacje, których nie spotyka się w zarodku właściwym (np. wyrostki ściany, wyspecjalizowane plastydy). U wielu Angiospermae różnicowaniu się komórek wieszadełka towarzyszy zjawisko poliploidyzacji. Wieszadełko stabilizuje zarodek w woreczku zalążkowym, przekazuje substancje odżywcze z innych tkanek i jest źródłem sygnałów lub przekazuje sygnały wpływające na przebieg embriogenezy. Po okresie wzmożonej aktywności i spełnieniu swoich funkcji organ ten podlega programowanej śmierci komórkowej.

DOES PLANT NEED A SUSPENSOR?

Summary

This review concerns the structure and role of the embryo-suspensor in angiosperms. The suspensor is the first differentiated structure produced during plant embryogenesis. Angiosperm suspensors vary widely in size and morphology, from a single cell to a massive structure composed of hundreds of cells. A few suspensors produce elaborate outgrowths (haustoria) that invade surrounding endosperm or maternal tissues. Suspensor cells

may also be polytene, polyploid or multinucleate. In most case the suspensor functions early in embryogenesis and degenerates during later stages of development. In many suspensors, the cytoplasm is rich in ribosomes, profiles of endoplasmic reticulum, dictyosomes, lipid droplets, and contains also mitochondria, plastids, microbodies. Cells of the suspensor often contain a variety of structural modifications not found in the embryo-proper (e.

g. presence of extensive wall ingrowths, specialized plastids, and variations in general morphology). The functional role of the suspensor was long thought to be limited to mechanically pushing the embryo into the nutrient endosperm. It now appears that the suspensor in flowering plants is an embryonic organ essential to embryo development. Extensive

cytochemical, ultrastructural and biochemical studies with a variety of angiosperms shown the suspensor to play an active role early in development by promoting continued growth of the embryo-proper. The death of the suspensor is an example of physiological programmed cell death (PCD) in floral organ of higher plants.

