

JAN BADIAN

(z Instytutu Biol.-Botanicznego Uniw. J. K. we Lwowie.

O BUDOWIE CYTOLOGICZNEJ I CYKLU ROZWOJOWYM PROMIENIOWCÓW (*ACTINOMYCETES*).

(Über die zytologische Structur und den Entwicklungszyklus
der *Actinomyceten*).

(wplynęło 25.VI 1936).

Promieniowce były niejednokrotnie przedmiotem badań cytologicznych. Budowa ich wewnętrzna pozostaje mimo to nadal pod wieloma względami niejasna. Nierozstrzygnięta jest zwłaszcza sprawa, czy organizmy te posiadają jądra komórkowe nakszałt roślin wyższych, czy też wykazują organizację odmienną. Na korzyść pierwszej ewentualności opowiedział się przede wszystkim Neukirch (1902), według którego promieniowce zawierają w swem wnętrzu jądra w postaci małych ziarenek, rozmnażających się przez podział. Poglądom tym przeciwstawił się Gilbert (1904), któremu nie udało się zaobserwować ziarenek opisywanych przez Neukircha. Mimo krytyki Gilberta zdanie, że promieniowce posiadają jądra komórkowe, wyrażane było jeszcze niejednokrotnie. Drechsler (1919) uważa za jądra ziarenka stwierdzone we wnętrzu zarodników. Lieske (1921) stwierdza, że w nitkach promieniowców można niejednokrotnie wykryć przy pomocy błękitu metylenowego drobne ziarenka, odpowiadające obrazom opisywanym przez Neukircha, i wyraża przypuszczenie, że stanowić one mogą jądra komórkowe, lub twory odpowiadające im pod względem funkcji, — nie twierdząc tego jednak na pewno. Również Petit (1926) oraz Tempel (1930)

skłonni są przyjąć, że promieniowce posiadają jądra w postaci ziarenek. Bardziej stanowczo wyraża się Grigorakis (1931); uważa on, że promieniowce zawierają wyraźne jądro komórkowe i na tej podstawie zalicza je do grzybów. Również A. i R. Sartory, J. Meyer i M. Antonioli (1932) przyjmują istnienie jąder komórkowych u promieniowców. Autorowie ci opisują też zjawiska zapłodnienia. Mają one polegać na przechodzeniu jądra komórkowego z jednej nitki do drugiej i wytwarzaniu dwujądrowej komórki przetrwalnej; w czasie kiełkowania tej komórki oba jądra zlewać się mają w jedno. Wręcz odmiennego zdania są Rippel i Witter (1934). Wymienieni autorzy chcąc rozstrzygnąć sprawę jądra komórkowego zastosowali w swych badaniach reakcję Feulgena. Wobec negatywnego wyniku tej próby uważają promieniowce narówni z bakteriami za pozbawione jądra komórkowego.

Wobec takiej rozbieżności zdań ponowne rozpatrzenie sprawy wydaje się rzeczą usprawiedliwioną. Praca niniejsza poświęcona temu zagadnieniu nawiązuje w swych wynikach do dawniejszych badań autora (1930—1935). Obserwacje przeprowadzone na bakterjach i miksobakterjach wykazały, że substancja chromatynowa tych organizmów nie tworzy typowego jądra komórkowego, a jedynie jeden (u bakteryj i u miksobakterji *Myxococcus virescens*), lub dwa (u miksobakterji *Polyangium fuscum*) swobodnie w plazmie ułożone chromozomy w kształcie krótkich pałeczek, które w czasie podziału dzielą się podłużnie. Wykazano dalej, że u organizmów tych istnieje proces zapłodnienia autogamicznego, polegający na zlewaniu się ze sobą chromozomów parami w t. zw. chromozomy biwalentne, oraz zjawisko redukcji chromatyny, polegające na dwukrotnym podziale chromozomów biwalentnych i odrzucaniu pewnej ilości powstających w ten sposób chromozomów uniwalentnych. W rozwoju bakteryj jak i miksobakteryj wyróżnić można zatem dwie fazy: fazę haploidalną, trwającą od redukcji do autogamji, oraz fazę diploidalną, obejmującą okres od autogamji do redukcji chromatyny. — Obserwacje nad promieniowcami wykazują, że organizmy te posiadają budowę pod wieloma względami podobną.

