

M. J. OLSZEWSKA

## ROLA BIOLOGICZNA KWASÓW RYBONUKLEINOWYCH

Kwas rybonukleinowy (RNA) jest integralnym składnikiem większości organoidów komórek roślinnych i zwierzęcych (tablica 1).

TABLICA I

Zawartość RNA<sup>1</sup> w organoidach komórkowych w odniesieniu do świeżej masy

Organoid	zawartość RNA	autor
jąderko	5%	Baltus, 1954
jądro	13—15%	Ts'O i Sato, 1959; Zbarski i Gieorgiew, 1959
mitochondria	17—30%	Ts'O i Sato, 1959; Wollgiehn, 1961
chloroplasty	24—34%	Wollgiehn, 1961
«mikrosomy»	23—63%	Ts'O i Sato, 1959; Wollgiehn, 1961
rybosomy	powyżej 50%	

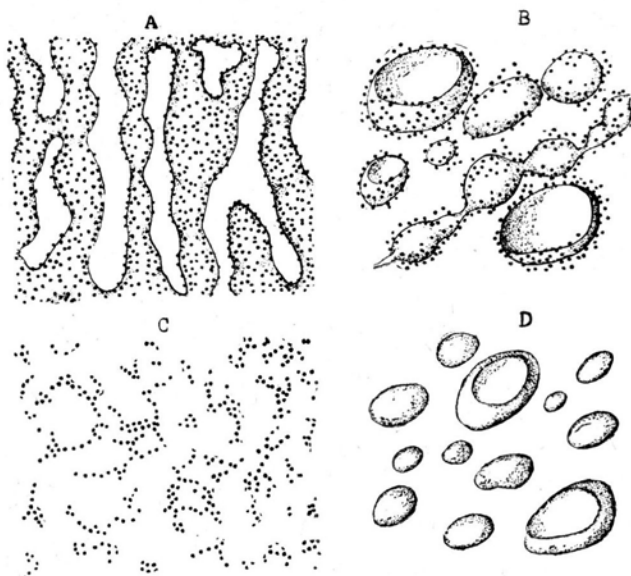
Na jądra przypada ok. 10% całej zawartości RNA w komórce, mitochondria i plastydy zawierają ok. 15—20% RNA, cytoplazma («mikrosomy», wyjaśnienie terminu p. niżej) — więcej, niż 50%. Reszta, tj. ok. 20%, przypada na niskocząsteczkowy RNA rozpuszczalny, tj. nie związany z określonymi organoidami komórkowymi (ref. Milman, 1960).

Zawartość RNA w organoidach komórkowych jest zmienna i zależy od szeregu czynników, jak stopień zróżnicowania komórki, jej wiek i aktywność fizjologiczna. (Ts'O i Sato, 1959). Szczególnie dużym wahaniom podlega ilość RNA w chloroplastach: w młodych liściach bywa ona przeszło dwukrotnie większa niż w liściach starych (Sisakian, 1961). Dane dotyczące zmian w zawartości RNA w liściach etiolowanych są sprzeczne: wg Brawermana i wsp. (1961) po przeniesieniu na światło zawartość RNA w chloroplastach wzrasta, natomiast zdaniem Szarkowskiego i Gołaszewskiego (1961) — etiolowanie powoduje prawie 3-krotny wzrost zawartości RNA w chloroplastach.

<sup>1</sup> Skrót: DNA — kwas dezoksyrybonukleinowy; RNA — kwas rybonukleinowy; RNA-s — kwas rybonukleinowy rozpuszczalny; ATP — kwas adenozynotrójfosforowy; GTP — kwas gwanozynotrójfosforowy; RNaza — rybonukleaza; DNaza — dezoksyrybonukleaza; WMT — wirus mozaiki tytoniowej.

W jądrze RNA znajduje się zarówno w soku jądrowym jak i w chromosomach. Odcinki heterochromatynowe chromosomów są bogatsze w RNA niż odcinki euchromatynowe (Caspersson, 1950; Ficq i Pavan, 1957). Jeśli chodzi o jąderko, to z całą pewnością zawiera ono RNA w tzw. *pars amorpha*, tj. w części bezpostaciowej. Ten RNA jest bardzo ruchliwy metabolicznie. Nie jest w tej chwili bezspornie dowiedzione, czy strukturalna część jąderka — nukleolonema — zawiera RNA (Rodkiewicz, 1959). W chloroplastach — jak wynika z badań cytochemicznych Conway Littau (1958) — większość RNA zlokalizowana jest w granach.

Dane przedstawione na tablicy 1 były uzyskane drogą analizy biochemicznej izolowanych organoidów komórkowych; są one potwierdzane przez pomiary cyto-



Rys. 1. A — schemat przedstawiający reticulum endoplazmatyczne na elektronogramie ultracienkich skrawków; widoczne kanaliki i ziarna Palade'a. B — mikrosomy oglądane w mikroskopie elektronowym; utwory pęcherzykowate otoczone są drobnymi ziarenkami o wymiarach takich, jak ziarna Palade'a. C — rybosomy oddzielone od błon kanalików (D).

fotometryczne *in situ*. Uzyskanie idealnie czystych frakcji, przy izolowaniu za pomocą wirowania homogenatu tkanki, jest dosyć trudne. Często zdarzają się zanieczyszczenia pochodzące z innych frakcji — np. chromatyna w jąderkach, fragmenty jąder we frakcji chloroplastów. Te właśnie zanieczyszczenia są powodem wykrywania DNA w jąderkach lub w chloroplastach. Cytoplazma pochodząca ze shomogenizowanej tkanki, pozbawionej już innych organoidów przez kolejne wirowanie, przedstawia się w postaci pęcherzyków, zwanych mikrosomami, o średnicy 50—250  $\mu$ . Mają one wyraźną błonę o naturze lipoproteidowej, wokół której znajdują się drobne ziarenka (rys. 1, B).

Badania porównawcze frakcji mikrosomowej i skrawków z nienaruszonych komórek przeprowadzone w mikroskopie elektronowym wykazały, że mikrosomy są artefaktem, powstałym z rozerwania reticulum endoplazmatycznego (rys. 1, A). Drobne ziarenka, znajdujące się na mikrosomach, zostały opisane na elektronogramach nie naruszonych komórek przez Palade'a («ziarna Palade'a»). Układają się one wzdłuż i pomiędzy kanalikami reticulum endoplazmatycznego. Po podziałaniu na frakcję mikrosomową, np. solami żółciowymi, ziarenka te mogą być oddzielone, następnie, przez wirowanie, uzyskane w postaci czystej frakcji (rys. 1 C i D). Ze względu na ogromną zawartość RNA (ponad 50%) w tych ziarenkach, biochemicy nazwali je rybosomami (niektórzy autorzy stosują nazwę «ribonucleoprotein particles»). Rybosomy, poza RNA, zawierają białka zasadowe (Setterfield i wsp., 1960). Udowodniono (Bernhard i Leduc, 1960; Leduc, Byczkowska-Smyk i Bernhard, 1960; Leduc, de Thé i Bernhard, 1960) na elektronogramach, że ziarna Palade'a są identyczne z rybosomami biochemików, ponieważ zanikają pod wpływem trawienia RNazą oraz trypsyną (atakującą głównie białka zasadowe).

Rybosomy występują zarówno w komórce roślinnej, jak i zwierzęcej. Są one szczególnie obfite w komórkach intensywnie syntetyzujących białko. Natomiast drugi składnik reticulum endoplazmatycznego — kanaliki — jest raczej typowy dla komórki zwierzęcej; w komórce roślinnej występuje obficie tylko w komórkach produkujących i wydzielających białko, jak np. komórki *scutellum* (Birbeck i Mercer, 1961).

### Rola RNA w syntezie białek

W 1940 r. dwaj badacze — Brachet oraz Caspersson — niezależnie od siebie wypowiedzieli hipotezę, że RNA gra rolę w syntezie białek. Pogląd ten oparli na badaniach cytochemicznych prowadzonych odmiennymi metodami: Brachet stosował barwienie metodą Unny (mieszanina barwników zasadowych — pyroniny i zieleni metylowej), połączone z trawieniem preparatów kontrolnych RNazą, Caspersson — pomiary ekstynkcji światła UV, o długości fali 2670 Å (maksimum absorpcji przez zasady purynowe i pirymidynowe), przy czym zlokalizowanie DNA było przeprowadzone za pomocą reakcji Feulgena. Wyniki były identyczne: komórki intensywnie syntetyzujące białko wyróżniają się wysoką zawartością RNA.

Następne 20 lat przyniosło potwierdzenie tego poglądu. Nawet krótki historyczny przegląd dowodów na udział RNA w syntezie białek przekracza ramy niniejszego artykułu. Są one zebrane w książce Bracheta (1957). Ograniczę się jedynie do zacytowania kilku przykładów, opartych o różnorodną technikę badań.

1. Dowody cytochemiczne. Poza wspomnianymi wyżej odkryciami Bracheta i Casperssona, pogląd o udziale RNA w syntezie białek zyskał nowe poparcie po wprowadzeniu autoradiografii. Udowodniono na rozmaitych tkankach zwierzęcych (Ficq i Brachet, 1956) istnienie korelacji między zawartością RNA w komórce a syntezą białek, ocenianą na podstawie intensywności włączania zna-

kowej fenyloalaniny. Dla materiału roślinnego analogiczny przykład stanowią stożki wzrostu: obszary najliczniejszych podziałów charakteryzują się dużą zawartością RNA oraz intensywnym włączaniem radioaktywnych prekursorów RNA i białek (Clowes, 1959; Poux, 1960).

2. Działanie RNazy *in vivo*. Brachet (1957) udowodnił, że enzym ten, wprowadzony do żywych komórek (korzenie cebuli, ameby) powoduje natychmiastowe zahamowanie włączania radioaktywnych aminokwasów. Przeniesienie materiału do środowiska zawierającego RNA powoduje częściowe przywrócenie syntezy białek, przy czym RNA wyizolowany z tego samego gatunku jest pod tym względem bardziej skuteczny niż obcy RNA. Należy zaznaczyć, że w tych wypadkach, jak się wydaje, RNaza zachowuje się jako białko zasadowe, wchodząc w połączenie z wolnym RNA, znajdującym się w komórkach, wskutek czego RNA zostaje «zneutralizowany». Wprowadzony dodatkowo RNA wiąże wolną RNazę, odblokowując RNA wewnątrzkomórkowy (Brachet, 1957).

