

MACIEJ ZENKTELER

## WSPÓŁCZESNE POGLĄDY NA BUDOWĘ JĄDEREK

Od czasu odkrycia jąderka przez Fontana (1781) nagromadziła się ogromna liczba prac i hipotez dotyczących jego budowy i funkcji w okresie interfazy oraz sposobu zanikania i pojawiania się w stadiach kariokinezy. Wyniki przeprowadzonych doświadczeń ogłaszane w różnych publikacjach są niestety często między sobą sprzeczne i nie dają właściwej odpowiedzi na zasadnicze pytania dotyczące struktury jąderka i jego losów podczas mitozy. Ponieważ mniej doświadczeń poświęcono jąderkom komórek roślinnych, w pracy tej przede wszystkim podkreślam te hipotezy i eksperymenty, które dotyczą obiektów roślinnych. Przy omawianiu współczesnych poglądów nie sposób pominąć ogromu pracy włożonej przez wielu badaczy w latach dawniejszych, tym bardziej, że niektóre teorie do dziś cytuje się w najnowszych publikacjach. Dlatego też chcąc zagadnienie to szerzej naświetlić, zwracam uwagę w sposób dość skrótowy na doświadczenia dawne, poszerzając prace i poglądy współczesne. Całość ujmuję w sposób następujący:

I. Doświadczenia i hipotezy dotyczące budowy, funkcji i biochemizmu jąderek.

II. Wiadomości ogólne

III. Wnioski

IV. Literatura

### I. DOŚWIADCZENIA I HIPOTEZY DOTYCZĄCE BUDOWY, FUNKCJI I BIOCHEMIZMU JĄDEREK

Zacharias (1885) (70) za poglądami Strasburgera uważa jąderko za miejsce akumulacji substancji pokarmowych potrzebnych dla jądra. Strasburger wysuwał także przypuszczenie, iż może ono być związane z wytwarzaniem się wrzeciona. Zacharias zgadza się jednak z Flemingiem, że jest to organ komórkowy o nieznanym funkcjach. Montgomery (1890) (49) wysuwał następujące hipotezy: a) jąderko reprezentuje substancje cytoplazmatyczne, b) ilość substancji jąderkowych stoi w prostej proporcji do intensywności funkcjonalnych zmian zachodzących między cytoplazmą a jądrem, c) jąderko jest depozytem substancji odżywczych w jądrze.

Pierwszym dokumentem mówiącym o heterogenności jąderek jest praca Ruzicka (1899) (57), który używając techniki barwienia srebrem ujrzął w jąderkach ciemne ciała podobne do bakterii. Cajal (1903) (8) przy stosowaniu tej samej techniki barwienia dostrzegł w jąderkach błonę jąderkową. Heidenhain (1907) (34) stwierdził, iż w jąderkach brak jakiegokolwiek struktury lub organizacji («Strukturlose, unorganisierte Körper»). S. Navashin (1992) (51) odkrył satelity u *Galtonia* i opisał je jako małe okrągłe ciała przycepiione w profazie do jąderka.

Heitz (1931) (35 a, b) wykazał, że każde jąderko powstaje przy trzonku satelity lub przewężeniu wtórnym, i że ilość jąderek w telofazie zależy od ilości SAT chromosomów (sine acido thymonucleinico). Zwykle są dwa takie chromosomy będące zarazem obszarami heterochromatynowymi.

Pewne ciała odkryto w jąderkach komórek macierzystych *Lathyrus*, *Oenothera*, *Malva*, *Oryza* i Latter (42) nazwał je ciałkami jąderkowymi będącymi częścią jąderka i powstającymi w miejscu połączenia się par chromosomów satelitarnych.

B. Mc Clintock (1934) (40) w swej bardzo szczegółowej pracy popartej licznymi obserwacjami nad jąderkami w komórkach somatycznych i płciowych u *Zea mays* wykazała, że: a) jąderko powstaje nie z nici chromosomu, ani z przewężenia wtórnego, ale ze zorganizowanego ciała w chromosomie bezpośrednio przylegającym do trzonka satelity i nazwała go organizatorem jąderka — „the nucleolus organiser“ (do dziś powszechnie w literaturze cytowany); b) trzonek powstaje jako rezultat wzrostu jąderka podczas telofazy; c) w jądrach haploidalnych istnieje jeden organizator, gdyż występuje tylko jeden SAT chromosom, w diploidalnych pojawiają się dwa; d) aktywność organizatora jąderka może być zahamowana i wtedy pojawia się wiele małych ciałek związanych z innymi chromosomami.

Zirkle (1928, 1930) (72) podał termin «plastin» dla składu jąderka i stwierdził, że w telofazie substancja jąderkowa rozproszona na chromosomach zbiera się w cząstki, które łącząc się wytwarzają jąderko. Plastiny, które były w ścisłym kontakcie z genami przechodzą do cytoplazmy, będąc wobec tego przenośnikami wpływów genów na organizm. Plastiny posiadając ładunki dodatnie zmieniają ładunki na chromosomach z — na +. Podobnie Kuwada i Sugimoto (1928) (29) podawali, że w jądrach spoczynkowych chromatyna posiada ładunki ujemne, a jąderka dodatnie. Należy dodać, iż Zirkle przy użyciu utrwalacza zasadowego wykrył, że jąderka u *Zea mays* podczas mitozy nie zanikały.

Frew i Bowen (1929) (5) podali przykłady 11 rodzajów roślin jedno- i dwuliściennych, u których jąderka w mitozie nie zanikały. Podobnie Modilewski (1929) (48) obserwował zachowanie się jąderka aż do telofazy u *Fourkreaea Bedinghouseni*.

Gates (1942) (29) zaobserwował w telofazie różnych rodzajów roślin,

jak np. *Narcissus*, *Crocus*, *Cassia* liczne ciała rozrzucone na siostrzanych chromosomach. Wybarwiały się one na zielono przy użyciu zieleni świetlnej, podobnie jak jąderka. Wydają się być wytwarzane z matrix, która również robi wrażenie zielonej wokół czerwono zabarwionego chromosomu w metafazie (barwiono fuksyną). We wczesnej telofazie matrix pęka i ciała te zanikają, kiedy powstaje jąderko. Podczas profazy jąderka często zmniejszają się i część z ich materiału tworzy pochwę chromosomów. W wypadku pojawiania się mikrojądra zawierającego pojedynczy chromosom może powstać tu jąderko będące niezorganizowaną substancją pochodzącą z pochwy chromosomów. Przy zastosowaniu tej samej metody utrwalania i barwienia u innych przedstawicieli nie zauważono rozrzuconych substancji jąderkowych na chromosomach telofazalnych, a jąderko powstawało w specyficznych miejscach jądra np. u *Pisum* (Hakanson i Levan 1942).

