

Multivesicular bodies 및 Cytolysomes에 關한 電子顯微鏡的 研究

金宇甲 · 金昌煥 · 朴弘惠 · 梁熙永
高麗大學校 理工大學 生物學科

Electron Microscopic Studies on the Multivesicular Bodies and the Cytolysomes

Woo-Kap Kim, Chang-Wan Kim, Hong-Duok Park and He-Young Yang
Department of Biology, Korea University, Seoul

ABSTRACT

The origins and the functions of the multivesicular bodies and the various structures of the membranes related to the cytolysomes were studied in the mycelium cells of *Rhizopus nigricans*, *Aspergillus niger* and *A. ochraceus*, in the hymenium and basidium cells of *Agricus bisporus* and *Rhizopogon rubescens*, in the cells of assimilation tissue of *Marchantia polymorpha* and *Pogonatum inflexum* and in the mesophyll cells of *Pteridium aquilinum*, *Pinus densiflora*, *Ginkgo biloba* and *Panax ginseng* fixed with glutaraldehyde-paraformaldehyde-OsO₄.

In *Rhizopus nigricans*, *Aspergillus niger*, *A. ochraceus*, *Agricus bisporus* and *Rhizopogon rubescens*, the concentric multilamellar, multivesicular, myelin-vesicle-tubular and concentric parallel-lamellar complexes were originated from the plasmalemma, while in *Marchantia polymorpha*, *Pogonatum inflexum*, *Pteridium aquilinum*, *Pinus densiflora*, *Ginkgo biloba* and *Panax ginseng*, they were originated from plasmalemma and the cytoplasm.

The structures originated from the plasmalemma may be grouped into multivesicular body and myelin-like structure, both forming the secondary vacuoles or protruding into the central vacuoles and finally degrading. In some cases, endoplasmic reticulum within the cytoplasm encloses some part of the cytoplasm to form a circle where the membranous lamellae increase in number, while the enclosed cytoplasm decrease to be eventually replaced by the multilamellar structure which is released into the vacuoles and subsequently degraded.

The structures originated from the cytoplasm are believed to be the cytosegresomes or cytolysomes closely related to the differentiation of the vacuoles.

The possible fate of these structures are also discussed.

緒 論

眞核細胞의 原形質膜 또는 細胞質內의 膜性系와 密接한 關係性이 있다고 보여지는 多樣한 膜構造 卽 小胞 · 小管狀 乃至 多層膜系 및 미에린樣構造

等에 關해서는 그 變異가 심하여 觀察者의 見解에 따라 海綿狀構造(Girbardt 1958, 1961), lomasome (Moore and McAlear 1961), plasmalemmasome 및 paramural body(Marchant and Robards 1968), myelin figures(Palade and Claude 1949, Carbonell and Pollak 1962), complex concentric membrane(Hyde and Walkinshaw 1966), concentric lamellar structure(Nair et al. 1969), wormlike whorled structure(Buckley et al. 1966), membr-

* 이 研究는 產學協同財團에서 支給된 研究費에 依하여 이루어졌음.

ane complex(Berliner and Duff 1965), intravesicular body(Thomas and Isaac 1967), fungal mesosome(Hirata 1966, Zachariah and Fitz-James 1967), multivesicular body(Marchant et al. 1967, Halperin et al. 1967, Fowke et al. 1966), cytolysome(Novikoff 1963, Mesquita 1969, 1972, Kim 1974)등으로 알려져 있고, 또 이러한 구조물은 생리의 기능과 무관하게 固定時에 생긴 人工産物(Moore 1966, Fawcett and Ito 1958, Olah and Rollich 1966, Revel et al. 1959)이라는 등 구조의 共通性 乃至는 機能이 明確하게 밝혀져 있지 않다.

Mesquita(1969, 1972), Kim(1974), Kim et al. (1974)등은 種子植物의 葉肉組織과 根端分裂組織에서 cytolysome 및 이에 관련된 膜性系와 그 기능의 상호관계를 細胞分化和 더불어 液胞形成과 밀접하게 관계가 있다고 하였고, 또 이 구조는 細胞膜成長 과정에 膜物質의 침전(Cronshaw 1965, Esau et al. 1966, Halperin and Jensen 1967), 細胞膜의 形成(Wilsenach and Kessel 1965), 糖質代謝(Hashimoto et al. 1966), 小胞體의 分化 및 發生(Lowry and Sussman 1967), 細胞內 物質輸送(Bracker 1967)과 관련성이 있다는 등 研究者들에 따라 그 見解를 달리하고 있다.

따라서 本研究는 菌類, 蘚苔類, 管束植物의 特定種을 선정하여 多小胞體 및 細胞質溶解體의 共通性 乃至 그 差異點에 관하여 系統分化過程을 追究하고자 하였다.

材料 및 方法

實驗室에서 分離同定한 *Rhizopus nigricans*, *Aspergillus niger* · *A. ochraceus*의 菌糸, 野外에서 採集한 *Agricus bisporus* · *Rhizopogon rubescens*의 子實層, *Marchantia polymorpha* · *Pogonatum inflexum*의 同化組織, *Pteridium aquilinum* · *Pinus densiflora* · *Ginkgo biloba* · *Panax ginseng*의 葉肉組織을 實驗材料로 하였다.

實驗群마다 組織小片을 paraformaldehyde-glutaraldehyde 混合液(Karnovsky 1965)內에서 前固定한 다음에 2% OsO₄(sodium cacodylate buffer, pH 7.0)으로 後固定하여 Epon 812 混合液(Luft 1961)으로 包埋하였다.

切片은 Porter-Blum MT-2 ultramicrotome으로 semi-section을 만들고 간이염색하여 位相差顯微鏡으로 觀察對象部位를 確認한 다음에 整頓하여 銀

色切片을 取했다.

各 切片마다 uranyl acetate와 lead citrate(Renyolds 1963)로서 電子染色하여 Hitachi HS-7S電子顯微鏡(50KV)으로 觀察하였다.

結 果

Rhizopus nigricans, *Aspergillus niger*, *A. ochraceus*의 菌糸 細胞質內의 膜性構造는 Fig. 28, 29, 30에서 보는 바와 같이 小胞의 集團(Fig. 23), 細胞質의 一部를 內包하고 있는 多層膜構造(Fig. 28), pinocytotic vesicles 및 原形質膜과 밀접하게 관련성이 있는 同心圓狀인 平行膜系(미에린樣構造; Fig. 30)등 多樣한 構造가 觀察된다. 이 3種의 菌糸 細胞質內의 膜系는 出現되는 位置 및 그 構造의 多樣성이 共通이며, 비록 構造의 多樣성으로 다소 다르다 할지라도 그 起源은 原形質膜에서 由來되어 이것이 細胞質內로 內生的으로 同心圓狀인 多層平行膜構造로 膜增殖이 일어나 原形質膜面 또는 細胞質內部로 移動되는 것으로 보여지며, 결코 細胞質內部에 있는 基本膜系에 그 起源을 두고 形成된다고 생각되는 것은 觀察되지 않았다.