3. Związek RNA z tworzeniem enzymów adaptacyjnych u drobnoustrojów. Zacytuje tylko jedną pracę Chantrenne'a (1956), dotyczącą indukowanej syntezy katalazy u drożdży. Wytworzenie nowego rodzaju białka — katalazy — jest poprzedzone i uwarunkowane powstaniem nowego, specyficznego RNA. Naświetlanie promieniami UV hamuje i syntezę RNA i syntezę nowego enzymu (Bećarević, 1957).

4. Wpływ analogów zasad purynowych i pirymidynowych na syntezę białek. Analogi, włączając się do cząsteczek kwasów nukleinowych, powodują powstawanie «anormalnych» RNA, w wyniku czego synteza białek ulega zahamowaniu (Chantrenne i Devreux, 1960; Otaka, 1960). Dodanie do środowiska 5-fluorouracylu modyfikuje u *Escherichia coli* w sposób wybiórczy włączanie pewnych aminokwasów — proliny, tyrozyny i argininy (Naono i Gros, 1960). 5-fluorouracyl hamuje syntezę  $\beta$ -galaktozydazy u *Escherichia coli*, zamiast której powstaje białko zbliżone do  $\beta$ -galaktozydazy pod względem charakteru antygenowego (Bussard i wsp., 1960). W obecności tego analogu synteza białek może być więc zmodyfikowana w sposób zlokalizowany i specyficzny, prowadzący do powstania cząsteczek białek, które zachowały podobną strukturę antygenową, ale straciły własności enzymatyczne.

### Udział RNA w syntezie łańcucha polipeptydowego

Mechanizm syntezy białek najlepiej jest zbadany na izolowanych frakcjach cytoplazmy (mikrosomach względnie rybosomach). Z intensywności włączania znakowanych aminokwasów do różnych organoidów komórkowych można wnioskować, że rybosomy (zawierające wysokopolimeryzowany RNA) są głównym siedliskiem syntezy białek w komórce (Ts'O i Squires, 1959; Ts'O i Clifford, 1959).

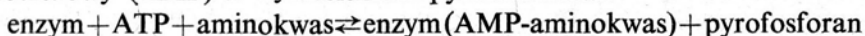
Wśród hipotez dotyczących udziału RNA wysokocząsteczkowego w syntezie białek dominował — i jak się wydaje słusznie — pogląd, że cząsteczka RNA działa

jako wzorzec, matryca, w której kolejność poszczególnych zasad purynowych i pirymidynowych byłaby kodem, według którego układają się poszczególne aminokwasy w łańcuchu polypeptydowym.

Ostatnie lata (począwszy od badań Hoaglanda, Zamecnika i Stephensa, 1957) przyniosły szereg danych dotyczących poszczególnych etapów syntezy białka. Szczególnie została zbadana rola tzw. enzymów aktywujących aminokwasy oraz funkcja niskocząsteczkowego RNA (c. cząsteczkowy 11—27 tys., Otaka i wsp., 1960), tzw. RNA-rozpuszczalnego, oznaczanego skrótem RNA-s. Te dwie grupy związków znajdują się w płynie nad osadem mikrosomów.

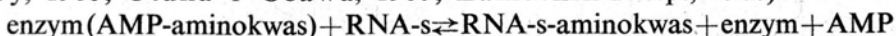
Synteza łańcucha polypeptydowego odbywa się w trzech etapach: 1. aktywacja aminokwasów, 2. transport aminokwasów do rybosomów, 3. łączenie się aminokwasów w polypeptydy.

Aktywacja aminokwasów polega na połączeniu aminokwasu ze specyficznym enzymem aktywującym (Webster, 1959) oraz z ATP, jako źródłem energii (Hoagland i wsp., 1958), który w tej reakcji przekształca się w kwas adenozynomonofosforowy (AMP) z wydzieleniem pyrofosforanu:



Jak wspomniano, enzymy aktywujące są specyficzne w odniesieniu do poszczególnych aminokwasów. Wydzielono i oczyszczono enzymy aktywujące alaninę (Webster, 1961) i treoninę (Allen i wsp., 1960).

Transport aktywnego aminokwasu do rybosomów. Transport ten jest uwarunkowany połączeniem aminokwasu z RNA-s (Hoagland i wsp., 1958; Comby, 1960; Otaka i Osawa, 1960; Zamecnik i wsp., 1960):



RNA-s jest specyficzny w stosunku do poszczególnych aminokwasów (Webster, 1960). Wyizolowano RNA-s specyficzne w stosunku do alaniny, waliny, treoniny, leucyny, tryptofanu i tyrozyny (Smith i wsp., 1959; Doctor i wsp., 1961; Holley i wsp., 1961). Aminokwas łączy się z końcową adenozyną odpowiedniego RNA-s (Allen i wsp., 1960). Transport aminokwasów do rybosomów wymaga obecności GTP oraz szeregu innych, mało zbadanych czynników.

Łączenie się aminokwasów w polypeptydy. Ostatnia faza syntezy łańcucha polypeptydowego poprzedzona jest przez umieszczenie przez RNA-s zespolonego z nim aminokwasu w odpowiednim punkcie wysokospolimeryzowanego RNA rybosomów. W przeciwieństwie do poprzednich etapów, które są dobrze zbadane pod względem chemicznym, biochemiczny mechanizm deponowania aminokwasów wzdłuż cząsteczki RNA pozostaje w sferze hipotez. Wydaje się, że decydującą rolę gra układ 3 zasad w RNA-s, mający swój dopełniający odpowiednik w RNA rybosomów.

Jest możliwe, że pewną rolę (dodatkowego wzorca?) w syntezie białek grają także fosfolipidy reticulum endoplazmatycznego. Fosfolipidy bowiem, wyekstrahowane z frakcji mikrosomowej po krótkiej inkubacji ze znakowanymi aminokwasami, zawierają duże ilości tych aminokwasów (Hunter i Godson, 1961; Godson i Hunter, 1961).

RNA wysokopolimeryzowany decyduje więc o sekwencji aminokwasów w łańcuchu polypeptydowym. Dalsze przemiany w obrębie polipeptydów, prowadzące do powstania cząsteczki białka (ewentualne przemieszczenia przestrzenne, przyłączanie grup trzeciorzędowych, tworzenie mostów S-S itp.) są determinowane przez czynniki wewnątrzkomórkowe inne niż RNA (pH, natura jonów, charakter reszt aminokwasowych).

Najnowsze badania dowodzą, że cząstki analogiczne do rybosomów można znaleźć w soku jądrowym (Frenster, Allfrey i Mirsky, 1960). Wydaje się, że mechanizm syntezy białek jądrowych jest taki sam, jak w cytoplazmie, tzn. obejmuje etapy aktywacji aminokwasów przez specyficzne enzymy i ATP, transport za pomocą RNA-s oraz włączanie aminokwasów do rybosomów jądrowych (Frenster i wsp., 1961; Georgiew i Samarina, 1961; Hopkins i wsp., 1961; Wang, 1961).

Jest prawdopodobne, że synteza pewnej ilości białek jądrowych znajduje się pod bezpośrednią kontrolą DNA. Wskazują na to eksperymenty z włączaniem znakowanych aminokwasów do jąder izolowanych i poddanych działaniu DNazy (Allfrey i Mirsky, 1958; Ficq i Errera, 1958; Salganik, 1958). DNaza, niszcząc ok. 15% DNA, hamuje włączanie aminokwasów w 75%. Podobny efekt wywiera naświetlanie izolowanych jąder promieniami X lub UV. Odwrócenie działania DNazy lub promieni X następuje po dodaniu DNA, pochodzącego z tej samej tkanki, co izolowane jądra. Potraktowanie izolowanych jąder RNazą ma nieznaczny wpływ na włączanie aminokwasów. Przy rozpatrywaniu powyższych wyników należy przede wszystkim wziąć pod uwagę, czy enzymy te wnikają do jąder. Zdaniem Ficq i Errery (1958), po dodaniu DNazy, nukleotydy dezoksyrybozowe udaje się wykryć poza jądrami, co wskazywałoby, że istotnie DNaza powoduje rozkład DNA, którego fragmenty wywędrują z jąder do środowiska. Jeżeli chodzi o RNazę, to nie ma na razie żadnej pewności, że wnika ona do jąder. Opisane rezultaty nie wykluczają roli RNA w syntezie białek jądrowych: istnieją dane (p. niżej) wskazujące, że synteza RNA jądrowego zależy bezpośrednio od DNA, a więc zniszczenie tego ostatniego hamowałoby tworzenie RNA w jądrze.

Problem syntezy białek jądrowych nie jest dotąd wystarczająco opracowany. Należy dodać, iż zdaniem niektórych autorów synteza ta odbywa się wyłącznie w chromatynie, a nie w soku jądrowym (Carneiro i Leblond, 1959).

Plastydy i mitochondria również syntetyzują białko. Synteza cytochromu c w mitochondriach wymaga, podobnie jak w przypadku syntezy białek cytoplazmatycznych, źródeł energii (Bates i wsp., 1958). Zdaniem Pleszkowa i wsp. (1956) przy krótkich czasach inkubacji, metionina<sup>35</sup>S włącza się nawet intensywniej do plastydów, niż do cytoplazmy. Mechanizm syntezy białek w plastydach nie jest znany, być może że jest on odmienny niż w cytoplazmie i w jądrze, ponieważ według Sisakian i Filipowicza (1957) włączanie glicyny<sup>14</sup>C do chloroplastów ulega zahamowaniu przez ATP.

## RNA jako informator genetyczny

Jak wynika z przytoczonych danych, można obecnie przyjąć, że specyficzny RNA wysokocząsteczkowy decyduje o powstaniu cząsteczki specyficznego białka: w obrębie cząsteczki RNA zawarta jest informacja genetyczna, polegająca na sekwencji zasad purynowych i pirymidynowych, determinująca długość łańcucha polypeptydowego oraz jakość i kolejność występujących w nim aminokwasów. Ścisły związek między specyficznością RNA i białek udowodniono na organizmach pozbawionych DNA, a mianowicie u wirusa mozaiki tytotniowej.

Klasyczne eksperymenty szkoły Schramma i Fraenkel-Conrata (ref. Moycho i Knypl, 1960; Pakuła, 1960; Towarnickij i Tichonenko, 1960) już w 1956 r. udowodniły, że sam RNA, wyizolowany z WMT, posiada własności infekcyjne. Objawy chorobowe po zakażeniu tytoniu zawsze odpowiadały symptomom wywoływanym przez wirusa, z którego ten RNA był wyizolowany. Drugi składnik WMT — białko — własności tej nie posiada. Tak więc, w wypadku WMT, RNA wydaje się być jedynym informatorem genetycznym.