Żiwago (1948) (74) stwierdził, iż jąderko zawiera: a) nici odpowiadające morfologicznie chromonomom; b) wydzielnicze aparaty, którymi kończy się każda nić wchodząca w skład jąderka; c) zasadnicze substancje jąderkowe powstające z wydzielin wydalniczych aparatów. Te trzy składniki w jąderku mogą znajdować się w różnym stosunku i ilości zależnie od gatunku, stadium rozwoju i okresu czynności. Autor podaje przykład gruczołów ślinowych poczwarki motyla, w których znajdują się ogromne jąderka z dużą ilością nitkowatych elementów wraz z substancjami wydalniczymi. U *Ameba polyptodia* jąderko zawiera tylko dwa wydalnicze aparaty i ku nim kierują się wszystkie liczne nici (tzn. odpowiadające liczbie chromonematów danego gatunku). Pomimo licznych prób i stosowania różnych metod autor nie stwierdził podobnej budowy na obiektach roślinnych. Wszystkie obserwacje zostały przeprowadzone za pomocą kontrastowych, przyżyciowych «fotografii» przy użyciu metody Faworskiego.

Borysko i Bang (1951) (4) za pomocą mikroskopu elektronowego wykazali istnienie w jąderkach struktury włókienkowej. Podobnie Bernhard i Oberling (1952, 1953) (3) używając mikroskopu elektronowego stwierdzili w jąderkach występowanie struktury siateczkowej lub włókienkowej. Struktura ta tworzy czasem warstwę korową otaczając centralnie leżącą wakuolę.

W włoskach pręcików *Tradescantia* fotografowanych w świetle 2650 Å° w jąderku widoczny był pas zewnętrzny silniej absorbujący światło i partia rdzeniowa słabiej absorbująca (Chayen 1952) (14).

Gosselin (1947) (32) w pracy swej mówi o mikronukleolach i jąderkach satelitarnych. Pierwsze barwią tak samo jak jąderka, a drugie mogą się w ogóle nie zabarwiać, wtedy gdy jąderka wybarwiają się. Mikronukleole powstają zawsze z jąderek przez ich pączkowanie i nie zawsze są widoczne, gdyż często degenerują. Dla niektórych roślin ilość ich jest stała. Jąderka satelitarne są stałym organem w jądrach spoczynkowych wszystkich tkanek roślinnych i w interfazie opierają się o jąderka właściwe. Pod koniec profazy lub na po-

czątku metafazy dzielą się i później są już słabo widoczne. Nie pochodzą nigdy z jąderek i nie są też z nimi niczym związane. Autor odrzuca twierdzenie jakoby z jąderek tych powstawały prochromosomy.

S. Bryan i J. Evans (1956) (6) badając rozwój komórki jajowej u *Zamia Umbrosa* zaobserwowali w jądrze ciała zbitej chromatyny barwiącej się metodą Feulgena, co według autorów przypomina «ciałka jąderkowe» u *Cycas* (Shimamura w 1935 r. podał, że w jądrach komórek generatywnych u *Cycas* reakcja Feulgena nie zachodzi, w przeciwieństwie do silnie wybarwionych jąder endospermu. U podstawy natomiast jądra komórki jajowej występują «ciałka jąderkowe» barwiące się Feulgenem). Autorzy podają też, że Chamberlain uważał, iż jąderko powstaje z chromatyny jądra i dlatego barwi się fuksyną.

W ostatnich latach (1954) ukazała się bardzo interesująca praca Estable i Sotelo (24) zasługująca na bardziej szczegółowe omówienie. Uczni ci na ogromnym materiale głównie zwierzęcym posługiwali się następującymi metodami:

- a) impregnacja srebrem (technika Estable),
- b) utrwalania i barwienia (technika Sotelo),
- c) utrwalania bez impregnacji lub barwienia,
- d) badania *in vivo* w mikroskopie fazowym lub ciemnym polu.

Na podstawie swych prac podali następujące dane dotyczące budowy i funkcji jąderek: każde jąderko utworzone jest z dwóch różnych układów — części. Jedna mikroskopowo widoczna i stanowiąca strukturę włóknkową, tzw. nukleolonema, druga homogenna, tzw. pars amorfa. Widoczność nukleonemy *in vivo* zależy od różnego współczynnika załamania światła tych dwóch układów. Każda komórka, w której występuje jądro posiada też nukleolonemę, stanowiącą trwałą strukturę nigdy nie zanikającą w zupełności bez względu na fizjologiczne zmiany w komórce i nie powstającą też nigdy *de novo*. Obecność nukleonemy nie zależy od organizatora umiejscowionego w chromosomach. *Pars amorfa* pojawia się i zanika w związku z wykształcaniem się chromosomów. W mitozie nukleolonema ulega podziałom, lecz nigdy nie przedstawia postaci ziarenek. Widoczne zgrubienia powstają na skutek przeplatania się nukleolonemy lub zaginania się fragmentów i końców. W pewnych stadiach jak dotąd nie wyjaśnionych wielkość nukleolonemy wzrasta i ulega wtedy poprzecznym podziałom. W miejscach podziałów obserwuje się przenikanie nukleolonemy do cytoplazmy. Można zauważyć pęki nukleolonemy połączone nawzajem pomostami i podziały następują właśnie w tych miejscach złączeń dając w efekcie niezależne odcinki włóknienek. Różnice w wielkości, kształcie i ilości nukleolonematów występują w mitozie, podczas wzrostu komórek i ich różnicowania się, w różnych stadiach aktywności komórek i w wypadku procesów patologicznych. W interfazie nukleolonema przedstawia ściśle zbitą kiść, rozwija się w profazie, staje się cieńsza i podąża do

karioplazmy blisko chromosomów, które obejmuje podczas prometafazy i metafazy. W metafazie jest bardzo cienka i wtedy, gdy przylega do chromosomów, jest ją trudno dostrzec. Czasem przedstawia postać łańcuszka zgrubień. Chromosomy odłączając się w anafazie zawierają każdy odpowiedni fragment nukleolonemy. W telofazie nukleolonema grubieje i skraca się, przedstawiając znów postać zbitej kiści w interfazie. W jądrach zawierających duże chromosomy (gruczoły ślinowe) nukleolonema nie tylko występuje w tzw. głównych jąderkach, lecz także jest związana z innymi chromosomami. Brak chromosomów nie przeszkadza w występowaniu, wzroście i proliferacji nukleolonemy będącej jedną z pięciu podstawowych struktur mikroskopowych w komórkach płciowych i somatycznych zarówno roślin jak i zwierząt.

Sotelo i Trujillo (1954) (64) potwierdzają występowanie nukleolenemy w jąderkach zwierząt i roślin oraz jej związek z strukturą komórki. Celem zmiękczenia jądra posługiwali się węglanem litu, co ułatwiało wyraźną obserwację jąderek. Obszar wokół jądra przy procesie pęcznienia opróżnia się i każde ciało zostaje odepchnięte, co odrzuca też twierdzenie, iż w jąderku występują ciała należące do cytoplazmy. Autorzy dodają też, iż w wielu tkankach jąderka są silnie skondensowane i trudno w warunkach normalnych bez właściwej techniki wyróżnić jakąkolwiek strukturę.