Badania przeprowadzane były na pięciu szczepach promieniowców. Szczepy Nr. 1, 2 i 5 wyodrębnione zostały przez autora. Szczep Nr. 3 wyosobniony został z ziemi przez p. H.

Krzemienie wską, szczep Nr. 4 przez p. Dr. J. Ziemięcką. Za łaskawe użyczenie mi tych materiałów składam w tym miejscu wyrazy głębokiej wdzięczności.

WŁASNOŚCI POSZCZEGÓLNYCH SZCZEPÓW:

Szczep Nr. 1. Nitki vegetatywne długie, nitki napowietrzne nierozgałęzione, zarodniki walcowate, białe, tworzą się przez podział poprzeczny nitek napowietrznych. Na agarze z buljonem kolonie wydzielają brunatny barwik. Po szeregu przeszczepień szczep ten przestał wytwarzać zarodniki. Wyosobniony został z wody bagiennej.

Szczep Nr. 2. Nie wydziela barwika; kolonie szare; zarodniki białe, kuliste lub owalne. Nitki vegetatywne długie, nitki napowietrzne nierozgałęzione. Zarodniki powstają przez rozpad plazmy na części, z których każda otacza się nową błoną. Szczep ten pojawił się samorzutnie na płycie agarowej jako infekcja z powietrza.

Szczep Nr. 3. Nie wydziela barwika, kolonie szare, zarodniki bladoróżowe. Pod względem morfologicznym odpowiada szczepowi Nr. 2. Szczep ten został wyosobniony z ziemi przez p. H. Krzemienie wską.

Szczep Nr. 4. Na agarze z mannitem wydziela niebieski barwik. Zarodniki białe. Pod względem morfologicznym odpowiada szczepowi Nr. 2. Szczep ten został wyosobniony z ziemi przez p. Dr. J. Ziemięcką.

Szczep Nr. 5. Nie wydziela barwika, kolonie szare, zarodniki białe. Nitki vegetatywne długie, nitki napowietrzne nierozgałęzione. Kuliste zarodniki powstają pojedynczo jako boczne wypuklenia nitek napowietrznych. Jest to szczep termofilny wyosobniony w temperaturze 60° C z nawozu króliczego.

Promieniowce hodowano na agarze z buljonem w temperaturze pokojowej, oraz w termostacie w temperaturze około 30° C. W temperaturze tej rozwijał się również dobrze szczep termofilny Nr. 5. Szczep Nr. 3 hodowano na agarze z mannitem.

Celem sporządzania preparatów rozcierano materiał między szkiełkami nakrywkowymi, poczem utrwalano parą 1% kwasu osmowego; następnie barwiono płynem Giemzy, oraz różnicowano 1% roztworem eozyny, która na preparaty zabarwione płynem Giemzy działa odbarwiająco¹⁾. Nadto stosowano reakcję Feulgen'a w sposób wypróbowany na drożdżach przez p. Rochlin (1933); w tym celu utrwalano materiał parą kwasu octowego lodowatego, pozostawiano na przeciąg 1 godziny w alkoholu, następnie hydrolizowano przez 4—6 minut 1*n* kwasem solnym w temperaturze 60° C. Opłukiwano wodą, następnie barwiono kwasem fuksynowo-siarkowym, sporządzonym z fuksyny diamentowej, przez przeciąg kilku godzin, wreszcie opłukiwano trzykrotnie zmienianą wodą

¹⁾ O różnicowaniu eozyną v. Badian, Arch. f. Mikrobiol. 1933. 4.