Sprawa jest bardziej skomplikowana, jeśli chodzi o organizmy zawierające DNA, któremu w zasadzie przypisuje się właściwości pierwotnego informatora genetycznego. DNA, który występuje jedynie w jądrze komórkowym, w chromosomach, z małymi, podlegającymi dyskusji wyjątkami (p. wyżej) nie bierze bezpośredniego udziału w syntezie białek. Rolę przekaznika informacji genetycznej między DNA a białkami przypisuje się obecnie RNA wysokocząsteczkowemu.

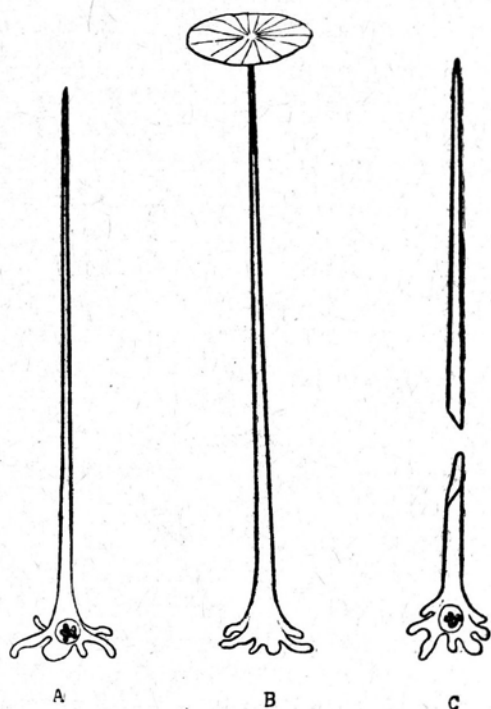
Pogląd ten stanowi jeszcze ciągle, bardzo zresztą płodną, hipotezę roboczą, sformułowaną po raz pierwszy przez Jennera i Szafarza w 1950 r., a podtrzymaną następnie przez Gale i Folkesa (1954, 1955). Aby udowodnić jej słuszność, należy wykazać: 1) że RNA jądrowy jest prekursorem RNA cytoplazmatycznego, czyli że przynajmniej pewna część RNA wysokopolimeryzowanych cytoplazmy jest pochodzenia jądrowego, 2) że sekwencja zasad w obrębie RNA wysokocząsteczkowego jest odwzorowywana na sekwencji zasad DNA.

Pierwszy rodzaj eksperymentów, które wykazywały, że jądro gra rolę w syntezie RNA cytoplazmy, były porównania zawartości RNA w cytoplazmie zawierającej jądro i jądra pozbawionej. Specyfika dobranego materiału odgrywa dużą rolę w uzyskiwanych rezultatach; nieco odmienne wyniki zostały otrzymane na dwóch klasycznych obiektach: *Acetabularia* i *Amoeba*.

Głon *Acetabularia mediterranea* przez większą część okresu wegetacyjnego jest organizmem jednokomórkowym, składającym się z «łodyżki», której podstawę stanowi rizoid, zawierający jedyne jądro (rys. 2). Na szczycie tej łodyżki tworzy się następnie «kapelusze», po którego uformowaniu jądro dzieli się wielokrotnie, po czym jądra potomne wędrują do kapelusza, gdzie wytwarzają formy przetrwalnikowe — cysty.

Doświadczenia Hämmerlinga (1953, 1958) dowiodły, że tzw. substancje morfogenetyczne, odpowiedzialne za powstawanie kapelusza, są produkowane przez jądro i że są one specyficzne dla gatunku. Koncentracja substancji morfo-

genetycznych wzrasta przy zwiększeniu powierzchni jądra w stosunku do objętości cytoplazmy (Werz, 1959). Hämmerling (1953) robił międzygatunkowe krzyżówki wegetatywne między *Acetabularia mediterranea* i *A. crenulata*, które różnią się znacznie kształtem kapeluszy. W wypadku zaszczepienia na rizoidzie (a więc części komórki zawierającej jądro), pochodzącym od *A. mediterranea*, bezjądrowej «łodyżki» *A. crenulata*, kapelusz jest zawsze typu *mediterranea* (rys. 3). Analogicznie przedstawia się wynik w wypadku krzyżówki odwrotnej, tj. w wypadku,



Rys. 2. *Acetabularia mediterranea* (pow. ok.  $4\times$ ). A — rośliny w stadium jednojądrowym, przed utworzeniem kapelusza. B — roślina z kapeluszem w okresie tworzenia cyst; jądro podzieliło się wielokrotnie, jądra potomne znajdują się w cystach. C — regenerujący fragment, zawierający jądro (dolny) oraz bezjądrowy (górny). W jądrze widoczne jest jąderko o charakterystycznym nieregularnym kształcie.

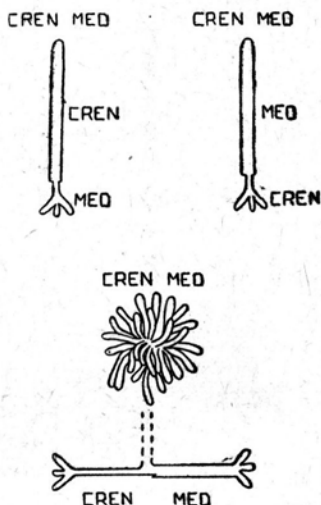
kiedy jądro pochodzi od *A. crenulata* (rys. 3). Przy krzyżówkach podwójnych, tzn. zawierających 2 rizoidy z jądrami, wyniki były następujące: 1 jądro *A. mediterranea*  $\times$  1 jądro *A. crenulata* — kapelusz typu pośredniego między *A. mediterranea* a *A. crenulata*. 2 jądra *A. mediterranea* — kapelusz typu *mediterranea*, 2 jądra *A. crenulata* — kapelusz typu *crenulata* (fig. 3).

Szereg danych wskazuje, że w skład substancji morfogenetycznych u *Acetabularia mediterranea* wchodzi rybonukleoproteidy pochodzenia jądrowego (Errera i Vanderhaeghe, 1957; Brachet i Olszewska, 1960; Olszewska i Brachet, 1960, 1961; Olszewska, de Vitry i Brachet, 1961).



*Acetabularia mediterranea* posiada ogromną zdolność do regeneracji.<sup>8</sup> Fragmenty bezjądrowe (górne części łądzynek) żyją przez szereg tygodni i syntetyzują białka (Brachet i Chantrenne, 1951; Vanderhaeghe, 1954; Brachet i wsp., 1955; Vanderhaeghe, 1957; Richter, 1959).

Wyniki badań, dotyczących zachowania się RNA we fragmentach bezjądrowych, są sprzeczne. Według Richtera (1959) nie są one zdolne do syntezy RNA, a zdaniem Naora i wsp. (1959), synteza RNA ulega po usunięciu jądra zredukowaniu. Natomiast przeciwne wyniki otrzymali Brachet i wsp. (1955), Vanderhaeghe (1957), Schweiger i Bremer (1960) oraz Sutter i wsp. (1961): synteza



Rys. 3. Wynik skrzyżowania *Acetabularia mediterranea* × *A. crenulata* (wg Hämmerlinga).

RNA jest dość intensywna w ciągu kilku pierwszych dni po usunięciu jądra, a dopiero w późniejszym okresie ulega zahamowaniu. Trudno wskazać przyczynę tych rozbieżności; warto jednak zauważyć, że ci badacze, którzy nie stwierdzali syntezy RNA we fragmentach bezjądrowych, badali jego zawartość po upływie czasu dłuższego, niż 5 dni od momentu usunięcia jądra; w tym właśnie okresie stwierdzali syntezy RNA Brachet i wsp. (1955). Ponadto na wynikach odbijają się bardzo wyraźnie warunki, w jakich odbywała się regeneracja fragmentów bezjądrowych: synteza RNA dawała się stwierdzić jedynie w optymalnych warunkach regeneracji. Ostatnie wyniki Naora i wsp. (1960) wydają się ostatecznie rozstrzygać sprawę syntezy RNA w bezjądrowych fragmentach *Acetabularia*: zachodzi ona jedynie w chloroplastach, podczas gdy zawartość RNA w cytoplazmie stopniowo się zmniejsza.

W przeciwieństwie do *Acetabularia*, bezjądrowe fragmenty *Amoeba proteus* giną szybko, ponieważ nie mogą pobierać pokarmu wskutek utraty zdolności do wysuwania pseudopodiów. Aby wyrównać warunki doświadczenia, wszystkie ana-

lizowane komórki (ameby nie podzielone, fragmenty zawierające jądro oraz fragmenty bezjądrowe) poddaje się głodzeniu, co nie może nie odbić się na wynikach doświadczeń, samo bowiem głodzenie powoduje ubytek RNA (Rabinovitsch i Plaut, 1956).

Z badań Bracheta (1955) wynika, że brak jądra u *Amoeba proteus* powoduje natychmiastowy spadek zawartości RNA. Bezjądrowe fragmenty komórek są wprawdzie zdolne do pobierania rozmaitych prekursorów RNA (Plaut i Rustad, 1957, 1959), ale przyłączanie ich do RNA było poddawane w wątpliwość przez Prescottta (1957). Źródłem błędu może być obecność w wakuolach trawiących żywych jeszcze organizmów (np. drożdży), które włączają prekursory RNA (Prescott, 1959). Ostatnio ten sam autor (1960b) wprowadził nowy materiał — *Acanthamoeba*. Komórki te mogą być hodowane na pożywce syntetycznej, co eliminuje konieczność głodzenia ameb. U *Acanthamoeba* radioaktywne prekursory RNA nie włączają się do cytoplazmy pozbawionej jądra.

Dowód na poparcie tezy o przechodzeniu RNA z jądra do cytoplazmy uzyskali Goldstein i Plaut (1955). Wszczepiali oni do ameb nieradioaktywnych jądra zawierające RNA oznakowany *in vivo*  $^{32}\text{P}$ ; radioaktywny RNA był następnie znajdowany w cytoplazmie.

Wyniki uzyskane na dwóch odmiennie odżywiających się organizmach — samożywej *Acetabularia* i cudzożywej *Amoeba* — nie są porównywalne (pomijając nawet czynniki wpływające na warunki regeneracji fragmentów bezjądrowych). Dotychczasowe rezultaty badań pozwalają jednakże na wniosek, że synteza RNA cytoplazmatycznego znajduje się pod kontrolą jądra, ale — poza eksperymentem Goldsteina i Plauta (1955) nie udowadniają w sposób bezsporny, że RNA cytoplazmatyczny jest w jądrze syntetyzowany.