Na uwagę zasługują prace Lettre (1954) (43) dotyczące zachowania się jąderek w komórkach zarodków kurcząt hodowanych *in vitro*. W jąderkach obserwowanych *in vivo* widoczna jest wyraźna struktura włókienkowa. Na preparatach barwionych struktura ta jest bardziej zagęszczona. Pod wpływem adenozyiny dodanej do hodowanych tkanek, jąderko w krótkim czasie z postaci zbitej tworzy strukturę włókienkową i ziarnistą. Po kilku godzinach widoczna jest nić ze zgrubieniami przypominająca różaniec. Nić ta czasem składa się z dwóch włókienek. Zbite jąderka utrwalone według Serra wykazują tylko wyraźną strukturę w obszarach brzeżnych jąderek, ponieważ partie środkowe wybarwiają się jednolicie. We wszystkich swych doświadczeniach autor stwierdził, iż jąderka w interfazie zbliżały się do błony jądrowej, gdzie wydalały do cytoplazmy substancje amorfne.

Shigeyasu Amano (1954) (63) donosi, iż jąderko i błona jądrowa zbudowane są z tego samego białka, tzn. bogatego w histony i że w późnej profazie zanikają. Autor podaje również za Haurowitzem, iż jąderko nie bierze udziału w podziale jądra. Jako przykład pojawiania się jąderek w telofazie wymienia autor doświadczenia przeprowadzone nad wątrobą szczurów, u której małe jąderka pojawiały się na siatce chromatynowej łącząc się nawzajem. Autor cytuje też przeprowadzone doświadczenie Altmanna nad jąderkami gruczołów wydaliniczych myszy, u których po wstrzyknięciu pilokarpiny jąderko przesunęło się do błony jądrowej, skąd wydalone zostało do cytoplazmy. W jądrze natomiast ulegały pogrubieniu trzy lub cztery nici chromatynowe

rozwijające się i regenerujące w jąderka, które po jakimś czasie zlewały się tworząc jedno duże.

A. R. Crosby (1957) (16) w pracy nad stożkami wzrostu u *Triticum aestivum* podaje, iż nie widziano ciałek jąderkowych na chromosomach telefazalnych. Jąderka tworzyły się w specjalnych miejscach w ilości trzech, takiej samej co liczba chromosomów jąderkowych. Każde przypuszczenie co do mechanizmu wytwarzania substancji jąderkowej w telofazie musi brać pod uwagę fakt, że nie wszystkie chromosomy są zdolne tworzyć jąderko. Istnieją dwie możliwości:

- a) wszystkie chromosomy są w jakiś sposób wciągnięte w tworzenie się substancji jąderkowej, lecz synteza występuje tylko w obecności i pod kontrolą chromosomu jąderkowego;
- b) organizator jąderka jest konieczny dla zbierania mikroskopijnie niewidocznych rozproszonych substancji jąderkowych syntetyzowanych poprzez jądro niezależnie od organizatora.

W obu przypadkach rozwój jąderka będzie zależał od obecności obszaru organizatora. Ostateczna wielkość jąderka będzie zależeć od wydajności chromosomów jąderkowych oraz także od rodzaju i liczby pozostałych chromosomów.

Frey-Wyssling (1953) (27) sugeruje że jąderko powstaje z soku jądrowego. Rattenbury i Serra (1952) (54) uważają, że periplasma stanowi źródło składników jąderka.

Ris i Mirsky (1949) (56), D. Angelo (1950) (17) Anderson (1953) (1) popierają myśl, że jądro interfazalne jest wypełnione uwodnionymi chromosomami i że może tu występować sok jądrowy.

Przy omawianiu biochemizmu jąderka należy zwrócić główną uwagę na występowanie tu kwasów rybonukleinowych, składu substancji białkowych i funkcji w metabolizmie komórki. Vincent (1955) (69) uważa, iż posługując się najnowszą techniką histologiczną trzeba być bardzo ostrożnym w interpretowaniu wyników, gdyż wiele prac poddawano już różnym krytykom.

Metoda Feulgena na grupy aldehydowe jako specyficzna dla DNA (kwas desoksyrybonukleinowy) występującego tylko w chromosomach wykluczyła przypuszczenie, że jąderko było źródłem chromatyny i odtąd uważa się go za pośrednika w przenikaniu wpływów chromosomów do cytoplazmy. Należy być jednak ostrożnym, czy tę reakcję można uważać jako wskaźnik na obecność grup CHO. Semmens (1940) (59) wskazał, że heterocykliczne związki pirydyny i piperidyny dają reakcję Feulgena dzięki ich zasadowości. Są nieliczne wyjątki wśród jąderek zwierzęcych, które barwią się reakcją Feulgena (Gates 1942) (29). Znajdowano substancję zawierającą DNA w jąderku lub związaną z jąderkiem i wielu autorów uważa to za dowód na zmianę RNA w DNA, choć znaczenie tego nie jest jeszcze obecnie jasno zrozumiałe (Vincent 1955) (69).

Ilość RNA w jąderkach została tylko określona na nielicznych przykładach i mniej więcej jest jej tu tyle co w innych organellach komórki (Vincent 1955) (69). Przypuszcza się, iż w samym jądrze RNA występuje nie tylko w jąderkach (Jacobson i Webb 1952) (38). Są dane mówiące o tym, iż jąderko zawiera dwa typy RNA:

- a) rozpuszczalny w rozcieńczonych kwasach,
- b) ściśle związany z strukturą jąderek (Vincent 1955) (69).

Interesujące doświadczenia przy użyciu  $P^{32}$  odnośnie przemian kwasów rybonukleinowych w jąderkach przeprowadzili J. Hammerling i H. Stich (1956) (33) u *Acetabularia mediterranea*. Jąderka tu są bardzo duże, tak że można je z łatwością izolować. Autorom chodziło o stwierdzenie, jak intensywność przemiany materii w jądrze zmniejsza się w warunkach umieszczenia badanego obiektu w ciemności lub działając na niego dwunitrofenolem. W ciemni i pod działaniem dwunitrofenolu kwasy rybonukleinowe zanikają bardzo szybko. W małych, ale rosnących jądrach ilość  $P^{32}$  wbudowanego w kwasy rybonukleinowe jąderek była znacznie większa niż w jądrze. Kwasy rybonukleinowe jąderek dojrzałych jąder posiadają duży stopień możliwości wymiennych i są one miejscem syntezy białek jądra. Mogą też dostawać się do jąderka z zewnątrz. Nie można było stwierdzić, że syntetyzowane białka w jądrze biorą udział poza jądrem w budowie cytoplazmy i chloroplastów. Białka tych organoidów są z pewnością syntetyzowane poza jądrem. Pewne jest to, że synteza kwasów rybonukleinowych dokonuje się w jąderku, trudno natomiast dać odpowiedź na pytanie, czy kwasy te stąd wywędrowują do cytoplazmy. W wielu poszukiwaniach przy pomocy różnych izotopów stwierdzono, że kwasy rybonukleinowe jąder są o wiele bardziej specyficzne niż cytoplazmy. Wolno jednak przypuszczać, iż kwas rybonukleinowy, którego jest dużo w jąderkach a mało w soku jądrowym, może przez ten sok wywędrować do cytoplazmy i że również przechodzenie to może dokonywać się na drodze odwrotnej.