Agricus bisporus, *Rhizopogon rubescens*의 子實層 菌糸 및 擔子器細胞內의 多樣狀인 膜系는 Fig. 14, 15, 16(*Agricus bisporus*) Fig. 17, 18, 19, 20(*Rhizopogon rubescens*)에서 보는 바와 같이 다른 共試 材料와는 달리 電子密度가 높은 膜系로 되어 있다. *Agricus bisporus*에서는 原形質膜이 細胞質內로 同心圓狀으로 平行膜 層狀構造로 膜增殖이 일어나 미에린樣構造로 變하는데, 심한 것은 Fig. 14에서 보는 바와 같이 15餘層으로 된 膜系로 된 것, 또 細胞質內에는 小胞複合體로 된 多小胞體(Fig. 15)乃至 미에린樣構造 · 小管狀 및 小胞들이 集積되어 複合體를 이루는 것(Fig. 16)등이 細胞質에 유리상태로 있거나 液胞내로 팽출된 것(Fig. 15, 16)등이 多樣하게 觀察된다. *Rhizopogon rubescens*에서도 위와 같은 所見이나, 特히 이 種에 있어서는 Fig. 17에서 보는 바와 같이 原形質膜이 細胞質안으로 부분 합입이 일어나서 胞囊狀構造를 含有하거나(Fig. 17), 二重膜構造로 增殖하여 이 膜들이 部分的으로 서로 융합되므로서 생기는 小胞 및 細管狀構造가 集積된 小胞-細管複合體(Fig. 19), 小管複合體(Fig. 18), 二重으로 된 膜系가 螺旋狀 또는 同心圓으로 平行多層膜系를 이루고 있는 것 등 多樣하게 觀察되었으나 細胞質안에 있는 基本膜系(小胞體 및 Golgi體)에서 유래된다

고 보여지는 所見은 觀察되지 않았다.

*Marchantia polymorpha*의 葉狀體細胞에 있어서는 pinocytotic vesicles, 細胞壁과 原形質膜사이 에 原形質膜에서 由來되는 것으로 믿어지는 多小胞狀構造(Fig. 25) 卽 plasmalemmasome (Marchant and Robards 1968), Fig. 26에서 보는 바와 같이 細胞質의 膜系인 小胞에서 由來된다고 보여지는 小胞 乃至 多層膜構造 卽 lomasome(Marchant and Robards 1968) 등이 觀察되는데, 이들構造는 原形質膜에서 細胞質로 또는 細胞質에서 液胞내로 팽출(Fig. 26, 27)되거나 또는 液胞내로 유리된것등 매우 다양하게 觀察된다.

*Pogonatum inflexum*의 莖葉系의 葉肉細胞에서는 原形質膜에서 由來되는 多小胞體(Fig. 22, 24) 多層平行膜構造, 細胞質의 基本膜系인 無顆粒性小胞體에서 由來되는 多小胞體(Fig. 22, 23) 및 多層平行膜構造 및 小胞—細管狀構造의 複合體(Fig. 22, 24) 등이 細胞質內 또는 液胞內로 팽출 및 유리된것등 다양하게 觀察된다.

Pteridium aquilinum var. japonicum, *Pinus densiflora*, *Ginkgo biloba*, *Panax ginseng*의 幼葉의 葉肉組織細胞에서는 pinocytotic vesicles(Fig. 10), 多小胞體(Fig. 10), 小管狀 및 小胞의 複合體(Fig. 8, 9), 小管狀 및 小胞 乃至는 同心圓狀인 多層平行膜構造의 複合體, 同心圓狀인 多層平行構造膜(Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 10, 11, 12, 13) 등이 原形質膜面, 細胞質의 內, 外形態 및 液胞안에 共通의으로 觀察된다. 이들 構造는 pinocytotic vesicles(Fig. 10), 多小胞體(Fig. 10), 小管狀 및 小胞의 複合體(Fig. 8, 9), 小管狀 및 小胞 乃至는 同心圓狀인 多層平行膜構造의 複合體, 同心圓狀인 多層平行膜構造(Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 10, 11, 12, 13) 등이 原形質膜面, 細胞質의 內, 外形態 및 液胞안에 共通의으로 觀察된다. 이들 構造의 類型은 pinocytotic vesicles, 原形質膜의 內生的 膜增殖에서 由來되는 多小胞體(multivesicular body) 및 同心圓狀 多層平行膜構造와 細胞質의 基本構造인 小胞體에서 由來되는 것으로 믿어지는 多樣狀인 膜構造등이다.

原形質膜에서 由來되는 이들 構造는 pinocytotic vesicles을 形成하고 이들 種에서 어떤 것은 점차 細胞質안으로 내생적합입이 일어나서 內腔이 확장되고 膜의 部分 部分에서 內腔으로 小胞를 形成하여 이탈되므로서, 多小胞體로 變하거나, 또는 同心圓狀으로 膜이 증식하여 多層膜構造(미에린樣構造)로 變다. 이들은 차차 細胞質안으로 합입되고 융기 유리되어 膜系의 構造가 小管의 斷片, 小

胞미에린등 多樣하게 變하면서 膜構造의 部分的退化過程을 밟아 二次液胞를 形成하거나, 또는 細胞質안의 液胞안으로 융기 液胞膜에 둘러싸인채 液胞안으로 유리되어 퇴화현상을 밟는 것으로 觀察된다.

細胞質안에서 그 起源을 두고 있는 것은 無顆粒性小胞體가 細胞質의 一部分을 포위하고 이 小胞體의 膜이 部分的으로 小管狀 乃至 小胞로 또는 同心圓狀인 膜增殖이 일어나는 반면 포위된 細胞質은 점점 위축 감소되면서 同心圓狀 多層平行膜構造로 變한다. 이것은 細胞質內에서 液胞안으로 융기하고, 이 융기된 小管狀—小胞—미에린樣構造의 複合體인 同心圓狀 多層平行膜構造는 液胞膜으로 둘러싸인채 液胞안으로 완전히 융기 이탈된다고 믿어지는 所見이 觀察된다(Fig. 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11).

原形質膜에서 또는 細胞質안의 基本膜系에서 由來된 多樣狀인 膜性構造는 液胞안으로 이행되는 過程에서 또는 液胞안으로 유리된후 膜은 계속 증가하는 반면 部分的으로 部位에 따라 非特異性 acid phosphatase의 電子顯微鏡의 酵素活性反應이 나타나는 것으로 보아 自體에서 生合成한 加水分解酵素에 의하여 液胞안에서 완전히 退化되는 것이라 고 믿어진다.

따라서 이들 管束植物에서는 多樣狀 膜性構造가 原形質膜에서 由來되는 plasmalemmasome(Marchant and Robards 1968)에 해당되는 것으로 區別된다. 細胞質안에서 유래되는 것은 그 起源을 無顆粒性인 小胞體에 두고 있으며, 또 이 構造物들은 管束植物의 細胞分化過程에서 液胞形成과 밀접하게 관계되는 것으로 觀察된다.

考 察

眞核細胞의 細胞壁과 原形質膜사이 또는 細胞質안에서 觀察되는 小管狀 乃至 小胞의 集團 또는 複合體; 同心圓狀인 多層膜 構造에 관해서는 動物細胞(Clark 1957)에서 밝혀진 이후 植物細胞에서는 動物細胞에서 觀察된 것과 유사한 海綿狀構造를 Girbardt(1958)가 *Polystictus versicolor*의 菌糸에서 觀察하였고, 그 후 Moore and McAlear(1961)가 *Eumycota*의 菌糸細胞에서 原形質膜과 관련성이 깊은 同一構造를 觀察하고 lomasome이라 命名하였다. 高等管束植物에 관해서는 Manocha and Shaw(1964)가 *Triticum dicoccum var. 'Khapli'*, *T. compactum var. 'Little'*의 葉肉組織細胞에서 菌類의 菌糸에서 觀察된 lomasome과 유사한 構造가 發

見되므로서 觀察者에 따라 緒論에서 言及한 바와 같이 여러가지 見解를 달리하고 있다.