Badania biochemiczne nad włączaniem prekursorów radioaktywnych do izolowanych organoidów komórkowych wykazują, że po krótkich okresach inkubacji RNA jądrowy posiada wyższą radioaktywność specyficzną, niż RNA cytoplazmatyczny (Jeener i Szafarz, 1950; Davidson i wsp., 1957; Zalokar, 1959; Ts'Ō i wsp., 1959; Gieorgiew i Samarina, 1961). Po długich okresach inkubacji, radioaktywność specyficzną RNA cytoplazmy jest wyższa, niż RNA jądra (Ts'Ō i wsp., 1959). Zjawisko to występuje bardzo wyraźnie w eksperymentach, w których po krótkim okresie inkubacji prekursor radioaktywny był zastępowany przez ten sam prekursor, ale nieznakowany. Radioaktywność RNA cytoplazmatycznego wzrasta wówczas kosztem radioaktywności RNA jądrowego (Gieorgiew i Mantijewa, 1961). Podobne zjawisko zachodzi, jeżeli frakcję jądrową, zawierającą RNA oznakowany *in vivo*, pomieszać z nieradioaktywnymi frakcjami cytoplazmy (Schneider, 1961). Podczas inkubowania tego «odtworzonego» homogenatu radioaktywność specyficzną RNA jądrowego maleje, a RNA cytoplazmatycznego — wzrasta. Dane te wskazują, że RNA przechodzi z frakcji jądrowej do cytoplazmatycznej.

W izolowanych jądrach znaleziono 2 rodzaje RNA, z których jeden (tzw. RNA- $n_1$ ) może być wyekstrahowany obojętnym buforem fosforanowym, drugi (RNA- $n_2$ ) —

1M NaCl (Logan, 1957). RNA- $n_2$  jest bardziej aktywny metabolicznie — włącza intensywniej prekursorzy radioaktywne. Skład nukleotydowy RNA- $n_1$  jest bardzo przybliżony do składu nukleotydowego RNA mikrosomów, a jego aktywność metaboliczna jest z kolei 2 razy większa od aktywności metabolicznej RNA cytoplazmatycznego (Osawa i wsp., 1957, 1958). Autorzy ci są zdania, iż nie można jednak przyjąć, aby RNA- $n_1$  był prekursorem całego RNA cytoplazmatycznego (Hotta i Osawa, 1958). Przed odkryciem podobieństwa w zestawie nukleotydowym pewnych RNA jądrowych i cytoplazmatycznych, niektórzy badacze w ogóle zaprzeczali możliwości jądrowego pochodzenia RNA cytoplazmy (Logan i Smellie, 1956).

W cytowanych wyżej pracach brak jest informacji o lokalizacji obu typów RNA na terenie jądra; chodzi mianowicie o to, czy są one wyraźnie związane z jądrem, chromatyną czy sokiem jądrowym. Opisane wyniki dotyczyły badań na komórkach bądź zniszczonych (homogenaty), bądź takich, które zostały uprzednio poddane pewnym zabiegom (podział na część zawierającą jądro i bezjądrową, transplantacja jądra). Mimo doniosłych rezultatów tych doświadczeń, należy jednak zwrócić uwagę na badania dotyczące komórek nie naruszonych. Ich ujemną stroną — z punktu widzenia chemicznego — jest mniejsza dokładność, jednakże nowoczesna autoradiografia i cytofotometria pozwalają na ilościowe wyrażenie wyników (przynajmniej w jednostkach względnych).

Wprawdzie daleko jest jeszcze do sprecyzowania roli jąderka, nie ulega jednak wątpliwości, że bierze ono udział w metabolizmie RNA komórki. Wiadomo z prac Heitza (1929, 1933), że liczba jąderek zależy od liczby chromosomów z satelitami, a ogólniej mówiąc — od liczby chromosomów z wtórnymi przewężeniami. U kukuzydzy zwiększenie liczby organizatorów jąderkowych w garniturze chromosomowym powoduje zwiększenie zawartości RNA w jąderku (Lin, 1955). Podobną zależność u pszenicy stwierdzili Crosby Longwell i Svihla (1960): nadliczbowe chromosomy jąderkowe powodowały zwiększenie ilości RNA w jąderku i w cytoplazmie; zjawisko to nie występowało w obecności dodatkowego chromosomu zwykłego.

Wzrost aktywności mitotycznej wywołany działaniem kinetyny jest poprzedzony bardziej intensywnym włączaniem prekursorów RNA przede wszystkim do jąderka (Olszewska, 1959 a i b). Natomiast zniszczenie RNA jąderkowego poprzez zlokalizowane naświetlanie promieniami UV, zastosowane w okresie od późnej telofazy do wczesnej profazy, powoduje zanik mitoz (Gaulden i Perry, 1958).

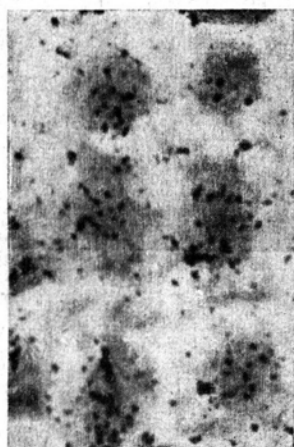
Z badań autoradiograficznych od szeregu lat wiadomo, że w przeliczeniu na jednostkę powierzchni, intensywność włączania prekursorów RNA jest największa na terenie jąderka, mniejsza — w jądrze, a najniższa — w cytoplazmie (Ficq, 1955 a i b; ref. do 1957 r. — Brachet, 1957). Na fakt ten zwrócono ostatnio uwagę w pracach nad miejscem syntezy RNA w komórce; być może, iż zaważył on na sposobie interpretacji niektórych wyników. Zdaniem szeregu autorów (Woods i Taylor, 1959; Perry, 1960; Sirlin i wsp., 1961) — w określonych warunkach inkubacji (zwykle bardzo krótkiej) z radioaktywnymi prekursorami RNA, znakuje się

wyłącznie jąderko, podczas gdy jądro i cytoplazma nie są radioaktywne. Podobnie, na podstawie analizy szybkości włączania prekursorów radioaktywnych RNA, niektórzy badacze (Amano i Leblond, 1960; Perry, 1960; Sirlin, 1960 b) uważają, że cytoplazmatyczny RNA jest syntetyzowany w jąderku. W komórkach, w których jąderko było naświetlane promieniami UV lub X, włączanie cytydyny  $^3\text{H}$  do jądra, a przede wszystkim do cytoplazmy ulegało zahamowaniu (Perry i wsp., 1961), a zawartość kwasów nukleinowych w jądrze ulegała redukcji. W wypadkach, kiedy ze względów technicznych nie było możliwe odróżnienie jąderka, zawsze cytoplazma znakowała się później, niż aparat jądrowy (Zalokar, 1960 a i b u *Neurospora*; Caro i Forro, 1961, u *Escherichia coli*).

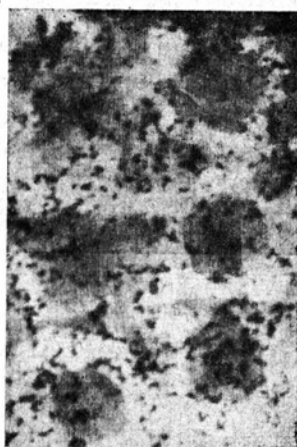
Istnieje jednak wiele danych przemawiających za poglądem, że synteza RNA rozpoczyna się w chromosomach lub w ich odcinkach połączonych z jąderkiem. Do takiego wniosku doszedł dawniej Caspersson (1950) na podstawie pomiarów ilości RNA w świetle UV. Szereg prac potwierdza te wyniki w oparciu o metody autoradiograficzne (Goldstein i Micou, 1959 a i b; Woods, 1959; Sirlin i Elsdale, 1959; Feinendegen i wsp., 1960; Taylor, 1960). Niektórzy badacze, którzy na podstawie wcześniejszych doświadczeń uważali jąderko za główne miejsce syntezy RNA w komórce, po zastosowaniu jeszcze krótszych czasów inkubacji stwierdzili, że włączanie prekursorów RNA rozpoczyna się od jądra. Na dogodnym materiale można stwierdzić, że po bardzo krótkich okresach inkubacji z radioaktywnym prekursorem RNA, znakuje się najpierw chromatyna, następnie jąderko, a w końcu dopiero cytoplazma. Jądrowe pochodzenie RNA cytoplazmatycznego udowadnia się autoradiograficznie w sposób podobny, jak w metodach biochemicznych: po krótkiej inkubacji z prekursorem radioaktywnym zastępuje się go tym samym prekursorem, ale nieradioaktywnym; po pewnym czasie radioaktywność cytoplazmy wzrasta kosztem radioaktywności organoidów, które uprzednio były silnie znakowane, a więc kosztem jądra, a przede wszystkim jąderka (rys. 4 i 5).

Rozbieżne wyniki, otrzymywane przez różnych autorów często na tym samym materiale, mogą być spowodowane, jak słusznie zauważyli Sissen i Kinoshita (1961), przez niejednorodność materiału: dysponuje się zwykle populacją komórek, będących w różnych okresach interfazy, a więc charakteryzujących się prawdopodobnie odmiennym metabolizmem RNA. Z badań Prescottta i Kimballa (1961) wynika, że przekazywanie RNA z jądra do cytoplazmy odbywa się w określonym momencie interfazy. Do podobnych wniosków doszli Woodard i wsp. (1961), którzy w interfazie u *Vicia faba* wyróżnili szereg okresów charakteryzujących się odmiennym metabolizmem RNA i białek w poszczególnych organoidach komórkowych. Natomiast — zdaniem Taylora (1960), RNA jądrowy jest przekazywany cytoplazmie przede wszystkim w okresie średniej profazy, po zaniku błony jądrowej.