H. Stich (1956) (66) donosi jeszcze, iż duże jądra z dużą ilością substancji jąderkowej znajdują się w komórkach, gdzie dokonuje się intensywna synteza białek, odwrotnie jest w komórkach o słabej syntezie.

Shigeyasu Amano (1954) (63) podaje, iż według Haurowitza w wypadku niewydalania jąderek z jąder w mitozie, substancja jąderkowa drogą chromosomów (przypuszczenie Altmanna) osiąga błonę jądrową, skąd nadmiar białek przechodzi do cytoplazmy. W procesie tym jąderko służy jako rezerwar i transporter białek jądra wraz z RNA, wyprodukowanych pod kontrolą genów.

Marshak i Calvet (1949) (45) doszukują się prekursorów cytoplazmatycznego RNA w jądrze lub jąderku.

Elson i Chargraff (1954) (22) stwierdzili istnienie dużej różnicy w zasadach purynowych i pirymidynowych RNA cytoplazmatycznego a jądrowego.

W pracach swych Brachel (1957) (4a) podkreśla, iż funkcja jąderka, jako organelli komórki stale pozostaje zagadkowa. Według autora nie ulega wątpliwości, że odgrywa ono bardzo ważną rolę w anaboliźmie RNA i białek. Zawartość RNA w jąderkach związana jest z syntezą białek w komórce. Specyficzne molekuly RNA obecne w jąderkach przekazywane są do cytoplazmy. Skład białek jąderkowych nie jest dokładnie poznany. W sprawie struktury jąderek Brachel uważa, iż wszystkie chromosomy biorą udział w powstawaniu tej organelli, i że struktura ta pozostaje pod dużym wpływem warunków fizjologicznych, jakie zachodzą na terenie cytoplazmy.

Caspersson (1950) (11) podkreśla istnienie korelacji między objętością jąderka, ilością RNA i syntezą białek cytoplazmy. Na podstawie przeprowadzonych doświadczeń w świetle ultrafioletowym wysunął następujące hipotezy:

a) DNA chromosomów tworzy białka związane ze specyfiką genów. RNA syntetyzuje histony w heterochromatynie, ażeby formować jąderko. Oprócz tego jąderko samodzielnie też wytwarza RNA i staje się twórcą białek.

b) Powstałe w jąderku białko jest transportowane do błony jądrowej, gdzie ryboproteiny błony przyspieszają wytwarzanie RNA w cytoplazmie biorąc z kolei udział w tworzeniu białek cytoplazmatycznych.

Caspersson unika powiedzenia, iż białka jądra przenikają wprost do cytoplazmy, widzi tylko paralelizm między syntezą białek jądrowych a oddzielną zewnątrz jądra produkcją RNA. Według Casperssona w jąderku (autor nazywa go organellą) jest dużo białek bogatych w diaminokwasy (typ histonów), podobnie jak w błonie jądrowej, oraz że w komórkach proliferujących jest dużo substancji jąderkowej. Doświadczenia Kaufmanna (1948) (40) potwierdzają opinię Casperssona co do histonowej budowy jąderka.

Shigeyassu Amano (1954) (63) wyodrębnia dwa rodzaje białek w jądrze:

- a) budujące błonę jądrową i jąderko zanikające w mitozie,
- b) budujące szkielet chromosomów, kinetochory, wrzeciono i centrozomy — nie zanikające w mitozie.

Autor uważa też jąderko za rezerwuar białek (zawierających RNA) i za transporter ich do cytoplazmy.

W opinii natomiast Sagachis (1954) (63) ilość rybonukleoproteidów wzrasta w chromatynie położonej blisko jąderka podczas profazy, czyli pełni ono funkcję transportera białek do chromosomów.

Istnieje jednak duża różnica zdań co do rodzajów białek jąderka. Serra uważa, iż występują tu głównie zasadowe białka. Pollister, Ris (1947) (53) i Vincent (1955) (69) nie znaleźli z kolei białek zasadowych u kukurydzy i rozgwiezdy używając barwników kwaśnych o niskim *pH*, sądząc, iż prawie wszystkie grupy aminowe uzyska się przez powiązanie ich z barwnikiem.



Odmienne fakty stwierdzili Serra i Lopez (1944) (60) używając specyficznej reakcji Sakaguchi na argininę. Wykryli oni dużą ilość białek zasadowych w jąderkach.

Co do składu białek jąderka można powiedzieć, iż zawiera ono różne ilości białek zasadowych w zależności od aktywności procesów biochemicznych zachodzących w komórce w danym momencie (Vincent 1955) (69).

Wydaje się być pewnym, iż substancje jąderkowe przechodzą z cytoplazmy, tak że problem rozmiaru zachodzących modyfikacji przed wcieleniem tych substancji w jąderka jest bardzo ważny. Różnice RNA jąderka a cytoplazmy zostały już wiele razy potwierdzone, lecz czy RNA jąderka a jądra różnią się, tego jeszcze nie wiadomo. Mało też jest danych o porównawczej naturze białek cytoplazmy a jądra (Vincent 1955) (69).

Skąpe są wiadomości dotyczące występowania w jąderkach tłuszczu i enzymów. Dotychczasowe poszukiwania wykazały, iż jąderka zawierają duże ilości substancji lipoidalnych, lecz czy jest to dla nich typowe, tego nie wiadomo.

Danielli (1953) (18) wykrył fosfatazę alkaliczną. Stwierdzono też, iż jąderko daje pewną ilość estrów fosforowych. Vincent (1955) (69) nie potrafił wykazać występowania dipeptydazy. Nieobecność enzymów w wyizolowanych komponentach komórki nie jest jednak dowodem ich nieobecności w komórkach nietkniętych.

Z składników mineralnych występuje w jąderkach fosfor jako komponent kwasów nukleinowych, składnik białka i fosfolipidów. Wykazano też obecność siarki, wapnia i potasu.

Na podkreślenie zasługują prace Fujii T. (1955) (28) nad występowaniem i zachowaniem się cynku w jąderkach spoczynkowych oraz podczas mitozy w włoskach pręcików *Tradescantia*. Autor używał alkoholowego roztworu ditazonu (dwufenyloitiokarbazon), który w obecności cynku barwi się na czerwono-purpurowo. Okazało się iż w jądrze spoczynkowym cynk występuje tylko w jąderkach. W późnej profazie zjawia się na chromosomach, a w metafazie jest go tu dużo. Według autora w interkinizie i we wczesnej profazie zabarwienie jest słabe ze względu na silne związanie cynku (zdolność wiązania cynku posiada histydyna).