이들 構造에 관해서는 Trump and Ericsson(1965), Cury (1968)가 動物細胞에서 glutaraldehyde-OsO₄의 二重固定에서 생길 수 있는 人工產物이라 하였고, 植物에서는 Bowes (1969)가 *Glechoma hederacea*의 줄기의 分裂組織을 glutaraldehyde-OsO₄에 固定한 結果 매우 복잡한 미에린樣構造가 存在하고, 또 細胞質을 포함하고 消化作用을 나타내는 液胞가 있으나, KMnO₄로 固定한 材料에서는 lomasome에 해당하는 것 외에 미에린樣構造 및 消化性인 液胞는 存在하지 않으므로 불안정한 構造라고 하였다. 그러나 多樣狀膜構造는 固定으로 인하여 생긴 人工產物이 아니고 實存한다는 것이 *Euphorbia marginata*, *Nicotiana tabacum*, *Vinca rosea*, *Zea mays*, *Pinus elliotti*(Mahlberg, 1972, Mahlberg et al. 1970, 1971, 1974), *Glycine max*, *Helianthus annuus* 등의 培養細胞에서 確認되고 있을뿐만 아니라 自然狀態의 固定材料에서도 菌類, 藻類(Barton 1965, Crawley 1965), 管束植物의 물질대사능이 있는 細胞에서 恒存成分인 것으로 確認되어지고 있다. 本研究에 선정된 藻菌類(*Rhizopus nigricans*), 子囊菌類(*Aspergillus niger*, *A. ochraceus*), 擔子菌類(*Agricus bisporus*, *Rhizopogon rubescens*), 菌類(*Marchantia polymorpha*), 蘚類(*Pogonatum infexum*), 羊齒類(*Pteridium aquilinum var. japonicum*), 소나무類(*Pinus densiflora*), 은행類(*Ginkgo biloba*), 被子植物(*Panax ginseng*)의 特定(임의의 선정)種들의 物質代謝能이 있는 細胞에서 pinocytotic vesicle에서 유래되거나 또는 原形質膜 및 細胞質의 基本膜系에서 유래되는 多樣狀인 膜性構造가 觀察되었다.

細胞質內的 多樣狀인 膜系의 成形起源에 관한假說로서는 (1) 細胞質內的 小胞(Moore and McAllear 1961), 無顆粒性小胞體(Hashimoto and Yoshida 1966, Chang and Tanaka 1971, Mesuguita 1972, Kim 1974, Kim et al. 1974), 小胞狀小胞體(Marchant et al. 1967, Chang and Tanaka 1971)로부터 形成, (2) 原形質膜의 함입 및 굴곡에 의한(Echlin et al. 1966, Hyde and Walkinshaw 1966, Kim 1974) 즉 細菌類에서 mesosome의 形成過程(Pate and Ordal 1967)과 같은 방식에 의해 形成 (3) 細胞의 生活環의 어느 初期에 液胞內로 축적된 磷脂質의 集合體가 自然的인 分解結果로 의해 形成(Mercer 1961)된다는 3가지 說이 알려져

있다.

菌類에 있어서는 Chang and Tanaka(1971)가 *Volvariella volvacea*의 擔子胞子를 發芽시킨 菌糸細胞에서는 細胞質內的 小胞體로부터 多小胞狀, 미에린樣, 多小管狀構造로 形成이 된다고 하였다. 그러나 Hyde and Walkinshaw(1966)는 *Lenzites saepiana*의 菌糸에서는 小胞體가 觀察되지 않았을 뿐만 아니라 多樣性膜構造는 原形質膜에서 由來된다고 하였고, 또 Brushaber and Jenkins (1971)는 *Poria monticola*의 菌糸에서 lomasome과 pinocytotic vesicles이 原形質膜에서 形成된다고 하였다. 本研究에 선정된 藻菌類와 子囊菌類의 菌糸에서는 細菌類의 mesosome이 形成되는 것과 같은(Pate and Ordal 1967)所見이나 가끔 mesosome에서는 볼수 없는 多小胞體(Fig. 29)가 觀察되었다. 그리고 擔子菌類인 *Agricus bisporus*는 細胞質性膜系가 있기는 하나 매우 未分化된 상태이고, *Rhizopogon rubescens*에서는 전혀 觀察되지 않는 반면에 어느쪽이든 多樣狀인 膜系는 모두 原形質膜에서 유래되는 것으로 믿어진다. 菌類의 原形質膜에서 유래되는 多樣狀인 膜構造를 Hirata(1966)는 *Staphylococcus aureus*, *Candida albicans*의 菌糸細胞에서 fungal mesosome이라 하였고, Zachariah and Fitz-James(1967)는 *Penicillium claviforme*菌糸에서 同一構造를 觀察하고 이들 構造에서 그 기능은 불명확하여 細菌類의 mesosome과 유사성이 있는 機能單位構造라고 하였다. 細菌類중에는 高等生物에서와 같이 미토콘드리아, 小胞體, Golgi體, 核膜등과 같이 分化한 內膜構造를 가지고 있지 않는 細菌에는 유일한 內膜構造인 mesosome이 있어서 (Pate and ordal 1967, Pontefract et al. 1969) 이것은 호흡과 에너지代謝 및 ATP-ase 活性(Ferrandes and Chaix 1973, Oppenheim and Salton 1973), 細胞壁合成과 隔膜形成(Thorne and Barker 1972), 細胞質膜系의 前驅體合成(Fitz-James 1968), 細胞外酵素의 合成과 分泌(Lampen 1965), 細胞分裂의 制御 및 形質傳達(Ryter 1968), 細胞內物質의 輸送(Pate and Ordal 1967)등에 관여한다고 알려져 있다. 그러나 菌類에 있어서는 種에 따라 內部構造가 다르기는 하나 미토콘드리아 등 細胞小器官이 分化된 것도 있으며 또 基本膜系가 分化되지 않는 것도 있다(Hyde and Walkinshaw 1966). 반면 Carbonell과 Pollak(1962), Hyde와 Walkinshaw(1966), Mercer(1962) 등은 이들 構造가 phospholipids의 性質을 나타내고 있다고 하였으며, 또 pinocytotic vesicles 形成

乃至는 細胞質內物質輸送(Bracker 1967), 細胞壁形成(Wilsenach and Kessel 1965), glycogen合成(Hashimoto and Yoshida 1966)과 관련성이 있다는 등 研究者에 따라 見解가 다르다. 本研究에서는 이들 構造의 起源은 原形質膜에 있고, 그 機能은 pinocytotic vesicles形成 卽 細胞의 物質代謝能에 따라 細胞外物質의 輸送 및 膜系의 電子密度가 높음을 보아 orthophosphate, pyrophosphate, metaphosphate 등의 無機磷酸鹽이 集積된 顆粒 卽 volutin 顆粒(Fieser and Heymann 1948, Herrick and Kempf 1944)과 관련성이 있을 것이라 생각된다. 菌類에서의 이들 構造에 관해서는 앞으로 더욱 많은 研究가 이루어져서 菌類의 類別 構造의 特性과 共通된 機能을 追究되어야 할 것으로 믿는다.