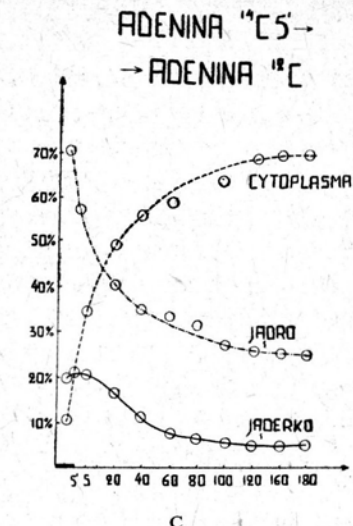
Nie jest łatwo w tej chwili sformułować ostateczny wniosek, dotyczący miejsca syntezy RNA cytoplazmatycznego. Krytyczny przegląd prac poświęconych temu problemowi przemawia na korzyść poglądu o jądrowym pochodzeniu RNA cytoplazmy. Wydaje się bowiem, że ten ostatni jest syntetyzowany w chromosomach,



A

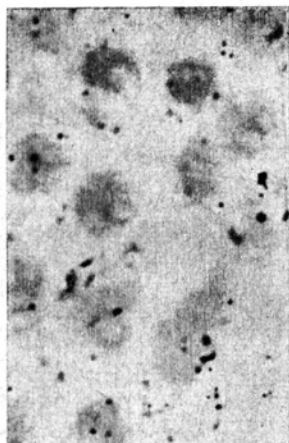


B

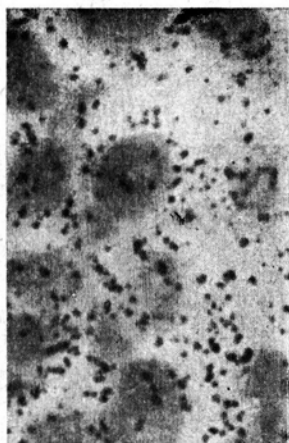


C

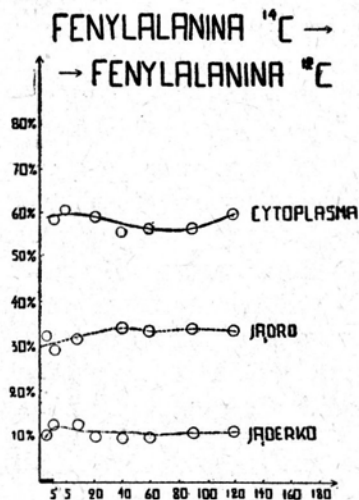
Rys. 4. Włączanie adeniny-8- $^{14}\text{C}$  do komórek merystemu korzeniowego *Allium cepa*. A — po 5 min. inkubacji — znakowane jądro i jąderko, cytoplazma nieradioaktywna. B — po 5 min. inkubacji z adeniną radioaktywną materiał przeniesiono do adeniny nieradioaktywnej na 120 min.; cytoplazma silnie znakowana. C — krzywe przedstawiające rozmieszczenie radioaktywności w jądrze, jąderku i cytoplazmie w zależności od rodzaju i czasu trwania inkubacji; odcięta — czas trwania inkubacji (adenina  $^{14}\text{C}$  → 5 min., następnie adenina  $^{12}\text{C}$ , 180 min.), rzędna — %radioaktywności całkowitej przypadający na poszczególne organoidy; radioaktywność cytoplazmy wzrasta przy spadku radioaktywności jądra i jąderka. (Olszewska, nie opubl.).



A



B



C

Rys. 5. Włączanie fenylalaniny-2- $^{14}\text{C}$  do komórek merystemu korzeniowego *Allium cepa*. A — po 5 min. inkubacji — rozmieszczenie śladów jednakowe na terenie komórki. B — po 5 min. inkubacji materiał przeniesiono do fenylalaniny nieradioaktywnej na 120 min.; rozmieszczenie śladów podobne, jak po 5 min. inkubacji. C — krzywe przedstawiające rozmieszczenie radioaktywności w zależności od rodzaju i czasu trwania inkubacji; rzędna i odcięta jak na fig. 4 C; % radioaktywności przypadający na jądro, jąderko i cytoplazmę jest zawsze taki sam (Olszewska, nie opubl.).

być może w ich odcinkach położonych w pobliżu organizatorów jąderkowych, następnie jest przekazywany do jąderka, a stamtąd dopiero do cytoplazmy. Jak wynika z niektórych prac (Goldstein i Micou, 1959; Feinendegen i wsp., 1961; Gieorgiew i Mantijewa, 1961), cytoplazmatyczny RNA pochodzący z jądra jest wysokopolimeryzowany i stabilny metabolicznie, jest więc tym rodzajem RNA, któremu przypisuje się rolę wzorca w syntezie białek. Można założyć, że RNA, podobnie jak DNA, jest zdolny do autoreduplikacji, wystarczy więc, aby tylko jedna cząsteczka RNA, stanowiąca wzorec dla odpowiedniej cząsteczki białka, została przekazana przez jądro cytoplazmie. Jest wreszcie prawdopodobne, że pewne rodzaje RNA wysokopolimeryzowanego tworzą się w cytoplazmie niezależnie od jądra i stanowią chemiczny odpowiednik plazmagenów.

Intensywny metabolizm RNA w jąderku może być dowodem, że jest ono punktem zbiorczym dla rozmaitych RNA zsyntetyzowanych w chromosomach, przekazywanych następnie do cytoplazmy (Love i Bharadwaj, 1959; Sirlin, 1960 b). Wydaje się, że jąderko, podobnie jak jądro, zawiera 2 rodzaje RNA, z których jeden jest ściśle związany z tym organoidem, drugi — podczas mitozy ulega przemieszczeniu do cytoplazmy (Stalk, 1961). Gdyby pewna ilość RNA cytoplazmatycznego była syntetyzowana w jąderku niezależnie od DNA, wymagałoby to dodatkowej hipotezy o istnieniu genów jąderkowych (Sirlin, 1960 a).

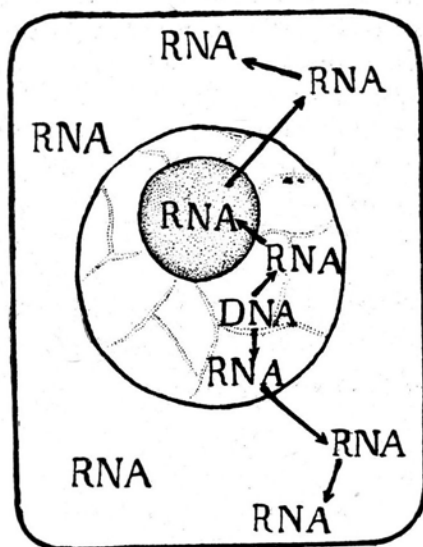
McMaster i Taylor (1958) są zdania, że intensywne włączanie prekursorów RNA do jąderka nie dowodzi jego roli w gromadzeniu i przekazywaniu RNA do cytoplazmy. W późniejszych pracach autorzy ci udowadniają (McMaster i Taylor, 1959; McMaster-Kaye, 1960), że w przypadku gruczołów ślinowych u *Drosophila* najszybsze włączanie prekursorów RNA do jąderka i szybkie ich znikanie, po podaniu prekursora nieradioaktywnego, jest po prostu wyrazem intensywnych procesów syntezy i rozkładu w obrębie RNA jąderka.

Interesującym zagadnieniem jest morfologiczny aspekt przechodzenia RNA z jądra do cytoplazmy. Z badań w mikroskopie elektronowym wiadomo, że porowata błona jądrowa jest bezpośrednio połączona z reticulum endoplazmatycznym (Whaley i wsp., 1959; 1960; Marinos, 1960).

Cykliczne wyrzucanie substancji z jądra do cytoplazmy (tzw. *blebs*) było opisywane w gruczołach ślinowych (Gay, cyt. wg Brachet, 1957) oraz w trzustce (Wallace, 1960). Wydaje się jednak, że obrazy te (opisywane zresztą dawniej w mikroskopie świetlnym) są związane raczej z działalnością wydzielniczą komórki.

Goldstein (1958) stwierdził u ameb, którym wszczepiał jądra zawierające znakowane  $^{35}\text{S}$ , że białka te wędrują do cytoplazmy i następnie wracają do jądra. Zdaniem Goldsteina białka te towarzyszą RNA jądrowemu, przechodzącemu do cytoplazmy w postaci rybonukleoproteidów, a po zdeponowaniu RNA w cytoplazmie wracają do jądra po następne RNA. Pewne analogie w zachowaniu się adeniny  $^{14}\text{C}$ , urydyny  $^3\text{H}$  i metioniny  $^{35}\text{S}$  były stwierdzone u *Acetabularia mediterranea* (Olszewska i Brachet, 1961; Olszewska, de Vitry i Brachet, 1961). Bonner (1959) uważa, że RNA przechodzi z jądra do cytoplazmy pod postacią «mikrosomów» (używając terminu «mikrosomy» nie bierze pod uwagę, że są to

artefakty powstałe z rozerwania reticulum endoplazmatycznego). Według Setterfielda (1961) rybosomy cytoplazmy i jądra różnią się współczynnikiem sedymentacji, a więc nie można przyjąć, aby rybosomy cytoplazmatyczne w całości były pochodzenia jądrowego. Gdyby RNA miał przechodzić do cytoplazmy w postaci rybonukleoproteidu, należałoby oczekiwać pewnego podobieństwa we włączaniu aminokwasów i prekursorów RNA. W wypadku zbadanych pod tym względem aminokwasów, stosunek ich włączania do poszczególnych organoidów komórkowych jest zawsze taki sam, niezależnie od trwania inkubacji (por. rys. 4 i 5). Podobnie przedstawia się sytuacja w odniesieniu do aminokwasu zasadowego, lizyny (Errera, i wsp., 1961), mimo iż aminokwasy zasadowe są charakterystyczne dla białek rybosomów. Na razie problem ten trzeba uznać za nierozstrzygnięty.



Rys. 6. Schemat przedstawiający pochodzenie wysokocząsteczkowego RNA cytoplazmy. RNA odwzorowuje się na DNA, następnie: 1) bądź przechodzi do jąderka, a stamtąd do cytoplazmy, 2) bądź bezpośrednio z jądra przechodzi do cytoplazmy, 3) pewne typy RNA mogą się syntetyzować w cytoplazmie niezależnie od jądra.

Jak wynika z przedstawionych danych, jądrowe pochodzenie niektórych RNA cytoplazmy można przyjąć jako sprawę udowodnioną (rys. 6). Jednak hipoteza o RNA jako informatorze genetycznym (pośredniku) między DNA a białkami zakłada, że cząsteczki tego rodzaju RNA odwzorowują się na cząsteczkach DNA. Dowody na słuszność tej części hipotezy są nikłe, jednakże problem ten jest przedmiotem badań dopiero od roku. Dowody pośrednie pochodzą z badań nad ewentualną analogią składu nukleotydowego DNA i RNA tego samego organizmu. Spirin i wsp. (1957) oraz Woese (1961) rozpatrywali występowanie tej współzależności u szeregu drobnoustrojów. Wyniki ich jednak nie wykazały istnienia korelacji, ale należy liczyć się z okolicznością, że RNA był rozpatrywany globalnie,

bez rozbicia na poszczególne frakcje. De Lamirande i wsp. (1959) udowodnili, że poszczególne frakcje cytoplazmy zawierają RNA o różnym składzie, przy czym zawsze są formy pośrednie pod względem składu nukleotydowego. U drożdży Yčas i Vincent (1961) wykazali istnienie RNA o składzie bardzo podobnym do DNA. Podobne wyniki otrzymali Weiss i Nakamoto (1961) oraz Doty (1961).