## II. WIADOMOŚCI OGÓLNE

Używając metody barwienia Feulgena, Spearing (1937) (65) wykazał, że *Cyanophyceae* zawierają chromatynę i że u pewnych gatunków widoczne są chromatynowe ciała dzielące się poprzecznie. U wyższych *Cyanophyceae* występuje już wyraźnie określone ciało podobne do jąderka.

Geitler (1935) (30) przeprowadził interesujące obserwacje nad *Spirogyrą*: w profazie w kariolimfie w sposób normalny pojawiają się chromosomy, które przenikają potem do jąderka, gdzie tworzą metafazę. Jąderko tymczasem ulega podziałom i w metafazie lub anafazie zanika. Podobne mitozy wewnątrzjąderkowe zaobserwował Svedelius (1937) (68) u glonu *Lomentaria rosea*. Zjawisko wewnątrzjąderkowej mitozy jest dość niezwykle, choć można to również zaobserwować w plasmosomach niektórych tkanek zwierzęcych. Ciekawy również jest fakt, że u Protozoa makro- i mikrojąderko zawierają kwasy desoksyrybonukleinowe, barwiąc się w wypadku *Paramecium* metodą Feulgena. Dość powszechnie spotyka się w zarodkach kurcząt chromatynowe jąderka, które dzielą się na pół. Tłumaczy się to tym, że chromosomy są bardzo małe, nie mają pochwy i są zredukowane tylko do substancji genetycznych skupionych na niciach. Cały cykl jąderkowy jest tu pominięty (Stough 1931) (67).

Ciekawe są również obserwacje dotyczące wielkości jąderek. Wielkość ich według Conklina (1912) (15) ma zależeć od wielkości jądra i długości okresu od ostatniej mitozy. Heitz (1925) (35) zauważył u regenerujących mchów, że wraz z zmniejszaniem się chloroplastów zwiększają się jądra i jąderka.

Fortak (1931) (26) w kiełkujących zarodkach *Peperonia* stwierdził, iż komórki posiadające większe jąderka stawały się komórkami olejodajnymi i że w warstwie aleuronowej graniczącej z perispermem duże jąderka rozpadały się na małe granule przechodzące do roztworu.

Fischer (1934) (25) zauważył, iż w wypadku osłabionego podziału komórek jąderka stają się większe. U liści *Bryophyllum* trzymany w ciemni jąderka malały i już po trzech dniach mogły zaniknąć. Im więcej cukrów w liściu, tym jąderka stawały się większe.

Komórki, które aktywnie nie syntetyzują, mają zredukowane jąderka albo ich w ogóle brak. Głód lub niedostarczanie w pożywieniu białek powoduje zmniejszanie wielkości jąderek w wątrobie szczura (Lagerstedt 1949) (41). Także Caspersson i Santesson (1947) (12) zaobserwowali wielkie jąderka w komórkach tumorowych. Olszewska (1955) (51a) w doświadczeniach nad wpływem głodzenia na jądro i jąderko zaobserwowała, iż jąderko głodzone wybitnie zmniejsza się, a nawet w wielu jądrach nie spotyka się go wcale. Ogólnie można stwierdzić, iż komórki w aktywności anaboliycznej zwykle posiadają i formują duże jąderka, w katabolicznej natomiast zmniejsza się ich wielkość (Vincent 1955) 69).

W. V. Brown (1957) (15) w pracy dotyczącej jąderek i systematyki traw wykazuje istnienie korelacji między obecnością lub nieobecnością jąderek a cytologicznym i anatomicznym charakterem danego organizmu.

Deloffre (1939) (19) eksperymentując z zarodkami łubinu zauważył, iż zranienie kawałka powoduje wzrost jądra i jąderka w sąsiadujących komórkach.

Meyer (1918) (47) obliczał objętość jąderek w liściach cebulki *Galtonia* w lipcu, listopadzie i grudniu i stwierdził, że objętość ich stale wzrastała.

Selim (1930) (58) porównując jąderka ryżu z Indii, Egiptu, Jawy, Japonii i Persji obliczył, że wielkość ich była różna.

Hiko-Ichi Oka (1956) (36) obserwował ilości jąderek w stożkach korzeni stu odmian ryżu hodowanego i wykazał, iż ilość telofazalnych jąderek zależy od tego, jaka to jest odmiana i w jakiej występuje strefie geograficznej.

W związku z twierdzeniem, iż komórki embrionalne i merystematyczne zawierają większe jądra Van Camp (1924) (9) dokonał doświadczeń w merystemach korzeniowych, w czapeczce i w komórkach zróżnicowanych. Stosunek objętości jądra do jąderek wynosił: w merystemach 16:1, w czapeczce 30:1, w komórkach zróżnicowanych 40:1. Na ogół poliploidalność u roślin powoduje odnośnie wzrost lub zmniejszenie się ilości substancji jąderkowej (Gates 1942) (29).

Często spotyka się w jąderkach różnego rodzaju inkluzje. Znane są wypadki pojawiania się inkluzji w jąderkach komórek zwierzęcych zarażonych wirusem. Podobnie Sheffield (1941) (62) zaobserwował u zarażonych roślin tytoniu małe kryształki w jąderkach. Bajer (1953) (2) podaje, iż w jąderkach widoczne są silnie świecące kulki, dzięki czemu małe cząstki jąderek mogą być zauważone zarówno, gdy leżą poza grupą chromosomów, jak i gdy są przez nie otoczone.

Znajdowano też w jąderkach substancje włókienkowe lub ciała barwiące się metodą Feulgena (Mulnard 1949, Panijel 1951) (50,52), ale nie wiadomo jednak jaka jest ich natura. Podobnie opisywano też krystaloidy białek w jąderkach tkanek roślinnych i zwierzęcych hodowanych w anormalnych warunkach.

Wakuole są też powszechne w jąderkach oocytów (przed sformowaniem się pierwszego ciała biegunowego) oraz u *Protozoa* w stadium przed zapłodnieniem (Montgomery 1998, Jörgenson 1913) (49,39). Podobnie występują też w komórkach somatycznych kukurydzy (McClintock 1934) (46), stożkach korzeniowych fasoli (Chayen 1952), (14) oraz tkankach hodowanych (Lewis 1943) (44). Olszewska (1955) (51a) stwierdziła silną wakuolizację niektórych jąderek w tkankach głodzonych u *Lupinus albus* i *L. luteus*.

Woll (1956) (70) robił doświadczenia nad jąderkami galasów u *Quercus sessiliflora*, w załączniach *Scrophularia canina* i w gruczołach wydalniczych *Vitis vinifera*. Obserwacje przeprowadzał na obiektach barwionych oraz in vivo w kontraście fazowym. W obu wypadkach dostrzegał w partiach środkowych jąderek jaśniejsze miejsca przypominające wakuole. Z miejsc tych wpływały substancje (według autora białkowe) i w wypadku załączni *Scrophularia* wpływ był tak silny i nagły, że powodował niekiedy pęknięcie i zanik jąderek.