細胞質內에 基本膜系가 分化되어 있는 蘚苔類 및 管束植物에 있어서는 多樣性인 膜性構造는 앞서言及한 바와 같이 原形質膜 또는 細胞質內의 小胞體에서 유래되어 液胞形成과 밀접한 관계가 있는 것 같다(Poux 1962, Mesquita 1972, Kim et al. 1974, Kim 1974). 分裂組織에 있어서 液胞系의 起源은 一次的으로 小胞體의 부분확장으로 provacuoles이 形成되고, 다음은 物質輸送과 관련된 pinocytotic vesicles이 基 존액포계와 관계없이 二次液胞를 形成(Poux 1962)하기도 한다. 또 이 pinocytotic vesicles의 一部는 막증식에 의하여 multivesicular body, 同心圓狀인 多層平行膜構造(미에린樣構造) 및 平行膜構造로 變하여 原形質膜에서 分離되고 二次液胞를 形成하거나 또는 液胞內로 유리된 다음 퇴화과정을 밟는다. 細胞質의 小胞體에서 유래되는 provacuoles의 無顆粒性小胞體가 細胞質의 一部를 포위하여 생긴 細胞質分離體(cytosomes; Buvat 1968, Coulomb and Buvat 1968, Coulomb 1968, Helminen and Ericsson 1968)는 細胞質 영역의 물질대사로 生體膜形成에 관여하여 膜性構造를 증가시키 同心圓狀인 多層平行膜을 증가시키면서 이것은 漸次 液胞內로 팽출되어 퇴화과정을 밟는 것 같다.

이들 原形質膜 또는 小胞體에서 유래되는 多樣性 膜構造는 正常組織細胞에서 뿐만 아니라 生長素處理(Fowke and Setterfield 1969, Kim et al. 1974), 녹병균에 감염된 細胞 및 저온처리(Erllich et al. 1968), BPMV 감염세포(Kim and Fulton 1973) 등에서는 보다 더 많이 觀察되었음이 報告되고 있다.

퇴화과정에 있는 것으로 보여지는 液胞內에 유리된 多樣性膜性構造는 acid phosphatase(Poux

1963, Coulomb 1969, Kim 1974)의 活性이 있는 것으로 보아 加水分解酵素를 合成하여 自己消化過程을 밟아 自食性液胞(auto-phagoc vacuoles=early auto-lysosomes)로 변하거나 또는 液胞內로 細胞質을 分離시켜 液胞分化和 밀접한 관계가 있는 것으로 보여진다.

細胞質의 自食性液胞인 細胞質溶解體(cytolysomes)는 Novikoff(1963)에 의하여 動物細胞에서 언급되었고, 植物細胞에서는 動物細胞와는 달리 lysosome의 存否에 대하여 논쟁이 되고 있는데 Dauwalder et al. (1969)는 옥수수 分裂組織細胞에서 acid phosphatase의 活性部位를 확인하고 植物細胞의 lysosome을 인정하였으나 動物細胞의 것과 같은 細胞學的 構造를 가진 lysosomes은 없다고 하였다. 앞서言及한 바와 같이 植物細胞에서는 形質膜의 退化像部位에 acid phosphatase의 活性이 있고(Poux 1963, Kim 1974, Kim et al. 1974) 또 세포질영역에서 分離된 細胞質의 自食性液胞과 유사한 반면에 분화과정에 있는 細胞의 細胞質內에는 물질의 수송 및 液胞分화를 위한 細胞質分離體의 形成에 多樣狀인 막성구조의 分化가 활발해져서 自食性液胞로 또는 細胞質을 分離退化시키는데 특히 小胞體에서 유래되는 細胞質分離體는 잔유세포질에서 加水分解酵素가 合成되어 液胞內에서 分解되는 것 같다. 따라서 Mesquita (1972)는 細胞質에서 유래된 液胞形成과 관련성이 있는 이들 構造를 動物細胞의 細胞質溶解體(cytolysomes)와 같은 것이라 하였는데, 本研究에서도 細胞質內에서 유래되는 細胞質分離體라고 볼 수 있는 多樣狀인 膜系는 構造와 機能面에서 불래 蘚苔類 및 管束植物에 있어서는 細胞分化和 관련성이 있는 動物細胞의 細胞質溶解體와 同一時 보아진다.

摘 要

Rhizopus nigricans, *Aspergillus niger*, *Aspergillus ochraceus*의 菌糸, *Agricus bisporus*, *Rhizopogon rubescens*의 子實層菌糸 및 擔子器細胞, *Marchantia polymorpha*, *Pogonatum inflexum*, *Pteridium aquilium*의 同化組織, *Pinus densiflora*, *Ginkgo biloba*, *Panax ginseng*의 葉肉組織의 小片을 glutaraldehyde-paraformaldehyde 및 OsO_4 에 固定하여 多小胞體 및 細胞質溶解體와 關聯된 多樣狀인 膜性構造의 起源과 機能에 관하여 電子顯微鏡的으로 追究하였다.

Rhizopus nigricans, *Aspergillus niger*, A.

ochraceus, *Agricus bisporus*, *Rhizopogon rubescens*의 同心圓狀인 多層膜, 미에린-小胞-管狀構造의 複合體, 平行多層膜構造 등은 原形質膜에서 유래된다.

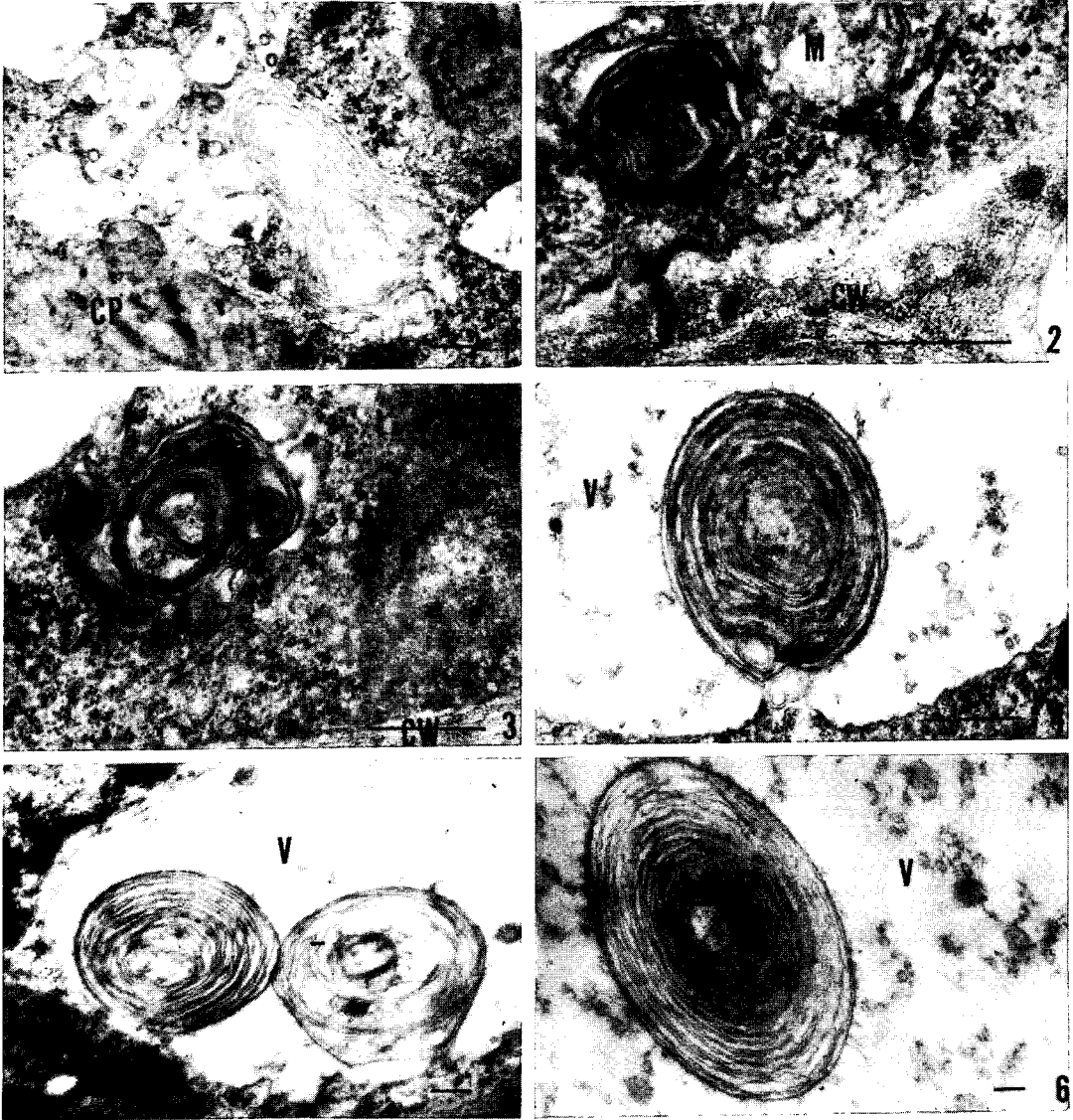
Marchantia polymorpha, *Pogonatum inflexum*, *Pteridium aquilinum*, *Pinus densiflora*, *Ginkgo biloba*, *Panax ginseng*에 있어서 pinocytotic vesicles 외에 多樣狀인 膜性構造는 原形質膜과 細胞質안의 無顆粒性 小胞體에서 유래된다. 原形質膜에서 유래되는 것은 多小胞體인 것과 미에린樣構造인 것으로 區分되고, 이것은 二次液泡를 形成하거나 또는 一次液泡안으로 유리되어 退化한다. 細胞質안의 小胞體가 細胞質의 一部를 포위하고 그 内部에 膜增殖과 더불어 細胞質이 감소되면서 多層膜構造로 변하고, 이것은 液泡안으로 유리되어 退化한다. 細胞質의 小胞體에서 유래되는 것은 液泡分化和 밀접한 관계가 있는 細胞質分離體 또는 細胞溶解體인 것으로 믿어진다.