LITERATURA

- BEERS E. P., 1997. *Programmed cell death during plant growth and development*. Cell Death Differ. 4, 649–661.
- BRADY T., 1973. *Feulgen cytophotometric determination of the DNA content of the embryo proper and suspensor cells of Phaseolus coccineus*. Cell Diff. 2, 65–75.
- D'AMATO F., 1984. *Role of polyploidy in reproductive organs and tissues*. [W:] *Embryology of Angiosperms*. JOHRI B. M. (red.). Springer, Berlin Heidelberg New York Tokyo, 519–566.
- D'AMATO F., 1990. *Polyploidy in cell differentiation*. Caryologia 42, 183–211.
- GUNNING B. E. S., PATE J. S., 1969. *Transfer cells – plant cells with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes – their occurrence, structure, and development*. Protoplasma 68, 107–133.
- HASITSCHKA-JENSCHKE G., 1959. *Bemerkenswerte Kernstrukturen im Endosperm und im Suspensor zweier Helobiae*. Öster. Bot. Z. 106, 301–314.
- KOZIERADZKA-KISZKURNO M., BOHDANOWICZ J., 2003. *Sedum acre embryogenesis: polyploidization in the suspensor*. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 45 (Suppl. 2), 153–157.
- KOZIERADZKA-KISZKURNO M., BOHDANOWICZ J., 2006. *Development and cytochemistry of the embryo suspensor in Sedum*. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 48 (Suppl. 2), 67–72.
- KOZIERADZKA-KISZKURNO M., BOHDANOWICZ J., 2010. *Unusual electron-dense dome associates with compound plasmodesmata in the embryo-suspensor of genus Sedum (Crassulaceae)*. Protoplasma 247, 117–120.
- KOZIERADZKA-KISZKURNO M., ŚWIERCZYŃSKA J., BOHDANOWICZ J., 2002. *Polyploidization in the suspensor of Triglochin palustre L. (Juncaginaceae)*. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 44, 189–193.
- KOZIERADZKA-KISZKURNO M., PEACHNO B.J., BOHDANOWICZ J., 2011. *Are unusual plasmodesmata in the embryo-suspensor restricted to species from the genus Sedum among Crassulaceae?* Flora doi:10.1016/j.flora.2010.11.017.
- LERSTEN N.R., 1983. *Suspensors in Leguminosae*. Bot. Rev. 49, 233–257.
- MAHESHWARI P., 1950. *An introduction to the embryology of Angiosperms*. McGraw-Hill, New York, Toronto, London.
- MIKESSELL J., 1990. *Anatomy of terminal haustoria in the ovule of plantain (Plantago major L.) with taxonomic comparison to other angiosperm taxa*. Bot. Gaz. 151, 452–64.
- MONNIER M., 1984. *Survival of young immature Capsella embryos cultured in vitro*. J. Plant Physiol. 15, 105–113.
- MONNIER M., 1995. *Culture of zygotic embryos*. [W:] *In vitro embryogenesis in plants*. THORPE T. A. (red.). Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 117–153.
- NAGL W., 1973. *Origin and fate of the micronucleoli in the giant cells of the Phaseolus suspensor*. Nucleus 16, 100–109.
- NAGL W., 1974. *The Phaseolus suspensor and its polytene chromosomes*. Z. Pflanzenphysiol. 73, 1–44.
- NAGL W., 1976. *Early embryogenesis in Tropaeolum majus L.: Evolution of nuclear DNA content and polyteny in the suspensor*. Plant Sci. Lett. 7, 1–8.
- NAGL W., 1977. *“Plastolysomes” – plastids involved in the autolysis of the embryo-suspensor in Phaseolus*. Z. Pflanzenphysiol. 85, 45–51.
- NAGL W., 1990. *Polyploidy in differentiation and evolution*. Int. J. Cell Clon. 8, 216–223.
- NAGL W., KÜHNER S., 1976. *Early embryogenesis in Tropaeolum majus L.: Diversification of plastids*. Planta 133, 15–19.
- NATESH S., RAU M. A., 1984. *The embryo*. [W:] *Embryology of Angiosperms*. JOHRI B. M. (red.). Springer Verlag, Berlin, 377–443.
- PATE J. S., GUNNING B. E. S., 1972. *Transfer cells*. Ann. Rev. Plant Physiol. 23, 173–196.
- RAGHAVAN V., 2006. *Double fertilization – embryo and endosperm development in flowering plants*. Springer, Berlin.
- SCHWARTZ B. W., VERNON D. A., MEINKE D. W., 1997. *Development of the suspensor: Differentiation, communication and programmed cell death during plant embryogenesis*. [W:] VASIL B. (red.). *Cellular and Molecular Biology of Plant Seed Development*. Kluwer, Dordrecht, 53–72.
- TURAŁA-SZYBOWSKA K., 1979. *Endoploidalność i jej znaczenie w różnicowaniu*. Wiad. Bot. 23 (Suppl. 3), 205–211.
- TURAŁA-SZYBOWSKA K., 1986. *Endoreduplikacja – endomitoza – zahamowana profaza u Angiospermae (dyskusja nad terminologią w świetle ostatnich badań)*. Wiad. Bot. 30 (Suppl. 2), 139–144.
- VIANELLO A., ZANCANI M., PERESSON C., PETRUSSA E., CASOLO V., KRAJNAKOVA J., PATUI S., BRAIDOT E., MACRI F., 2007. *Plant mitochondrial pathway leading to programmed cell death*. Physiol. Plant. 129, 242–252.
- WOJCIECHOWSKA M., 2001. *Symptomy programowanej śmierci komórek podczas rozwoju roślin*. Post. Biol. Kom. 28, 317–333.
- YADEGARI R., DE PAIVA G.R., LAUX Y., KOLTUNOW A.M., APUIA N., ZIMMERMAN J. L., FISCHER R. L., HARADA J. J., GOLDBERG R. B., 1994. *Cell differentiation and morphogenesis are uncoupled in Arabidopsis raspberry embryos*. Plant Cell 6, 1713–1729.
- YEUNG E. C., MEINKE D. W., 1993. *Embryogenesis in angiosperms: development of the suspensor*. Plant Cell 5, 1371–1381.
- ZHANG J. Z., SOMERVILLE C. R. 1997. *Suspensor-derived polyembryony caused by altered expression of valyl-tRNA synthetase in the twn2 mutant of Arabidopsis*. Dev. Biol. 94 (Suppl. 14), 7349–7355.