Wpływ czynników fizycznych i chemicznych na morfologię jąderek może być bardzo różny. Według Zollingera (1948) (73) jąderka tkanek hodowa-

nych rozpraszają się, gdy hodowlę wystawi się na działanie wody destylowanej, powrót do pożywki normalnej powoduje ich restytucję.

Związki organiczne jak pochodne puryny, adenozyne, kwasu adenilowego, ATP, guanosiny powodują fragmentację jąderek (Hughes 1952) (37). Akrydyna natomiast i promienie X powodują nadmierną wakuolizację. Duży wpływ wywierają też na jąderka zmiany temperatury i *Ph* środowiska. Doświadczenia Chambersa (1949) (13) i Duryee (1941) (21) wykazały, że jądro jest słabym buforem i dlatego małe zmiany w jonach środowiska i *Ph* powodują duże zmiany w budowie jąderek.

Ogólnie wpływ różnych czynników fizycznych i chemicznych na jąderka można podzielić na dwie grupy:

a) dające zmiany w morfologii jąderek przez bezpośrednią akcję na ich strukturę.

b) wpływające na jąderka poprzez modyfikację metabolizmu komórki.

Doświadczenia nad jąderkami w różnych stanach aktywności komórki doprowadziły do wniosków, iż funkcja ich jest związana w pewnym stopniu z procesami syntezy komórki. Ponieważ zawiera RNA i przypomina chromatinę można uważać jąderko jako pośrednik między genetyczną aktywnością jądra a wyrażeniem tej aktywności w cytoplazmie (Vincent 1955) (69).

### III. WNIOSKI

Przy wyciąganiu jakichkolwiek wniosków z przytoczonych badań i prac nad jąderkami natrafia się na pewną trudność związaną z tym, iż wiele z ogłoszonych hipotez i wyników doświadczeń różni się między sobą i to głównie odnośnie do morfologii i pochodzenia tej organelli. Przy podsumowaniu należałoby zwrócić uwagę na poniższe zagadnienia:

1. Wśród doświadczeń starszych dotyczących powstawania jąderek dominują dane opisane przez McClintock (1934), a głoszące, iż powstają one z organizatora jąderka. Również w literaturze wielu autorów powołuje się na prace Gates (1942) sugerujące powstanie jąderka z matrix chromosomów.
2. Do prac lat ostatnich należy zaliczyć głównie bardzo interesujące i śmiałe nowe koncepcje podane przez Estable i Sotelo (1954), a dotyczące trwałej struktury nukleoleonarnej jąderka i nazwanie go organellą komórki o specyficznych i ważnych funkcjach. Odnośnie do tej hipotezy należy dodać, iż Shigeyasu Amano (1954) i Haurowitz uważają, iż jąderko nie bierze udziału w podziale jądra i że jest ono wydalane do cytoplazmy. Również A. R. Crosby (1957) donosi, iż nie widać żadnych ciałek jąderkowych na chromosomach telofazalnych.

3. Sugestie Frey-Wysslinga (1953) o powstawaniu jąderka z soku jądrowego są zupełnie odmienne od prac Estable i Sotelo.
4. Odnośnie do występowania kwasów rybonukleinowych przeważa pogląd, iż najwięcej RNA znajduje się w jąderkach, nie jest jednak pewne, czy kwas ten przechodzi do cytoplazmy i na odwrót.
5. Prace Casperssona (1950) i innych wykazały, iż białka jąderka są bogate w histony. Skład białek zasadowych jąderek zależy od aktywności procesów biochemicznych zachodzących w komórce. Mówi się też o podobieństwie białek jąderka do takich w błonie jądrowej (Shigeyasu Amano 1954). Mało jest danych o porównawczej naturze białek cytoplazmy a jądra. Pewne podobieństwa występują w doświadczeniach Żiwago, Lettre, Wolla. Żiwago widzi w jąderkach komórek zwierzęcych tzw. zasadnicze substancje jąderkowe powstające z wydzielin wydalniczych aparatów; Lettre w interfazie zauważa, iż jąderka zbliżają się do błony jądrowej, skąd wydalają do cytoplazmy substancje amorfne; Woll w jąderkach komórek roślinnych dostrzega jakby wakuole, z których wypływają substancje białkowe. Podobnie też inni uczeni (Caspersson, Altmann, Stich, Haurowitz) podkreślają znaczenie jąderka jako miejsca akumulacji białek i ich transportera. Czy białka te przechodzą bezpośrednio do cytoplazmy, tego na pewno nie można stwierdzić. Funkcja jąderek w procesach powstawania białek i ich przemian oraz występowanie tu dużych ilości RNA są przez wielu autorów potwierdzane.
6. Skąpe są wiadomości dotyczące występowania w jąderkach enzymów.
7. Wielkość jąderek zmienia się w zależności od stanu aktywności komórki.
8. Rozmieszczenie geograficzne, jak i wpływ czynników fizycznych, chemicznych i temperatury jest bardzo różny odnośnie do ilości, wielkości i morfologii jąderek.
9. Doświadczenia nad jąderkami w różnych stanach aktywności komórki pozwalają sądzić, iż funkcja ich związana jest w pewnym stopniu z procesami syntezy w komórce.
10. Sprzeczne są obserwacje dotyczące struktury jąderek i ich roli w kariokinezie.

Podsumowując należy stwierdzić, iż wszelkie dotychczasowe doświadczenia nie rozwiązują w sposób zasadniczy kwestii pochodzenia jąderka i jego struktury. Nie ma danych interpretujących przyczyny nieznikania jąderek w mitozie u wielu przedstawicieli świata roślinnego oraz ich budowy i funkcji w interfazie i kariokinezie. Jeżeli w każdym jąderku występuje nukleolonema jako trwała struktura biorąca udział w podziale jądra, to co wobec tego dzieje się z nią w jąderkach nie zanikających? Czy w tych wypadkach pozostaje ona na uboczu i nie bierze udziału w podziale jądra? A jak fakt ten należy pogodzić

z teorią McClintock odnośnie do organizatora jąderka? Czy znów dane Gates mówiące o występowaniu zielonych ciałek jąderkowych na chromosomach telofazalnych i doniesienia Fuji o rozmieszczeniu cynku w interfazie tylko w jąderku, a w mitofazie na chromosomach nie popierają prac Estable i Sotelo, którzy widzą nukleolonemę ze zgrubieniami oplatającą chromosomy anafazalne? Autorzy używali odrębnej techniki utrwalania i barwienia oraz pracowali (zwłaszcza Gates) w różnym czasie, a jednak wyniki ich są dość podobne, choć Gates a Estable i Sotelo interpretują je odmiennie. Może pozostali uczeni nie widzą nukleolonemy ze względu na niewłaściwą technikę utrwalania i barwienia.