REFERENCES

- Barton, R., 1965; An unusual organelle in the peripheral cytoplasm of *Chara* cells, *Nature*, 205:201.
- Berliner, M.D. and Duff, R.H., 1965; The ultrastructure of *Armillaria mellea* hyphae, *Can. J. Bot.*, 43: 171-172.
- Bowes, B.G., 1969; Electron Microscopic observations on Myelin-like Bodies and Related Membranous Elements in *Glechoma hederacea* L. Z. pflanzenphysiol. Bd., 60: 414-417.
- Bracker, C.E., 1967; Ultrastructure of fungi, *Ann. Rev. Phytopath.*, 5: 343-374.
- Brushaber, J.A. and Jenkins, S.F., 1971; Lomasomes and vesicles in *Poria monticola*, *Can. J. Bot.*, 49:2075-2079.
- Buckley, P.M., Syaholm, V.E. and Sommer, N.F. 1966; Electron microscopy of *Botrytis cinerea conidia*, *J. Bacteriol.*, 91: 2037-2044.
- Buvat, R., 1968; Diversité des vacuoles dans les cellules de la racine d' Orge (*Hordeum sativum*). *C.R. Acad. Sc.*, 267: 267-298.
- Carbonell, L.M. and Pollak, L. 1962; "Myelin figures" in yeast cultures of *Paracoccidioides brasiliensis*, *J. Bacteriol.*, 83: 1356-1357.
- Chang, S.T. and Tanaka, K., 1971; An electron microscope study of complex membranous structures in the Basidiomycetes, *Vovariella volvacea*, *Cytologia*, 36: 639-651.
- Clark, S. L., 1957; Cellular differentiation in the kidneys of newborn mice studied with the electron microscope, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 3: 349-362.
- Coulomb, P.H., 1968; Sur la présence de structures lamellisées dans les cellules méristématiques du bourgeon de *Solanum tuberosum*, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 267: 1373-1374.
- _____, 1969; Mise en évidence de structures analogues aux lysosome dans le méristems radicaire de la Courge (*Cucurbita pepo* L.). *J. Microscopie*, 8: 123-133.
- _____, and Buvat R., 1968; Processus de dégénérescence cytoplasmique partielle dans cellules de jeunes racines de *Cucurbita pepo*, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 267: 843-844.
- Crawler, J.C.W., 1965; A cytoplasmic organelle associated with the cell wall of *Chara* and *Nitella*, *Nature*, 205: 200-201.
- Cronshaw, J., 1965; Cytoplasmic fine structure and cell wall development in differentiating xylem elements. In cellular ultrastructure of woody plants, Edited by W. A. Cote. Syracuse Univ. Press, 99-124.
- Curgy, J.J., 1968; Influence du mode de fixation sur la possibilité d'observer des structures myeliniques dans les hépatocytes d'embryons de poulet, *J. Microsc. (Paris)*, 7: 63-80.
- Dauwalder, M., Whaley W.G., and Kephart J.E., 1969; Phosphatases and differentiation of the Golgi apparatus, *J. Cell Sci.*, 4: 455-497.
- Echlin, P.H., Chapman, G.B. and Angold, R. 1966; The fine structure of polyvesicular bodies associated with cell in the developing anthers of *Ipomea purpurea* L., 317-318. In R. Uyeda (ed.), *Electron Microscopy*, Vol. II. Meruzen Co., Ltd. Tokyo.
- Erlich, M.A., Schafer, J.F. and Erlich, H.G., 1968; Lomasomes in wheat leaves infected by *Puccinia graminis* and *P. recondita*, *Can. J. Bot.*, 46: 17-20.
- Esau, K., Cheadle, V.I. & Gill, R.H., 1966; Cytology of differentiating tracheary elements II. Structures associated with cell surfaces,