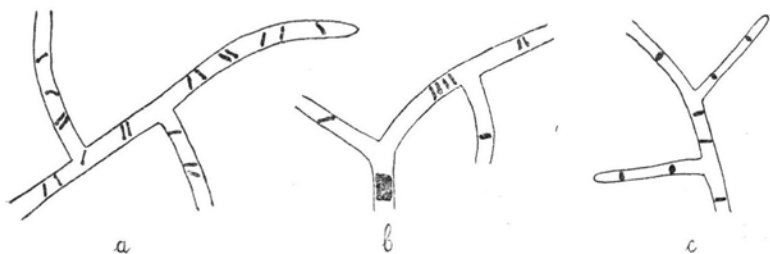
zawierającą bezwodnik siarkowy oraz wodą wodociągową. Próbę na wolutynę wykonywano przy pomocy błękitu metylenowego oraz 1% kwasu siarkowego. Obecności wolutyny nie stwierdzono w żadnym wypadku. Z materiałów zapasowych wykryto jedynie tłuszcz przy pomocy sudanu III, gromadzący się jednak tylko niekiedy i to w niewielkiej ilości.

Obserwacje preparatów uzyskanych temi metodami wykazały zupełne podobieństwo wszystkich szczepów pod względem cytologicznym. W niniejszem zestawieniu ograniczymy się zatem do szczegółowego przedstawienia budowy i rozwoju szczepu Nr. 2, który należy do form najczęściej spotykanych w naturze.

Obserwacje rozpoczęto od zbadania nitek wegetatywnych, rozprzestrzeniających się po powierzchni agaru lub wrastających wgłąb pożywki. Na preparatach barwionych Giemzą i różnicowanych eozyną, widoczne są w obrębie nitek liczne czerwone pałeczki o zgrubiałych, często zaokrąglonych końcach, ustawione poprzecznie lub skośnie (Ryc. 37 a, tab. I, fot. 1). Na preparatach barwionych metodą Feulgena pałeczki te występują wyraźnie jako paski barwy czerwono-fioletowej, o podobnej postaci i ułożeniu. Nie są one zatem jakimiś nieokreślonymi bliżej pałeczkami czy ziarenkami, jak przypuszcza Geitler (1935)¹⁾, lecz stanowią niewątpliwie substancję chromatynową promieniowców. Postacią i wielkością przypominają one zupełnie chromozomy bakterij i miksobakterij. W nitkach młodych, szybko rosnących z brzeżnych części kolonii pałeczki te występują licznie, przenikają też do bocznych odgałęzień nitek. Ułożenie ich bywa przytem dość równomierne. W wielu miejscach jednak widoczne są pałeczki ułożone parami, niekiedy w tak małym od siebie odstępie, że granica między niemi się zaciera. Są to objawy rozmnażania się pałeczek chromatynowych, które podobnie jak u bakterij dokonywa się drogą podłużnego podziału. Przypuszczenie, że pałeczki te stanowią swobodnie w plazmie ułożone chromozomy, znajduje w tem pełne potwierdzenie. Nitki starsze, a więc pochodzące ze środkowych części kolonij, lub nitki słabo rosnące z kolonij starych wykazują często obraz nieco odmienny: ilość chromozomów bywa naogół mniejsza, odstępy między niemi

¹⁾ L. Geitler, Fortschritte der Botanik f. d. Jahr. 1934.

nierówne. Często zjawiskiem są wydłużone, prostokątne skupienia chromatynowe. (Ryc. 37, b, fot. 2). Przy dalszem różnicowaniu skupienia te rozpadają się na cztery tuż przy sobie ułożone chromozomy. Powstają one przez dwukrotny podział jednej pałeczki chromatynowej, któremu—niewątpliwie na skutek zahamowania rozwoju tych nitek—nie towarzyszy rozsiewanie się powstałych z podziału chromozomów potomnych. Mniej wyraźny obraz przedstawiają boczne odgałęzienia nitek o nieznacznej często szerokości. W odgałęzieniach tych występują często skupienia chromatynowe kuliste, lub owalne, nie wykazujące zatem kształtu pałeczek (Ryc. 37, c, fot. 3). Porównanie z szerszymi nieco nitkami głównymi każe przypuszczać, że mamy tu do czynienia z poprzecznie ułożonymi chromozomami o formie typowej, które jednak z powodu nieznacznej szerokości niteczek bocznych zginają się łukowato, przedstawiając tem samem obraz pozornie niezróżnicowanego, owalnego skupienia.



Ryc. 37.

Actinomyces. Nitki wegetatywne.
Vegetative Fäden.