Bardziej bezpośrednie dowody otrzymano badając warunki wewnątrzkomórkowego rozmnażania się faga  $T_2$ ; jest ono poprzedzone syntezą specyficznego RNA (Volkin, 1960), który początkowo tworzy kompleksy z jednonitkowym DNA faga (Hall i Spiegelman, 1961).

Tworzenie specyficznych kompleksów między DNA a RNA udowodniono, badając syntetyczne polynukleotydy rybozowe i dezoksyrybozowe (Rich, 1960; Schildkraut i wsp., 1961). Autorzy ci uważają, że RNA odwzorowuje się na DNA w sposób analogiczny, jak w wypadku reduplikacji DNA: tworzący się RNA posiada dopełniającą sekwencję zasad w stosunku do «macierzystego» DNA. Na materiale biologicznym Burma i wsp. (1961) wykazali, że synteza RNA jest całkowicie zależna od obecności rodzimego, 2-nitkowego DNA.

Przedstawione dane, dotyczące genetycznej roli RNA, zostały uzyskane w przeciągu kilku ostatnich lat i otwierają ogromne perspektywy w badaniach nad biochemiczną stroną dziedziczenia. Wydaje się, że najbliższa przyszłość przyniesie nie zaprzeczenie tych poglądów, lecz przeciwnie — ich ugruntowanie i wyjaśnienie najbardziej niejasnych punktów, co pozwoli na sformułowanie nowego prawa w biologii.

*Katedra Anatomii i Cytologii Roślin Uniwersytetu Łódzkiego*

#### LITERATURA

\* oznaczono prace przeglądowe

- Allen E. H., Glassman E., Schweet R. S., 1960. Incorporation of amino acids into ribonucleic acid. I. The role of activating enzymes. *J. Biol. Chem.*, 235: 1061—1067.
- Allfrey V. G., Mirsky A. E., 1958. Some effects of substituting the deoxyribonucleic acid of isolated nuclei with other polyelectrolites. *Proc. Natl. Ac. Sci.*, 44: 981—991.
- Amano M., Leblond C. P., 1960. Comparison of the specific activity time curves of ribonucleic acid in chromatin, nucleolus and cytoplasm. *Exptl. Cell Res.*, 20: 250—253.
- Baltus E., 1954. Observations sur le rôle biochimique du nucléole. *Bioch. Bioph. Acta*, 15: 263—272.
- Bates H. M., Craddock V. M., Simpson V. M., 1958. The incorporation of valine- $1-^{14}C$  into cytochrome c by rat liver mitochondria. *J. Am. Chem. Soc.*, 80: 1000.
- Bečarević A., 1957. Effets des rayons ultraviolets sur la formation induite de la catalase et sur le métabolisme des acides ribonucléiques de la levûre. *Bioch. Bioph. Acta*, 25: 161—164.
- Bernhard W., Leduc E., 1960. Essais de cytochimie ultrastructurale. Action sur l'ergastoplasme. *C. R. Ac. Sc.*, 250: 3411—3413.
- Birbeck M. S. C., Mercer E. H., 1961. Cytology of cells which synthesise protein. *Nature (L)*, 189: 558—560.
- \*Bonner J., 1959. Protein synthesis and the control of plant processes. *Am. J. Bot.*, 46: 56—62.
- Brachet J., 1955. Recherches sur les interactions biochimiques entre le noyau et le cytoplasme chez les organismes unicellulaires. I. *Amoeba proteus*. *Bioch. Bioph. Acta*, 18: 247—260.



- \*Brachet J., 1957. *Biochemical Cytology*. Academic Press, New York, London.
- Brachet J., Chantrenne H., 1951. Protein synthesis in nucleated and non-nucleated halves of *Acetabularia mediterranea* studied with carbon-<sup>14</sup>C-dioxide. *Nature (L)*, 168: 950.
- Brachet J., Chantrenne H., Vanderhaeghe F., 1957. Recherches sur les interactions biochimiques entre le noyau et le cytoplasme chez les organismes unicellulaires. II. *Acetabularia mediterranea*. *Bioch. Bioph. Acta*, 18: 544—563.
- Brachet J., Olszewska M. J., 1960. Influence of localised ultra-violet irradiation on the incorporation of adenine-8-<sup>14</sup>C and D,L-methionine-<sup>35</sup>S in *Acetabularia mediterranea*. *Nature (L)*, 187: 954—955.
- Brawerman G., Pogo A. O., Chargaff E., 1961. Synthesis of novel ribonucleic acid and proteins during chloroplast formation in resting *Euglena cells*. *Bioch. Bioph. Acta*, 48: 418—420.
- Burma D. P., Krüger H., Ochoa S., Warner R. C., Weill J. D., 1961. Further studies on deoxyribonucleic acid-dependent enzymatic synthesis of ribonucleic acid. *Proc. Natl. Ac. Sci.*, 47: 749—752.
- Bussard A., Naono S., Gros E., Monod J., 1960. Effets d'un analogue de l'uracile sur les propriétés d'une protéine enzymatique synthétisée en sa présence. *C. R. Ac. Sc.*, 250: 4049—4051.
- \*Campbell P. N., 1960. The synthesis of proteins by the cytoplasmic components of animal cells. *Biol. Rev.*, 35: 413—458.
- Carneiro J., Leblond C. P., 1959. Continuous protein synthesis in nuclei shown by radioautography with <sup>3</sup>H-labelled amino acids. *Science*, 129: 391—392.
- Caro L. G., Forro F., 1961. Localisation of macromolecules in *Escherichia coli*. II. RNA and its site of synthesis. *J. Bioph. Biochem. Cyt.*, 9: 555—566.
- \*Caspersson T. O., 1950. Cell growth and cell function. W. W. Norton and Comp. Inc., New York.
- Chantrenne H., 1956. Metabolic changes in nucleic acids during the induction of enzymes by oxygen in resting yeasts. *Arch. Bioch. Bioph.*, 65: 414—426.
- \*Chantrenne H., 1958. Synthesis of protein and nucleic acid in enucleate cytoplasm. *Proc. Roy Soc., B*, 148: 332—339.
- Chantrenne H., Devreux S., 1960. Action de la 8-azaguanine sur la synthèse des protéines et des acides nucléiques chez *Bacillus cereus*. *Bioch. Bioph. Acta*, 39: 486—499.
- Clowes F. A. L., 1959. Apical meristems of roots. *Biol. Rev.*, 34: 501—529.
- Conway Littau V., 1958. A cytochemical study of the chloroplasts in some higher plants. *Am. J. Bot.*, 45: 45—52.
- Crosby Longwell A., Svihla G., 1960. Specific chromosomal control of the nucleolus and cytoplasm in wheat. *Exptl. Cell Res.*, 20: 294—312.
- Davidson J. N., Thomson R. Y., Paul J., Smellie R. M. S., Gautier R., 1957. Incorporation mechanism in nucleic acid biosynthesis. *Biochimia*, 22: 157—161.
- Doctor B. P., Apgar J., Holley R. W., 1961 — Fractionation of yeast amino acid-acceptor ribonucleic acids by countercurrent distribution. *J. Biol. Chem.*, 236: 1117—1120.
- Doty P., 1961. The structure of polynucleotides and the properties of nucleic acids. *Biochem. J.*, 79: 15 P.
- Errera M., Hell A., Perry R. P., 1961. The role of the nucleolus in ribonucleic acid and protein synthesis. II. Amino acid incorporation into normal and nucleolar inactivated HeLa cells. *Bioch. Bioph. Acta*, 49: 58—63.
- Errera M., Vanderhaeghe F., 1957. Effets des rayons U. V. sur *Acetabularia mediterranea*. *Exptl. Cell Res.*, 13: 1—10.
- Feinendegen L. E., Bond V. P., Shreeve W. W., Painter R. B., 1960. RNA and DNA metabolism in human tissue culture cells studied with tritiated cytidine. *Exptl. Cell Res.*, 19: 443—459.
- Feinendegen L. E., Bond V. P., Painter R. B., 1961. Studies on the relationship of RNA synthesis, DNA synthesis and precursor pool in human tissue studied with tritiated pyrimidine nucleosides. *Exptl. Cell Res.*, 22: 381—405.
- Ficq A., 1955 a. Etude autoradiographique du métabolisme des protéines et des acides nucléiques au cours de l'oogénèse chez les Batraciens. *Exptl. Cell Res.*, 9: 286—293.
- Ficq A., 1955 b. Etude autoradiographique du métabolisme de l'oocyte d'*Asteria rubens* au cours de la croissance. *Arch. Biol.*, 66: 509—525.