- Amer. J. Bot. 53: 765-771.
- Fawcett, D.W. and Ito, S., 1958; Observations on the cytoplasmic membranes of testicular cells, examined by phase contrast and electron microscopy, J. Biophys. Biochem. Cytol., 4: 135-142.
- Ferrandes, B. et Chaix, P., 1972; Systeme cytochromique des membranes cytoplasmiques et des membranes mesosomiques de *Bacillus subtilis*. Biochem. Biophys. Acta., 256: 548-654.
- Fieser, L.F. and Heymann H., 1948; Naphthoquinone antimalarials, relative antirespiratory activities (*Plasmodium lophurae*), J. Biol. Chem., 176: 1363-1370.
- Fitz-James, P.C., 1968; Microbiol protoplasts spheroplasts and L-forms (ed. quze, L.B.), 124, Williams & Wilkins Co., Baltimore.
- Fowke, L.C. & Setterfield, G., 1969; Multivesicular structures and cell growth, Can. J. Bot., 47: 1873-1877.
- Girbardt, M., 1958; Uber die Substruktur von *Polystictus versicolor*, Arch. Mikrobiol., 28: 255-269.
- _____, 1961; Licht-und elektronenmikroskopische Untersuchungen an *Polystictus versicolor*. II. Die Feinstruktur von Grund Plasma und Mitochondrien, ibid. 31: 351-359.
- Halperin, W., & Jensen, W.A., 1967; Ultrastructural changes during growth and embryogenesis in carrot cell cultures, J. Ultrastruct. Res., 18: 428-432.
- Hashimoto, T. and Yoshida, N., 1966; Unique membranous system associated with glycogen synthesis in an imperfect fungus, *Geotrichum candidum*, 305-306. In R. Uyead (ed.), Electron Microscopy, Vol. II, Maruzen Co., Ltd, Tokyo.
- Helminen, H.J. and Ericsson, L.E., 1968; Studies on mammary gland involution II. Ultrastructural evidence for auto- and heterophagocytosis, J. Ultrastr. Res., 25: 214-227.
- Herrick, J.A. and Kempf, J.E., 1944; A study of the fungistatic and fungicidal properties and of the toxicity for mice of sodium azide, J. Bacteriol., 48: 331-336.
- Hirata, T., 1966; Comparative studies on intracytoplasmic membrane systems of *Candida albicans* and *Staphylococcus aureus* by means of electron microscopy, 295-296. In R. Uyeada (ed.), Electron Microscopy, Vol. II, Maruzen Co., Ltd, Tokyo.
- Hyde, J. M. and Walkinshaw, C. H., 1966; Ultrastructure of basidiospores and mycelium of *Lenzites saepiana*, J. Bacteriol., 92: 1218-1227.
- Karnovsky, M.J., 1965; A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy, J. Cell Biol., 27: 137-138.
- Kim, K.S. and Fulton, J.P., 1973; Plant virus-induced cell wall overgrowth and associate membrane elaboration, J. Ultrastructure Research, 45: 328-342.
- Kim, W.K., 1974; Electron microscopy of Cytolysomes in Plant cells (*Glycine max* Merr. and *Zea mays* L.), Kor. J. Electron Micro., 4: 25-34.
- _____, Park, M.K. and Park, H.D., 1974; Influence of Plant growth substances on cytolysome-like organelles in the mesophyll of soybean, Kor. J. Bot., 17: 163-170.
- Lampen, J.O., 1965; Symposia of the society for general microbiology, Function and structures of microorganisms, 15:115.
- Lowry, R.J. and Sussman, A.S., 1967; Ultrastructural changes during germination of ascospores of *Neurospora tetrasperma*, J. Gen. Microbiol., 51: 403-409.
- Luft, J.H., 1961; Improvements in epoxy resin embedding methods, J. Biophys. Biochem. Cytol., 9:409-414.
- Mahlberg, P., 1972; Further observation on the phenomenon of secondary vacuolation in living cells, Amer. J. Bot., 59: 172-179.
- _____, Turner, F.R., Walkinshaw, C. and Venkateswaran, S., 1974; Ultrastructural studies plasma membrane related secondary vacuoles in cultured cells, ibid, 61: 730-738.
- _____, Olson, K. and Walkinshaw, C. 1970; Development of peripheral vacuoles in plant cells, ibid., 57: 952-960.
- _____, _____ and _____. 1971;

- Origin and development of plasma membrane derived invagination in *Vinca rosea* L, *ibid.* 58: 407-416.
- Manocha, M.S. and Shaw, M., 1964; Occurrence of lomasomes in Mesophyll cells of 'Kh-apli' Wheat, *Nature*, 203: 1402-1403.
- Marchant, R., Peat, A. and Banbury, G.H., 1967; The ultrastructural basis on hyphal growth, *The New Phytologist.*, 66: 623-629.
- _____, & Robards, A.W., 1968; Membrane systems associated with the plasmalemma of plant cells, *Anns. Bot. (London)*, 32: 457-471.
- Mercer, E.H., 1961; *Electron Microscopy in Anatomy*. Arnold, London.
- _____, 1962; The evolution of intracellular phospholipid membrane systems, p. 369-384. In R.J.C. Harris (ed.), *The Interpretation of Ultrastructure*. Academic Press, Inc. New York.
- Mesquita, J.F. 1969; Electron microscope study of the origin and development of the vacuoles in root tip cells of *Lupinus albus* L. *J. Ultrastr. Res.* 26: 242-250.
- _____, 1972; Ultrastructure de formations comparables aux vacuoles autophagiques dans les cellules des racines de l' *Allium cepa* L. et du *Lupinus albus* L. *Cytologia*, 37:95-110.
- Moore, R.T. 1966; The ultrastructure of fungal cells, P. 95-118. In G.C. Ainsworth and A.S. Sussman (ed.). *The Fungi*. Vol. I. *The Fungal Cell*. Academic Press. New York.
- _____, and McAlear, J.H. 1961; Fine structure of mycota V. Lomasomes-previously uncharacterized hyphal structures, *Mycologia*, 53:194-200.
- Nair, N.G., White, N.H., Griffin, D.M. and Blair, S., 1969; Fine structure and electron cytochemical studies of *Sclerotium rolfii* Sacc. *Aust. J. Biol. Sci.*, 22: 639-652.
- Novikoff, A.B., 1963; Lysosome in the Physiology and Pathology of cells: contribution of staining methods, *Ciba found. Symp. On Lysosomes*, 36-73.
- Olah, I. and Rollich, J., 1966; Peculiar membrane configurations after fixation in glutaraldehyde, *Act. Biol. Acad. Sci. Hung.*, 17: 65-73.
- Oppenheim, J.D. and Salton, M.R.J., 1973; Localization and distribution of *Micrococcus lysodeikticus* membrane ATPase determined by ferritin labeling, *Biochem. Biophys Acta.*, 298: 297-322.
- Palade, G.E. and Claude, A., 1946; The nature of the Golgi apparatus in somatic cells, *J. Morphol.*, 85: 35-69.
- Pate, J.L. and Ordal, E.J., 1967; The fine structure of *Chondrococcus columnaris* I. Structure and formation of masosomes, *J. Cell Biol.*, 35: 1-13.
- Pontefract, R.D., Bergeron, G. and Thatcher, F.S., 1969; Mesosome in *Escherichia coli*, *J. Bacteriol.*, 97: 367-375.
- Poux, N., 1962; Nouvelles observations sur la nature et l'origine de la membrane vacuolaire des cellules végétales, *J. Micro.*, 1: 55-66.
- Reynolds, E.S., 1963; The use of lead citrate at high PH as an electron opaque stain in electron microscopy, *J. Cell. Biol.*, 17: 208-212.
- Revel, J.P., Ito, S. and Fawcett, D.W., 1959; Electron micrographs of myelin figures of phospholipid stimulating intracellular membranes, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 4: 494-498.
- Ryter, A., 1968; Association of the nucleus and the membrane of bacteria: a morphological study, *Bacteriol. Rev.*, 32: 39-54.
- Thomas, P.L. and Isaac, P.K., 1967; An electron microscope study of intravacuolar bodies in the uredia of wheat stem rust and in hyphae of other fungi, *Can. J. Bot.*, 45: 1473-1478.
- Thorne, K.J.I. and Barker, D.C., 1972; The Occurrence of Bactoprenol in the Mesosome and Plasma Membranes of *Lactobacillus casei* and *L. plantarum*, *J. Gen. Microbiol.*; 70: 87-98.
- Trump, B.F. and Ericsson J.L.E., 1965; The effect of the fixative solution on the ultrastructure of cells and tissue, A comparative analysis with particular attention to the proximal convoluted tubule of the rat kidney, *Lab. Invest.*, 14: 1245-1323.
- Wilson, R. and Kessel, M., 1965; The role of lomasomes in wall formation in *Penicillium vermiculatum*, *J. Gen. Microbiol.*, 40: 401-404.
- Zachariah, K. and Fitz-James., 1967; The structure of phialides in *Penicillium claviforme*, *Can. J. Microbiol.*, 13:249-256.