Obserwacje poczynione nad nitkami wegetatywnymi wykazały zatem, że promieniowce zawierają w swem wnętrzu pałeczkowate chromozomy. Nie pozwalają one jednak ze względu na brak ścian poprzecznych orzec, jaka jest zasadnicza liczba chromozomów tych organizmów. Zezwalają na to dopiero preparaty z zarodnikami promieniowców. Wykazują one, że w każdym zarodniku zawarta jest jedna poprzecznie, lub częściej podłużnie ułożona pałeczka chromatynowa, dająca się uwidocznąć zarówno przy pomocy płynu Giemzy (Ryc. 39, j, fot. 13 i 14), jak też przy pomocy reakcji Feulgena, która w zastosowaniu do zarodników, jak i nitek napowietrznych, wytwa-

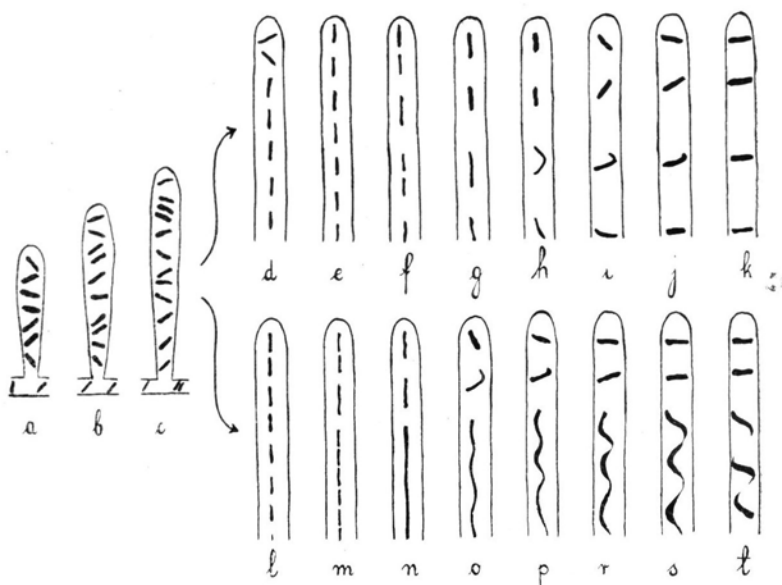
rzających zarodniki, daje dzięki większej szerokości tych tworów wyniki jeszcze wyraźniejsze niż w nitkach wegetatywnych. Podobnie jak zarodniki bakteryj, zarodniki promieniowców zawierają zatem jeden tylko chromozom. A ponieważ każdy zarodnik może dać początek całej kolonii, przeto tę liczbę uważać należy za zasadniczą. Każda nitka wegetatywna odpowiada zatem potencjalnie tylu komórkom, ile zawiera w swem wnętrzu chromozomów.

Powyższe obserwacje stwierdzają wyraźnie, że promieniowce posiadają budowę zbliżoną do bakteryj, — posiadają bowiem zamiast jąder swobodnie w plazmie ułożone chromozomy tej samej postaci i w tej samej zasadniczo występujące ilości. Pozostaje do rozstrzygnięcia zagadnienie, jakim przemianom cytologicznym ulegają promieniowce w ciągu swego rozwoju. Celem uzyskania odpowiedzi na to pytanie przeprowadzano szczegółowe obserwacje nad sposobem tworzenia się zarodników, oraz nad ich kiełkowaniem.

Zarodniki promieniowców są, jak wiadomo, wytworem nitek swobodnie wznoszących się w powietrze z ponad powierzchni kolonii. Nitki wyrastające z jednej kolonii nie wszystkie są jednakowego wieku. U szczepu Nr. 2. pojawiają się one zwykle najszybciej na brzegu kolonii, następnie zaś kolejno wyrastają nowe, coraz bliżej środka, ułożone często w koncentryczne pierścienie. Rozwój tych nitek badano w jednogodzinnych odstępach czasu od chwili ich pojawienia się, aż do wytworzenia zarodników. W tym celu upatrywano chwilę pojawienia się nitek w pewnej części kolonii i z materiału pobieranego z danej części, czy strefy kolonii sporządzano serje preparatów w wymienionych odstępach czasu. Takie postępowanie jest konieczne celem uzyskania pełni obrazu przemian cytologicznych w obrębie nitek zarodnikujących. Dorywcze obserwacje, lub chociażby zwiększenie odstępów czasu, w których preparaty są sporządzane, mogą spowodować przeoczenie niektórych krótkotrwałych, a jednak doniosłych faz rozwojowych i doprowadzić do wniosków zupełnie mylnych.