Należy również dodać, iż gros doświadczeń dotyczy głównie materiału utrwalonego (często długimi i skomplikowanymi metodami) i barwionego, co ma niewątpliwie ogromny wpływ na różne modyfikacje i zniekształcenia w budowie wszelkich organelli komórki, a zwłaszcza tak małych i czułych jak jąderka.

Wydaje się więc, iż jednym z ważnych kryteriów dotyczących właściwej i wiernej struktury jąderka oraz jego losów w kariokinezie będą badania *in vivo* i to na bardzo szerokim materiale roślinnym. Nie można mimo doskonałej aparatury i techniki opierać się li tylko na materiale utrwalonym, gdyż zawsze będzie zachodzić obawa artefaktów. Zagadnienie więc to pozostaje nadal otwarte i wymaga jeszcze dalszych gruntowych i szerokich opracowań.

*Zakład Botaniki Ogólnej U. A. M. w Poznaniu*

#### LITERATURA

1. Anderson N. G. *Expl. Cell Research*, 5, 361, 1953\*.
2. Bajer A. Obserwacje nad strukturą wrzeciona i nie zanikającymi jąderkami. *Acta Soc. Bot. Pol.* vol. XXII, Nr 4, 1953.
3. Bernhard W., Haugenau F., Oberling Ch. L ultra structure du nucléole de quelques cellules animales, révélée par le microscope électronique. *Experientia*, v. 8, 58, 1952 (przeczytano streszczenie).
4. Borysko E., and Bang F. B. Structures of the nucleolus as revealed by the electro microscope. *Bulletin of the John Hopkins Hospital*, vol. 89, No. 6, 468—473, 1951\*\*
- 4a. Brachet J. *Biochemical Cytology*, 1957.
5. Brown W. V., Emery W. Persistent Nucleoli and Grass Systematics. *Amer. Jour. Bot.* vol. 44, No. 7, 585, 1957.
6. Bryan G. S., Ewans R. I. Chromatin behaviour in the development and naturation of the egg nucleus of *Zamia Umbrosa*. *Amer. Jour. Bot.* vol. 43, No 9, 647, 1956.
7. Cajal R. S. *Manuel de Histologia Normal y Técnica Micrografica*. Valencia P. Aguiar, editor 1893\*\*\*.

\* Publikacja nie przeczytana w oryginale, lecz znana tylko z pracy Gates (1942).

\*\* Publikacja nie przeczytana w oryginale, lecz znana tylko z pracy Vincent (1955)

\*\*\* Publikacja nie przeczytana w oryginale, lecz znana tylko z pracy Estable i Sotelo (1954).

8. Cajal R. S. Un sencillo método de coloracion del reticulo protoplásmico y sus efectos en los diversos organos nerviosos. Trabs. Lab. Inv. Biol. Madrid. 2, 129, 1903.
9. Van Camp G. M. Le rôle du nucleole dans la caryocinese somatique (*Clivia miniata* Reg.). La Cellule 34, 5—49, 1924 \*.
10. Carr J. G. Mechanism of Feulgen reaction. Nature 156, 1945.
11. Caspersson T. Cell Growth and Cell Function. Norton, New York 1950 \*\*\*.
12. Caspersson T. Symposia Soc. Expl. Biol. 1, 127, 1947 \*\*.
13. Chambers R. Biol. Revs. 24, 246, 1949 \*\*.
14. Chayen J. Symposia Soc. Expl. Biol. 6, 290, 1952 \*\*.
15. Conklin E. G. Cell size and nuclear size. Jour. Exp. Zool. 12, 1—98, 1912 \*.
16. Crosby A. R. Nucleolar Activity of Lagging Chromosomes in Wheat. Amer. Jour. Bot. vol. 44, No. 10, 1957.
17. D Angelo E. G. Ann. N. Y. Acad. Sci. 50, 910, 1950 \*\*.
18. Danielli J. F. «Cytochemistry», Wiley, New York \*\*.
19. Deleoffre G. Phénomènes traumatiques d'accroissement nucléaire chez le Lupin. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 208, 1110—1112, 1939 \*.
20. De Robertis E., Nowiński W. W., Saez F. A. Structure and cytochemistry of the nucleus in the interphasic state. «General Cytology» 1954, sec. edit. 175—214.
21. Duryee W. R. «Cytology, Genetics, and Evolution». Univ. of Pennsylvania press. Philadelphia 1941 \*\*.
22. Elson D. and Chargraff E. Nature 173, 1037, 1954.
23. Estable C., Sotelo J. Technical Procedures for the Study of the Nucleolonema. Stain Technology, vol. 27, No. 6, 1952.
24. Estable C., Sotelo J. The behaviour of the nucleolonema during mitosis. Symp. at the VIIIth Congress of Cell Biol. Leiden 1954. Series B, Nr. 21, 170—190.
25. Fischer H. Grossenveränderung von Kern und Nucleolus im Blattgewebe. Planta 22, 767—793, 1934.
26. Fortak G. Die Cytologie der Keimung einer Zingiberacee und einer Piperacee. Bot. Arch. 33, 97—135, 1931 \*.
27. Frey-Wyssling A. Submicroscopic Morphology of Protoplasm. 2nd ed. Elsevier, Houston. 1953 \*\*.
28. Fuji T. Observations on the behaviour of zinc during mitosis in fresh staminal hair cells of Tradescantia. Jour. Fac. Sci. Tokyo Imp. Univ.-Sect. 4 Zool. v. 7 (3), 327—334, 1955. Presence of zinc in nucleoli and chromosomes and its possible role in mitosis. Jour. Fac. Sci. Tokyo mp. Univ. Sect 4 Zool. v. 7 (3), 313—325, 1955 (przeczytano streszczenia).
29. Gates R. R. Nucleoli and related nucleolar structures. Botanical Rev. 8, 337, 1942.
30. Geitler L. Neue Untersuchungen über die Mitosen von Spirogyra. Arch. Protistenk. 85, 10—19, 1935 \*.
31. Gersch M. Untersuchung über die Bedeutung der Nucleolen in Zellkern. Zeits. Zellforsch. u Mikros. Anat. 30, 483—528, 1940.
32. Gosselin L. A. Etudes des caractères morphologiques des noyaux interphasiques et quiescents chez les Végétaux. These Sc. Montpellier, 1945 Contrib. Inst. d'Oka, no. 1, 1, 1947.
33. Hammerling J., Stich H. Abhängigkeit des <sup>32</sup>P — Einbaues in den Nucleolus von Energiezustand des Cytoplasmas sowie vorstaufige Versuche über Kornwirkungen während der Abbauphase des Kernes. Zeit. Naturforsch. 11b. 162—165, 1956.  
— Einbau und Ausbau von <sup>32</sup>P in Nucleolus (nebst. Bemerkungen über intra und extranukleare Proteinsynthese). Zeit. Naturforsch. 11b, 158—161, 1956.
34. Heidenhain M. Plasma und Zelle. Verlag von Gustav Fischer. Jena 1907 \*.
35. Heitz E. Das Verhalten von Kern und Chloroplasten bei Regeneration. Zeit. Zelf. 2, 69—86, 1925.

- Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grosse pflanzlicher Nucleolen. *Planta* 12, 775—844, 1931a.
- Nucleolen und Chromosomen in der Gatung *Vicia*. *Planta*, 15, 495—505, 1931b.
36. Hiko Ichi Oka. Variation in nucleolar numbers among varieties of cultivated rice. *Cytologia* (Tokyo) 21, 44—49, 1956.
37. Hughes A. *Expl. Cell. Research.* 3, 108, 1952a \*\*.
38. Jacobson W., Webb M. *Expl. Cell Research* 3, 163, 1952 \*\*.
39. Jorgenson M. *Arch. Zellforsch* 10, 1, 1913 \*\*.
40. Kaufmann B. P., Mc Donald M., Gay H. Enzymatic degradation of ribonucleoproteins of chromosomes, nucleoli, and cytoplasm. *Nature* 162, 814, 1948.
41. Lagerstedt S. *Acta Anat. Suppl.* 7, 1949 \*\*.
42. Latter J. The pollen development of *Lathyrus odoratus*. *Ann. Bot.* 40, 227—313, 1926 \*.
43. Lettre R. Observations on the behaviour of the nucleolus of cell in vitro. Symp. at the VIII-th Congress of Cell Biol. Leiden 1954, Series B, No. 21, 141—150.
44. Lewis W. H. *Cancer Research* 3, 531, 1943 \*\*.
45. Marshak A., Calvet F. J. *Cellular Comp. Physiol.* 34, 451, 1949 \*\*.
46. McClintock B. The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea mays*. *Zeits. Zellf. Bd.* 21, 294, 1934.
47. Meyer A. Die biologische Bedeutung der Nucleolen. *Zool. Anz.* 49, 309—314, 1918 \*.
48. Modilewskij Ja. Nowy opocierzenia nad jadierciem w jadrach wyższych roślin. *Wisnik Kijskowo Botanicznowo Cadu. Bip.* X V. Kijw. 1932.
49. Montgomery T. H. Comparative cytological studies, with special regard to the morphology of the nucleolus. *Jour. Morph.* 15, 265—582, 1898 \*.
50. Mulnard J. *Compt. rend. Assoc. Anat.* 36th Reunion, 36, 519, 1949 \*\*.
51. Navashin S. Sur le dimorphisme nucleaire des cellules somatiques de *Galtonia candicans*. *Bull. Imp. Acad. Sci. Petersburg* 6, 373—385, 1912 \*.
- 51a. Olszewska M. J. Obserwacje nad wpływem głodzenia na jądro i jąderko u *Lupinus albus* i *L. luteus*. *Acta Soc. Bot. Pol.* vol. 24, nr 3, 1955.
52. Panijel J. «Les Problems de l'Histochemie et la Biologie Cellulaire». Hermann et Cie, Paris 1951 \*\*.
53. Pollister A., Ris H. Nucleoprotein determination in cytological preparations. *Cold Spring Harbo z Symp. On Quant. Biol.* 12, 147, 1947 \*\*.
54. Rattenbury J. A., Serra J. A. Types of nucleolus reconstitution in telophase and the question of the nucleolar organiser. *Port. Acta Biol.* 3, 239, 1952.
55. Resende F. Heterochromatine. *Port. Acta Biol.* 1, 51, 1945.
56. Ris H., Mirsky A. E. *J. Gen. Physiol.* 32, 489, 1949 \*\*.
57. Ruzicka W. Zur Geschichte und Kenntnis des feineren Structur der Nucleolen centraler Nervenzellen. *Ant. Anz. Bd.* 16, 557, 1899 \*\*\*.
58. Selim A. G. A cytological study of *Oryza sativa*. *Cytologia* 2, 1—26, 1930 \*.
59. Semmens C. S. Nucleolar stain and Nucleolar reaction. *Bot. Gazet.* 104, 645—649, 1943. — Nature of the Feulgen reaction with nucleic acid. *Nature*, 146, 130—131, 1940.
60. Serra J. A. Queirez Lopes A. *Naturwissenschaften* 32, 47, 1944 \*\*.
61. Serra J. A. 1. Chemistry of nucleus. 2. Fine structure of the nucleus. *Handbuch der Pflanzenphysiologie.* Bd. 1, vol. 1, 413—471, 1955.
62. Sheffield F. M. L. The cytoplasmic and nuclear inclusions associated with severe etch virus. *Jour. Roy. Micr. Soc.* 61, 30—45, 1911 \*.
63. Shigeyasu Amano. Structure and function of the central body and the nucleolus. Extension fiber theory of the mitotic mechanism. *Acta Scholae medicinalis Univer. Kioto* vol. XXXII, Fasc 1, 1954.



64. Sotelo J. R., Trujillo O. On the Presence and Character of the Nucleolus in the Spermatid and Fecundand Spermatozoons of *Heteropachyoidellus Robustus* Roew. Zeits. Zellf. u Micros. Anat. Bd 39, 1954.
65. Spearing J. K. Cytological studies of the Myxophyceae. Arch. Protistenk. 89, 209—278, 1937\*.
66. Stich H. Bau und Funktion der Nucleolen. Berichte Wissenschaft. Biol. 108, Heft 1,7 —8, 1957 (streszczenie).
67. Stough H. B. Modified mitosis in the chick embryo. Jour. Morph. 52, 535—563, 1931\*.
68. Svedelius N. The apomeiotic tetrad division in *Lomentaria rosea* in comparison with the normal development in *L. clavellosa*. Symbolae Bot. Upsal. 2:2, pp. 54, 1937\*.
69. Vincent W. S. Structure and chemistry of Nucleoli. Internat. Rev. Cytol. vol. IV, 269—295, 1955
70. Woll E. Zur Abgabe von Nucleolusstoffen an das Cytoplasma. Planta Bd. 47, S. 299—302, 1956.
71. Zacharias E. Über den Nucleolus. Bot. Zeit. 43, 257—265, 273—283, 289—295. 1885\*.
72. Zirkle C. Nucleolus in root tip meristem of *Zea mays*. Bot. Gaz. 86, 402—418, 1928.  
— Nucleoli of the root tip and cambium of *Pinus strobus*. Cytologia 2, 85—105, 1930\*.
73. Zollinger N. V. Mikroskopie, 3, 1, 1948\*\*.
74. Żiwago. P. J. O strojenii jadryszka i funkcjonalnych izmienijach jego sekretornych aparatow u *Ameba polypodia* D. A. N. vol. LX, Nr 7, 1249, 1948.  
— K probleme klassifikacii i funkcji jadryszek. D. A. N. vol. IX, Nr 3, 445, 1948 (przeczytano streszczenie).