- Ficq A., Brachet J., 1956. Distribution de l'acide ribonucléique et incorporation de la phénylalanine-2-<sup>14</sup>C dans les protéines. *Exptl. Cell Res.*, 11: 135—145.
- Ficq A., Errera M., 1958. Analyse autoradiographique de l'incorporation de la phénylalanine-2-<sup>14</sup>C dans les noyaux. *Exptl. Cell Res.*, 14: 182—192.
- Ficq A., Pavan C., 1957. Autoradiography of polytene chromosomes of *Rhynchosciara angelae* at different stages of larval development. *Nature (L)*, 180: 983—984.
- Frenster J. H., Allfrey V. G., Mirsky A. E., 1960. Metabolism and morphology of ribonucleoprotein particles from the cell nucleus of lymphocytes. *Proc. Natl. Ac. Sci.*, 46: 432—444.
- Frenster J. H., Allfrey V. G., Mirsky A. E., 1961. In vitro incorporation of amino acids into the proteins of isolated nuclear ribosomes. *Bioph. Bioch. Acta*, 47: 130—137.
- Gale E. F., Folkes J. P., 1954. Effects of nucleic acids in protein synthesis and amino acid incorporation in disrupted staphylococcal cells. *Nature (L)*, 173: 1223—1227.
- Gale E. F., Folkes J. P., 1955. The assimilation of amino acids by Bacteria. 21. The effect of nucleic acids on the development of certain enzymic activities in disrupted staphylococcal cells. *Bioch. J.*, 59: 675—684.
- Gaulden M. E., Perry R. P., 1958. Influence of the nucleolus on mitosis as revealed by ultraviolet microbeam irradiation. *Proc. Natl. Ac. Sci.*, 44: 553—559.
- Georgiew G. P., Mantiewa W. Ł., 1961. K' cytochimii biosynteza ribonukleinowej kisłoty w ascitnom karcinomie Erhlicha. *Biochimia*, 26: 165—176.
- Georgiew G. P., Samarina O. P., 1961. Metabolicszeksaja aktiwnost' komponentow jadernogo soka. *Biochimia*, 26: 454—461.
- Godson G. N., Hunter G. D., 1961. The role of phospholipids in protein biosynthesis. *Biochem. J.*, 79: 37P.
- Goldstein L., 1958. Localisation of nucleus-specific protein as shown by transplantation experiments in *Amoeba proteus*. *Exptl. Cell Res.*, 15: 635—637.
- Goldstein L., Micou J., 1959a. Nuclear-cytoplasmic relationship in human cells in tissue culture. III. Autoradiographic study of interrelation of nuclear and cytoplasmic ribonucleic acid. *J. Bioph. Bioch. Cytology*, 6: 1—6.
- Goldstein L., Micou J., 1959b. On the primary site of nuclear RNA synthesis. *J. Bioph. Bioch. Cytology*, 6: 301—304.
- Goldstein L., Plaut W., 1955. Direct evidence for nuclear synthesis of cytoplasmic ribose. *Proc. Natl. Ac. Sci.*, 41: 874—879.
- \*Hagenau F., 1958. The ergastoplasm: its history, ultrastructure and biochemistry. *Intern. Rev. Cyt.*, 7: 425—483.
- Hall B. D., Spiegelman S., 1961. Sequence complementarity of T<sub>2</sub> DNA and T<sub>2</sub> specific RNA. *Proc. Natl. Ac. Sci.*, 47: 137—146.
- \*Hämmerling J., 1953. Nucleo-cytoplasmic relationship in the development of *Acetabularia*. *Intern. Rev. Cyt.*, 2: 475—498.
- \*Hämmerling J., Clauss H., Keck K., Richter G., Werz G., 1958. Growth and protein synthesis in nucleated and enucleated cells. *Exptl. Cell Res.*, Suppl. 6: 210—226.
- Heitz E., 1929. Heterochromatin, Chromozentren, Chromomeren. *Planta*, 7: 274—284.
- Heitz E., 1933. Die Herkunft der Chromozentren. *Planta*, 18: 571—636.
- Hoagland M. B., Comby L. T., 1960. Interaction of soluble ribonucleic acid and microsomes. *Proc. Natl. Ac. Sci.*, 46: 1554—1563.
- Hoagland M. B., Stephenson M. L., Scott J. F., Hecht L. J., Zamecnik P. C., 1958. A soluble ribonucleic acid intermediate in protein synthesis. *J. Biol. Chem.*, 231: 241—257.
- Hoagland M. B., Zamecnik P. C., Stephenson M. L., 1957. Intermediate reactions in protein biosynthesis. *Bioch. Bioph. Acta*, 24: 215—216.
- Holley R. W., Apgar J., Doctor B. P., Farrow J., Marini M. A., Merrill S. H., 1961. A simplified procedure for the preparation of tyrosine- and valine- acceptor fractions of yeast «soluble ribonucleic acid». *J. Biol. Chem.*, 236: 200—202.

- Hopkins J. W., Allfrey V. G., Mirsky A. A., 1961. Adenosine as the receptor end group in nuclear amino acid transfer RNA. *Bioch. Bioph. Acta*, 47: 194—196.
- Hotta Y., Osawa S., 1958. Further studies on nuclear and cytoplasmic ribonucleic acids. *Bioch. Bioph. Acta*, 28: 642—643.
- Hunter G. D., Godson G. N., 1961. Later stages of protein synthesis: the role of phospholipids in the process. *Nature (L)*, 189: 140—141.
- Jeener R., Szafarz D., 1950. Relations between the rate of renewal and the intracellular localisation of ribonucleic acid. *Arch. Biochem.*, 26: 54—67.
- Lamirande de, G., Allard C., Cantero A., 1959. Ribonucleic acid composition in cytoplasmic fractions isolated from rat liver cells. *J. Bioph. Bioch. Cytology*, 6: 291—292.
- Leduc E., Byczkowska-Smyk W., Bernhard W., 1960. Essais de cytochimie ultrastructurale. Digestion par la pepsine et la trypsine. *C. R. Ac., Sc.*, 250: 4052—4054.
- Lin M., 1955. Chromosomal control of nucleolar composition in maize. *Chromosoma*, 7: 340—370.
- Logan R., 1957. The incorporation of  $8^{14}\text{C}$ -adenine into calf thymus nuclei in vitro. *Bioch. Bioph. Acta*, 26: 227—228.
- Logan R., Smellie R. M. S., 1956. In vitro studies on the renewal of nucleic acid phosphorus in isolated cell components. *Bioch. Bioph. Acta*, 21: 92—100.
- Love R., Bharadwaj T. P., 1959. Two types of ribonucleoprotein in the nucleolus of mammalian cells. *Nature (L)*, 183: 1453—1454.
- Marinos N. G., 1960. The nuclear envelope of plant cells. *J. Ultras. Res.*, 3: 328—333.
- Martin P. G., 1961. Evidence for the continuity of nucleolar material in mitosis. *Nature (L)*, 190: 1078—1079.
- McMaster-Kaye R., 1960. The metabolic characteristics of nucleolar, chromosomal and cytoplasmic ribonucleic acid of *Drosophila* glands. *J. Bioph. Bioch. Cytology*, 8: 365—378.
- McMaster-Kaye R., Taylor H., 1958. Evidence for two metabolically distinct types of ribonucleic acid in chromatin and nucleoli. *J. Bioph. Bioch. Cytology*, 4: 5—11.
- McMaster R., Taylor H., 1959. The metabolism of chromosomal ribonucleic acid in *Drosophila* salivary glands and its relation to synthesis of deoxyribonucleic acid. *J. Bioph. Bioch. Cytology*, 5: 461—467.
- \*Miedwiedew Z. A., 1960. Rol. rastworimój RNK w promięzutočných reakcjach bielkowo sinteza i jejo swiaz s fermentatywnymi sistemami aktiwacji aminokislot. *Usp. Sowr. Biol.*, 50: 121—135.
- \*Milman Ł. S., 1960. Niektoryje woprosy issledowania ribonukleinowych kislot w kletkie. *Usp. Sowr. Biol.*, 49: 285—304.
- \*Moycho W., Knypl S., 1960. Wirus mozaiki tytoniowej (zarys biologii, struktury i biochemii). *Wyd. Łódzkie Tow. Naukowe, Wydz. III*, nr 66.
- Naora H., Naora H., Brachet J., 1960. Studies on independent synthesis of cytoplasmic ribonucleic acids in *Acetabularia mediterranea*. *J. Gen. Phys.*, 43: 1083—1102.
- Naora H., Richter G., Naora H., 1959. Further studies on the synthesis of RNA in enucleate *Acetabularia mediterranea*. *Exptl. Cell Res.*, 16: 434—436.
- Naono S., Gros F., 1960. Effet d'un analogue de base nucléique sur la biosynthese de protéines. *C. R. Ac. Sc.*, 250: 3527—3529.
- Olszewska M. J., 1959a. Etude autoradiographique de l'influence de la kinétine sur la synthèse des acides nucléiques et des protéines dans le méristème racinaire d'*Allium cepa*. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 28: 175—183.
- Olszewska M. J., 1959b. Etude autoradiographique de l'influence de la kinétine sur l'incorporation d'adénine dans les cellules du méristème racinaire d'*Allium cepa*. *Exptl. Cell Res.*, 16: 193—201.
- Olszewska M. J., Brachet J., 1960. Incorporation de la DL-méthionine  $^{35}\text{S}$  dans l'algue *Acetabularia mediterranea*. *Arch. Intern. Phys. Bioch.*, 68: 693—694.
- Olszewska M. J., Brachet J., 1961. Incorporation de la DL-méthionine  $^{35}\text{S}$  dans les fragments nucléés et anucléés d'*Acetabularia mediterranea*. *Exptl. Cell Res.* 22: 370—380.

- Olszewska M. J., de Vitry F., Brachet J., 1961. Influence de l'irradiation UV sur l'incorporation d'adénine-8-<sup>14</sup>C et de la DL-méthionine <sup>35</sup>S dans l'algue *Acetabularia mediterranea*. Exptl. Cell Res., 24: 58—63.
- Osawa S., Takata K., Hotta Y., 1958. Nuclear and cytoplasmic ribonucleic acids of calf thymus. Bioch. Bioph. Acta, 28: 271—277.
- Osawa S., Takata K., Hotta Y., 1957. Some aspects of the relation between nuclear and cytoplasmic ribonucleic acids. Bioch. Bioph. Acta, 25: 656—657.
- Otaka E., 1960. Effect of 8-azaguanine on ribonucleic acid and protein synthesis in *Bacillus cereus* NCTC 569. Exptl. Cell Res., 21: 229—232.
- Otaka E., Osawa S., 1960. Preparation and some properties of a soluble ribonucleic acid in yeast. Nature (L), 185: 921—922.
- \*Pakuła R., 1960. Funkcja genetyczna kwasów nukleinowych, ich struktura i biosynteza. Postępy Hig. i Med. Dośw., 14: 253—269.
- Perry R. P., 1960. On the nucleolar and nuclear dependence of cytoplasmic RNA synthesis in HeLa cells. Exptl. Cell Res., 20: 216—220.
- Perry R. P., Hell A., Errera M., 1961. The role of the nucleolus in ribonucleic acid — and protein synthesis. I. Incorporation of the cytidine into normal and nucleolar inactivated HeLa cells. Bioch. Bioph. Acta, 49: 47—57.
- Plaut W., Rustad R. C., 1957. Cytoplasmic incorporation of a ribonucleic acid precursor in *Amoeba proteus*. J. Bioph. Bioch. Cytology, 3: 625—630.
- Plaut W., Rustad R. C., 1959. The incorporation of <sup>14</sup>C uracil and <sup>14</sup>C orotic acid into RNA in the cytoplasm of *Amoeba proteus*. Bioch. Bioph. Acta, 33: 59—64.
- Pleszkow B. P., Iwanko S., 1956. O lokalizacji syntezy białka w rastitelnoj kletke. Biochimia, 21: 496—498.
- Poux B., 1960. Variations de la répartition des ribonucléoprotéines dans l'apex d'un Blé de printemps (*Triticum vulgare* Vill.) au cours du développement. C. R. Ac. Sc., 250: 585—587.
- Prescott D. M., 1957. The nucleus and ribonucleic acid synthesis in *Amoeba*. Exptl. Cell Res., 12: 196—198.
- Prescott D. M., 1959. Nuclear synthesis of cytoplasmic ribonucleic acid in *Amoeba proteus*. J. Bioph. Bioch. Cytology, 6: 203—206.
- \*Prescott D. M., 1960 a. Nuclear function and nuclear-cytoplasmic interactions. Ann. Rev. Phys., 22: 17—44.
- Prescott D. M., 1960 b. The nuclear dependence of RNA synthesis in *Acanthamoeba* sp. Exptl. Cell Res., 19: 29—34.
- Prescott D. M., Kimball R. F., 1961. Relation between RNA, DNA and protein synthesis in the replicating nucleus of *Euplotes*. Proc. Natl. Ac. Sci., 47: 686—693.
- Rabinovitsch M., Plaut W., 1956. Cytochemical and autoradiographic studies on nuclear ribonucleic acid in *Amoeba proteus*. Expt. Cell. Res., 10: 120—124.
- Rich A., 1960. A hybrid helix containing both deoxyribose and ribose polynucleotides and its relation to the transfer of information between the nucleic acids. Proc. Natl. Ac. Sci., 46: 1044—1053.
- Richter G., 1958. Regeneration und RNS-Synthese bei der Einwirkung eines artfremden Zellkerns auf gealterte kernlose Zellteile von *Acetabularia mediterranea*. Naturwiss., 45: 629—630.
- Richter G., 1959. Die Auswirkungen der Zellkern-Entfernung auf die Synthese von Ribonukleinsäure und Cytoplasma-Proteinen bei *Acetabularia mediterranea*. Bioch. Bioph. Acta, 34: 407—419.
- Rodkiewicz B., 1959. The nucleolus structure in some plant cells. Exptl. Cell Res., 18: 407—410.
- Salganik R. J., 1958. Wkluczenie glicyna-1-<sup>14</sup>C w jądernyje białki kłetek żywnotnego organizmu w swiazii s niekatorymi wozdiejstwami na dezoksyrbonukleinowuju kislotu jader. Biochimia, 23: 377—381.
- Schildkraut C. L., Marmur J., Fresco J. R., Doty P., 1961. Formation and properties of polyribonucleotide-polydeoxyribonucleotide helical complex. J. Biol. Chem., 236: P22—P24.
- Schneider J. H., 1961. The relation of nuclear RNA to RNA of other subcellular fractions as studied *in vitro*. Bioch. Bioph. Acta, 47: 107—113.