Nitki, wytwarzające zarodniki, tworzą się jako boczne odgałęzienia nitek rosnących poziomo, są jednak od nich nieco szersze. Już we wczesnem stadium rozwojowem we wnętrzu tych odgałęzień widoczne są liczne chromozomy. Są one w nitce ułożone poprzecznie, małe zaś odstępy między nimi

i częste ułożenie parami wskazują na szybko po sobie następujące podziały (Ryc. 38, a—c, fot. 4). Podziały te następują przez czas dłuższy; towarzyszy temu wzrost nitki na długość. W okresie późniejszym podziały zwolna ustają, chromozomy zaś ułożone dotąd poprzecznie przechodzą drogą obrotu o 90°



Ryc. 38.

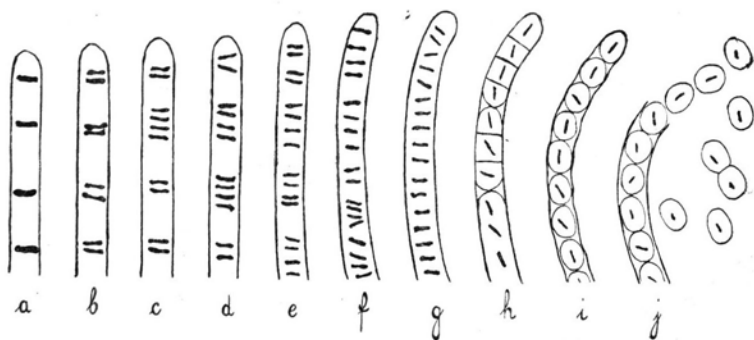
Actinomyces. Autogamja.
Autogamie.

w położenie podłużne (Ryc. 38, d, e, fot. 5). Stadjum to jest nader charakterystyczne. Podłużne ułożenie chromosomów trwa bowiem niedługo, nie zaznaczając się ani na poprzednich, ani na dalszych preparatach, sporządzonych z tej samej strefy kolonii. Na preparatach jednak w odpowiedniej chwili sporządzonych zjawisko to występuje masowo, stanowiąc tem samem ściśle określoną fazę w rozwoju promieniowców. O znaczeniu tych przemian wnosić można na podstawie dalszych losów substancji chromatynowej. Chromozomy, ułożone podłużnie, są zrazu rozmieszczone równomiernie, tj. w równych od siebie odstępach. Wkrótce jednak układ ten doznaje zaburzenia: chromozomy bowiem poczynają zsuwać się ku sobie parami, aż do zetknięcia się końcami. W tej zatem fazie odstęp między nimi nie są równe: małe między chro-

chromozomami zdążającymi ku sobie, duże między chromozomami, które zdążają w przeciwne strony. Po zupełnem zsunięciu się par chromozomów i zetknięciu się ich ze sobą, obie pałeczki chromatynowe zlewają się w jednolitą nić (Ryc. 38, f, g, fot. 6, 7). Nić ta zrazu dwukrotnie dłuższa od pojedynczego chromozomu ulega następnie stopniowo skróceniu i zgrubieniu i przybiera wkońcu normalną postać chromozomu. Chromozom ten przez obrót o 90° przechodzi w położenie poprzeczne (Ryc. 38, h — k, fot. 7). Niekiedy się zdarza, że obrót ten zaczyna się jeszcze przed ostatecznem skróceniem się nici chromatynowej. Przybiera ona wówczas przejściowo postać łukowatą, przy postępującem jednak dalej skracaniu się przyjmuje rychło postać prostej pałeczki (Ryc. 38, h, i). Jest rzeczą znamioną, że zjawiska podobne do wyżej opisanych zachodzą również u bakterij i miksobakterij. I u tych bowiem organizmów chromozomy w komórkach układają się w ściśle określonej fazie rozwojowej podłużnie, zlewając się następnie ze sobą parami. We wszystkich tych wypadkach mamy zatem przed sobą zjawiska jednakowe. Podobnie zatem jak u bakterij i miksobakterij uznać należy i u promieniowców zlewanie się chromozomów ze sobą za rodzaj prymitywnego zapłodnienia, a mianowicie za autogamię, chromozomy zaś powstałe ze zlania się dwóch pałeczek chromatynowych za biwalentne. Ich pojawienie się stanowi początek diploidalnej fazy w rozwoju promieniowców.