Key to abbreviation: CP, chloroplast; CW, cell wall; ER, endoplasmic reticulum; M, mitochondria; N, nucleus; S, starch; and V, vacuole. Straight line in each photograph indicates 0.5μ .

Fig. 1-6. Mesophyll cells of *Panax ginseng*.

Fig. 1. Concentric lamellar structure that appear to be formed by folding of the smooth surface endoplasmic reticulum. Fig. 2. Myelin-like structure within the cytoplasm formed by plasmalemma infoldings. Fig. 3. Myelin-vesicular-vacuolar type of complex membranous structure within the cytoplasm. Fig. 4, 5. Concentric lamellar structure associated with the central vacuole. Fig. 6. Concentric lamellar structure within the central vacuole.

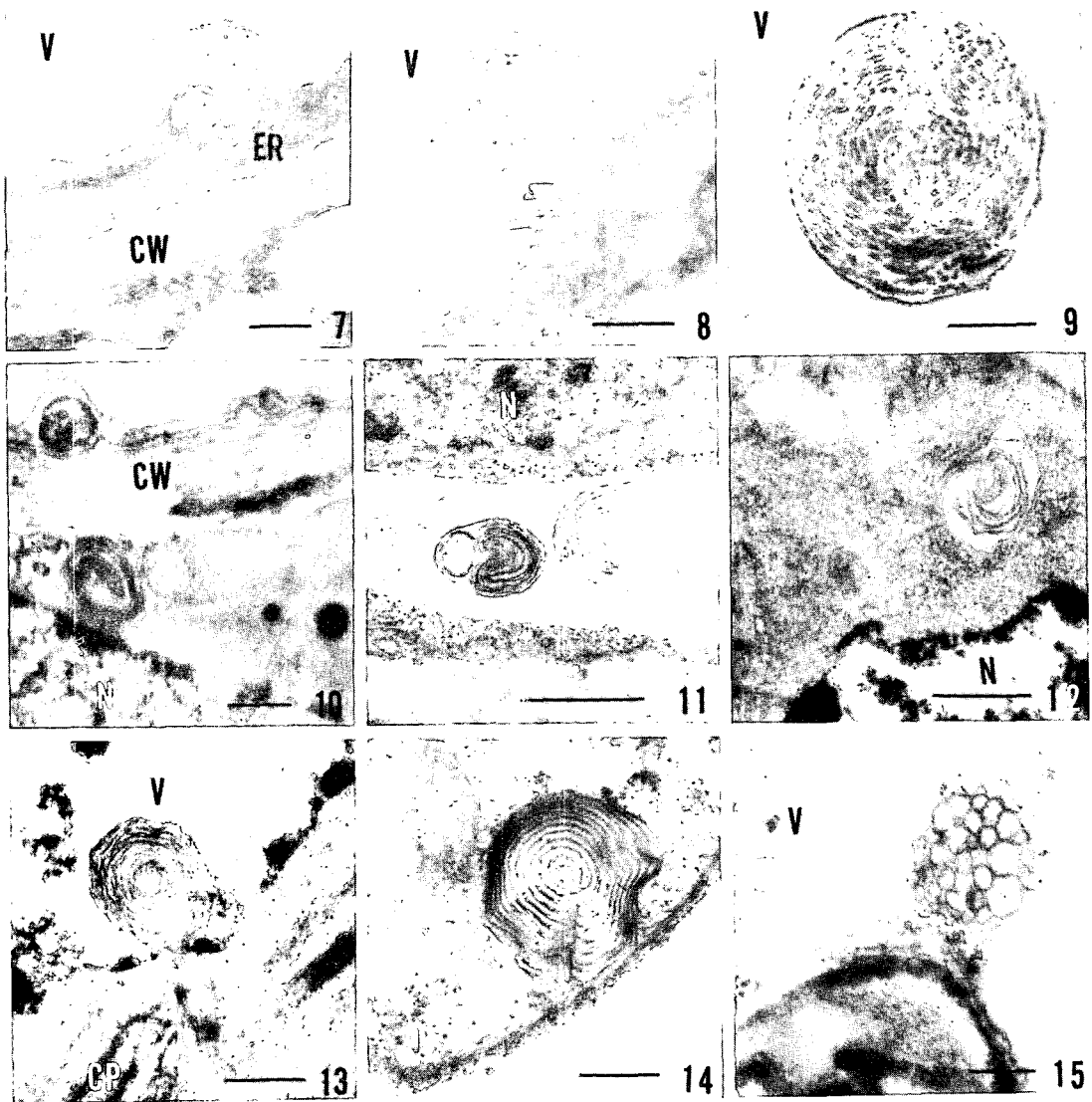


Fig. 7-9. Mesophyll cells of *Ginkgo biloba*. Fig. 7. Endoplasmic reticulum associated with the sac which projects into the central vacuole. Fig. 8. Cluster of tubules-vesicular complex protruded into the vacuole. Fig. 9. Multitubular complex completely isolated within the central vacuole. Fig. 10-11. Mesophyll cells of *Pinus densiflora* S. et Z. Fig. 10. Multivesicular body on the cell wall and concentric lamellar structure (below) associated with plasmalemma. Fig. 11. Concentric lamellar bodies completely isolated from the central vacuole. Fig. 12-13. Mesophyll cells of *Pteridium aquilinum* var. *japonicum* Nakai. Fig. 12. Concentric lamellar complex within the cytoplasm. Fig. 13. Concentric lamellar complex in the cytoplasm protruded into the central vacuole. Fig. 14-16. Hymenium and basidium cells of *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. Fig. 14. Concentric parallel-lamellar complex formed by the plasmalemma infolding. Fig. 15. Complex series of vesicles protruded into the central vacuole.