- Schweiger H. G., Bremer H. J., 1960. Nachweis cytoplasmatischer Ribonukleinsäuresynthese in kernlose *Acetabularien*. Expt. Cell Res., 20: 617—618.
- Seed J., 1960. Inhibition of nucleic acid synthesis caused by X-irradiation of the nucleolus. Proc. Roy. Soc., B, 152: 387—396.
- Setterfield G., 1961. Structure and composition of plant cell organelles in relation to growth and development. Canad. J. Bot., 39: 469—489.
- Setterfield G., Neelin J. M., Neelin E. M., Bayley S. T., 1960. Studies on basic proteins from ribosomes of buds of pea seedlings. J. Molec. Biol., 2: 416—424.
- Siekievitz P., Palade G. E., 1959. Cytochemical study of the pancreas of the guinea pig. IV. Chemical and metabolic investigation of the ribonucleoproteic particles. J. Bioph. Bioch. Cytology, 5: 1—10.
- \*Sirlin J. L., 1960 a. The nucleolus problem. Nature (L), 186: 275—277.
- Sirlin J. L., 1960 b. Cell sites of RNA and protein synthesis in the salivary gland of *Smittia* (*Chironomideae*). Exptl. Cell Res., 19: 177—180.
- Sirlin J. L., Elsdale T. R., 1959. Rates of labelling of RNA and proteins in cell components of the amphibian myoblast. Exptl. Cell Res., 18: 268—281.
- Sirlin J. L., Kato K., Jones K. W. 1961. Synthesis of ribonucleic acid in the nucleolus. Bioch. Bioph. Acta, 48: 421—423.
- \*Sisakian N. M., 1961. Biochemičeskije funkcije kletocznych struktur. Usp. Sowr. Biol., 51: 129—152.
- Sisakian N. M., Filipowicz I. I., 1957. Sintez bielka w izolowanych strukturach rastitielnoj kletki. Biochimia, 22: 375—383.
- \*Sisakian N. M., Odincowa M. S., 1960. Nukleinowyje kisloty kletocznych struktur rastienij. Izv. A. N. S. S. S. R., Ser. biol., Nr 6, 817—850.
- Sisken J. E., Kinoshita R., 1961. Intranuclear incorporation of tritiated cytidine. Exptl. Cell Res., 24: 168—170.
- Smith K. C., Cordes E., Schweet R. S., 1959. Fractionation of transfer ribonucleic acid. Bioch. Bioph. Acta, 33: 286—287.
- Spirin A. S., Biełozierskij A. N., Szugajewa N. W., Waniuszyn B. F., 1957. Izuczenije widowoj specyficzności nukleinowych kislót u bakterij. Biochimia, 22: 744—753.
- Stolk A., 1961. Two types of ribonucleic protein in nucleus of intestinal carcinoma in the new *Triturus alpestris* following injection of herring sperm deoxyribonucleic acid. Experientia, 17: 254—255.
- Sutter R. P., Whitman S. L., Webster G., 1961. Cytoplasmic formation of the ribonucleic acid of ribosomes. Bioch. Bioph. Acta, 49: 233—235.
- Szarkowski J. W., Buttrose M. S., Mühletauer K., Frey-Wyssling A., 1960. Studies on the microsomal fraction of onion roots. J. Ultrastruct. Res., 4: 222—230.
- Szarkowski J. W., Gołaszewski T., 1961. RNS-Gehalt der Plastiden von grünen und etiolieren Pflanzen. Naturwiss., 48: 457.
- Taylor J. H., 1960. Nucleic acid synthesis in relation to the cell division cycle. Ann. N. Y. Ac. Sci., 90: 409—421.
- Tissières A., Schlessinger D., Gros F., 1960. Amino acid incorporation into proteins by *Escherichia coli* ribosomes. Proc. Natl. Ac. Sci., 46: 1450—1463.
- \*Towarnickij W. J., Tichonenko T. J., 1960. Infekcionnyje swojstwa nukleinowych kislót wirusow. Usp. Sowr. Biol., 49: 19—36.
- Ts'O P. O. P., Clifford S. S., 1959. The incorporation of leucine-<sup>14</sup>C into microsomal particles and other subcellular components of the pea epicotyls. J. Bioph. Bioch. Cytology, 5: 59—68.
- Ts'O P. O. P., Sato C. S., 1959. Synthesis of ribonucleic acid in plants. II. Phosphate <sup>32</sup>P incorporation into the ribonucleic acid of the pea epicotyls. Exptl. Cell Res., 17: 237—245.
- Ts'O P. O. P., Squires R., 1959. Quantitative isolation of intact RNA from microsomal particles of pea seedlings and rabbit reticulocytes. Feder. Proc., 18: 1, part 1: 341.
- Vanderhaeghe F., 1954. Les effets de l'énucléation sur la synthèse des protéines chez *Acetabularia mediterranea*. Bioch. Bioph. Acta, 15: 281—287.

- Vanderhaeghe F., 1957. Recherches sur le rôle du noyau dans les activités métaboliques de l'algue unicellulaire *Acetabularia mediterranea*. Thèse Doctorat, Université libre de Bruxelles.
- Volkin E., 1960. The function of RNA in T<sub>2</sub>—infected bacteria. Proc. Natl. Ac. Sci., 46: 1336—1349.
- Wallace H. C., 1960. Electron microscope studies of nuclear extrusions in pancreatic acinar cells of the rat. J. Bioph. Bioch. Cytology, 7: 345—352.
- Wang T. Y., 1961. Incorporation of <sup>14</sup>C amino acids into ribonucleoprotein fraction of isolated thymus cell nuclei. Bioch. Bioph. Acta, 49: 108—112.
- Webster G. C., 1959 a. Activation of amino acids and amides by cellfree preparations. Arch. Bioch. Bioph., 82: 125—134.
- Webster G. C., 1959 b. Protein synthesis by isolated protein particles. Arch. Bioch. Bioph., 85: 159—170.
- Webster G. C., 1960. Protein synthesis from amino acids with ribonucleic acid. Arch. Bioch. Bioph., 89: 53—58.
- Webster G. C., 1961. Isolation of an alanine-activating enzyme from pig liver. Bioch. Bioph. Acta, 49: 141—152.
- Weiss S. B., Nakamoto T., 1961. On the participation of DNA in RNA biosynthesis. Proc. Natl. Ac. Sci., 47: 694—697.
- Werz G., 1959. Weitere Untersuchungen zum Problem der Kernaktivität bei gesenkten Zellstoffwechsel. Planta, 52: 528—533.
- Werz G., Hämmerling J., 1959. Proteinsynthese in wachsenden und nicht wachsenden kernlosen Zellteilen von *Acetabularia*. Planta, 53: 145—161.
- Whaley W. G., Mollenhauer H. H., Kephart J. E., 1959. The endoplasmic reticulum and the Golgi structures in maize root cells. J. Bioph. Bioch. Cytology, 5: 501—506.
- Whaley W. G., Mollenhauer H. H., Kephart J. E., 1960. Some observations on the nuclear envelope. J. Bioph. Bioch. Cytology, 8: 233—245.
- Woese C. R., 1961. Composition of various ribonucleic acid fractions from micro-organisms of different deoxyribonucleic acid composition. Nature (L), 189: 920—921.
- Wollgiehn R., 1961. Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Nukleinsäure- und Eiweißstoffwechsel in grünen Blättern. Flora, 150: 117—127.
- Woodard J., Rasch E., Swift H., 1961. Nucleic acid and protein metabolism during the mitotic cycle in *Vicia faba*. J. Bioph. Bioch. Cytology, 9: 445—462.
- Woods P. S., 1959. RNA in nuclear-cytoplasmic interaction. Brookhaven Symp. Biol., 12: 153—174.
- Woods P. S., Taylor J. H., 1959. Studies on ribonucleic acid metabolism with tritium labelled cytidine. Lab. Invest., 8: 309—317.
- Yčas M., Vincent W. S., 1960. A ribonucleic acid fraction from yeast related in composition to deoxyribonucleic acid. Proc. Natl. Ac. Sci., 46: 804—811.
- Zalokar M., 1959. Nuclear origin of ribonucleic acid. Nature, (L), 183: 1330.
- Zalokar M., 1960 a. Sites of protein and ribonucleic acid synthesis in the cell. Exptl. Cell. Res., 19: 559—576.
- Zalokar M., 1960 b. Sites of ribonucleic acid and protein synthesis in *Drosophila*. Exptl. Cell Res., 19: 184—186.
- Zamecnik P. C., Stephenson M. L., Scott J. F., 1960. Partial purification of soluble RNA. Proc. Ac. Sci., 46: 811—822.
- Zbarsky I. B., Gieorgiew G. P., 1959. Nowyje dannye po frakcjonovanii kletocznych jader pieczeni krysy i chimizskomu sostawu jadernych struktur. Biochimia, 24: 192—199.