Nie zawsze jednak przebieg autogamji jest tak prosty. U promieniowców istnieje bowiem jeszcze druga jej postać, — u bakterij niespotykana. Pojawienie się jej u promienic pozostaje jednak niewątpliwie w związku z brakiem przegród komórkowych u tych organizmów. Często bowiem zdarza się, że chromozomy zsuwają się ku sobie nie parami, lecz w większej ilości. Na skutek ich zespolenia powstaje wówczas jedna nić chromatynowa, wielokrotnie dłuższa, niż nici powstające z zespolenia się dwóch chromozomów. (Ryc. 38, l — n, fot. 8 — 10). Oba rodzaje zlewania się chromozomów występują często tuż obok siebie, w jednej i tej samej nitce napowietrznej (Ryc. 38, m, n, fot. 8 i 9). Świadczy to wyraźnie o jednakowym charakterze obu rodzajów zjawisk. Wskazują też na to dalsze losy długiej nici chromatynowej. Nić ta bowiem, zrazu prosta, poczyną rychło przybierać kształt nie-

regularnie falisty. Równocześnie jedne odcinki nici poczynają grubieć, inne stają się stopniowo cieńsze, przechodząc w cieniutkie niteczki (Ryc. 38, o—s, fot. 11). W dalszym ciągu przemian odcinki grube skracają się stopniowo, ulegając zaś obrotowi, zdążają do zajęcia położenia poprzecznego; cieniutkie niteczki łączące je ulegają wskutek tego rozciągnięciu. W okresie końcowym cienkie części nici rozrywają się zupełnie, odosobnione zaś w ten sposób, łukowato zgięte odcinki grube przekształcają się ostatecznie w paleczki o postaci chromozomów, ułożonych poprzecznie (Ryc. 38, t). Na podstawie analogji z autogamją o przebiegu prostym przyjąć należy, że po chwilowem zlaniu się większej ilości chromozomów samemi tylko końcami, następuje w obrębie tak powstałej długiej nici ściślejsze zespolenie się par chromozomów ze sobą w chromozomy biwalentne, z których każdy skraca się oddzielnie, zmierzając do przyjęcia postaci typowej chromozomu, oraz zajęcia położenia poprzecznego. Skracaniu się chromozomów biwalentnych towarzyszy stopniowe oddzielanie się ich od chromozomów sąsiednich. Miejsca graniczne zostają wskutek tego wyciągnięte w cieniutkie niteczki, urywające się z czasem.



Ryc. 39.

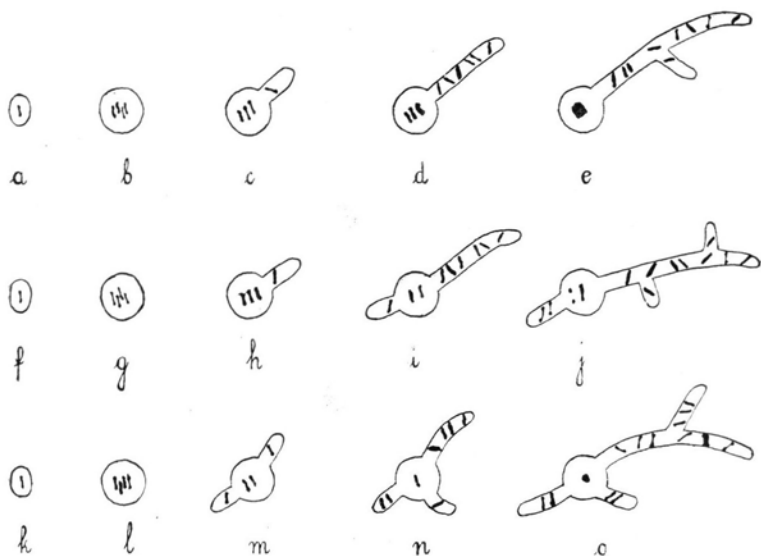
Actinomyces (szczep Nr. 2). Tworzenie zarodników.
Sporenbildung bei Stamm Nr. 2.