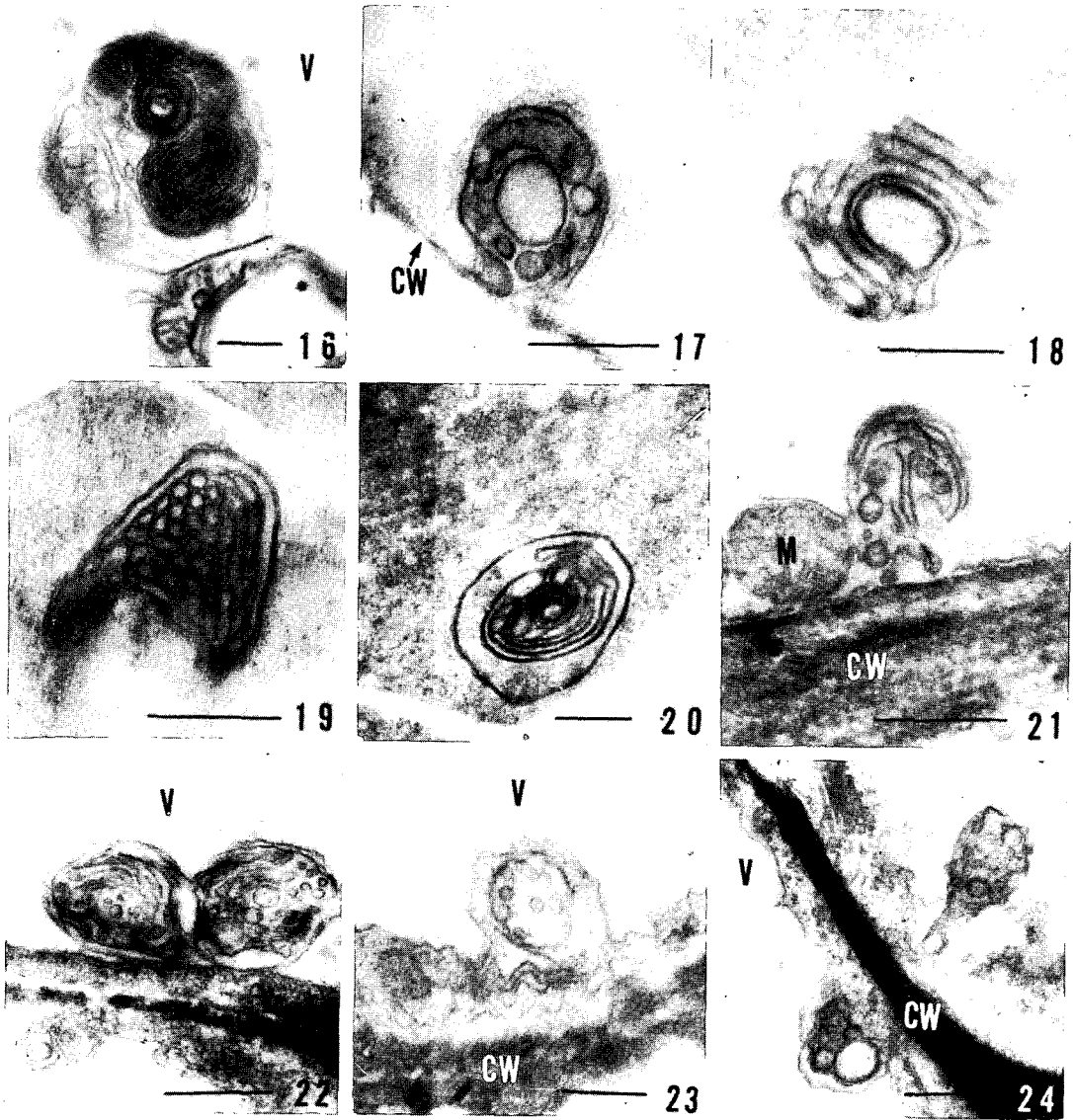


Fig. 16. Myelin-vesicle-tubular complex protruded into the vacuole. Fig. 17-20. Hymenium and basidium cells of *Rhizopogon rubescens* Tul. Fig. 17. Complex series of vesicles enclosed by plasmalemma. Fig. 18. Tubular complex containing cytoplasm within the cytoplasm. Fig. 19. Microtubular complex enclosed by double membrane within the cytoplasm. Fig. 20. Circular lamellar complex enclosed by double membrane within the cytoplasm. Fig. 21-24. The cells of assimilation tissue of *Pogonatum inflexum* (Lindb) Jaeg. Fig. 21. Vesicle-lamellar complex protruded into the vacuole. Fig. 22. Pair of vesicle-tubular complex originated from the endoplasmic reticulum. Fig. 23. Multivesicular body originated from the endoplasmic reticulum. Fig. 24. Multivesicular body (above) originated from the plasmalemma and the other one (below) originated from the endoplasmic reticulum.

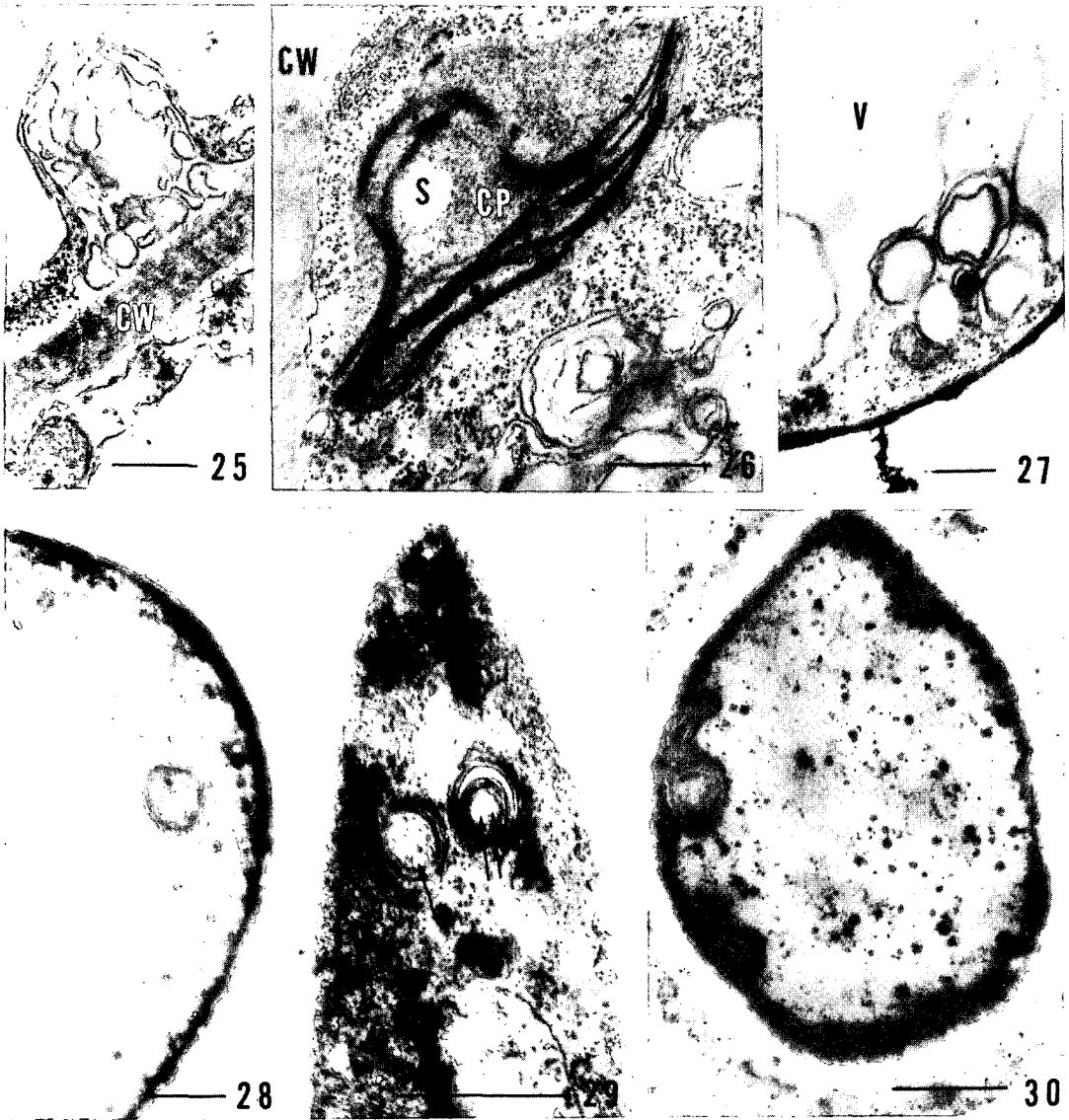


Fig. 25-27. The cells of assimilation tissue of *Marchantia polymorpha* Linne. Fig. 25. Multivesicular complex(lomasomes) between plasmalemma and cell wall. Fig. 26. Membrane complex associated with endoplasmic reticulum and tonoplast. Fig. 27. Secondary vacuoles and multivesicular complex protruded into the central vacuole. Fig. 28. Mycelium cells of *Rhizopus nigricans*. Myelin complex surrounding the part of the cytoplasm. Fig. 29. Mycelium cells of *Aspergillus niger*. Myelin complex (arrow) enclosing the vesicles and myelin complex (double arrow). Fig. 30. Mycelium cells of *Aspergillus ochraceus*. Fungal mesosomes (concentric lamellar complex) originated from the plasmalemma.