Po ukończeniu autogamji nitki napowietrzne zawierają w swem wnętrzu liczne chromozomy biwalentne, ułożone poprzecznie w nierównych często odstępach. Chromozomy te poczynają się z kolei dzielić w szybkim tempie, wskutek czego zamiast pojedynczych chromozomów pojawiają się rychło.

chromozomy ułożone parami i czwórkami, -- przy równoczesnym wzroście na długość nitek zarodnikujących. (Ryc. 39, a—g). Podziałom tym towarzyszy coraz bardziej równomierne rozmieszczenie chromozomów potomnych. W okresie końcowym podziały zwolna ustają, zawartość zaś nitek zaczyna się rozpadać na zarodniki. Tworzenie zarodników postępuje zwykle od szczytu nitki ku jej nasadzie. Odbywa się zaś ono w ten sposób, że zawartość komórki rozpada się na odcinki zawierające po jednym chromozomie. Te odcinki plazmatyczne przybierają z kolei postać owalną i otaczają się nową błoną komórkową (Ryc. 39, h—j, fot. 12, 13), następnie błona nitki zarodnikującej niszczeje, uwolnione zaś zarodniki wysypują się. Niekiedy tworzenie zarodników następuje w ten sposób, że plazma dzieli się zrazu nie na poszczególne zarodniki, lecz na większe odcinki, które wtórnie rozpadają się na tyle zarodników, ile zawierają chromozomów (Ryc. 39, h). W obrębie owalnego zarodnika chromozom układa się zwykle podłużnie. Niekiedy zdarza się, że chromozomy przechodzą w położenie podłużne już w okresie, w którym rozpad nitki zaledwie się zaczyna. Powstaje wówczas przejściowo obraz przypominający ułożenie chromozomów w początkowej fazie autogamji, któremu nie towarzyszą jednak zjawiska zlewania się chromozomów (fot. 12, 13).

Zarodniki promieniowców przeszczepione do buljonu kiełkują w przeciągu kilku godzin. Śledząc w odstępach półgodzinnych rozwój tych zjawisk, nietrudno uchwycić poszczególne fazy procesu. W okresie początkowym kiełkowania zarodnik powiększa znacznie swą objętość, przyjmując przytem w miejsce kształtu owalnego postać kulistą. Następnie wyrastają zeń przez wypuklenie błony od jednej do trzech nitek, które rozrastają i rozgałęziają się szybko, dając tem samem początek nowej kolonji. O ile z zarodnika wyrasta więcej niż jedna nitka, wówczas pojawienie się ich nie bywa zazwyczaj synchroniczne. — Kiełkowaniu zarodników towarzyszą nader charakterystyczne zjawiska cytologiczne. W okresie początkowym kiełkowania, w którym zarodnik zwiększa swą objętość, chromozom pierwotnie w jego wnętrzu zawarty dzieli się dwukrotnie. (Ryc. 40, b, g, l). W miejsce jednego chromozomu powstają zatem cztery, zrazu blisko przy sobie skupione; z tych czterech chromozomów do każdej nitki wegeta-

tywnej przechodzi tylko jeden, reszta zaś pozostaje w obrębie zarodnika. Jeżeli zatem z zarodnika wyrasta tylko jedna nitka wówczas w jego wnętrzu pozostają trzy chromozomy. (Ryc. 40, c, d). Jeżeli wyrastają dwie nitki (Ryc. 40, i, j, fot. 16),



Ryc. 40.

Kielkowanie zarodników.
Sporenkeimung.

wówczas każda z nich otrzymuje po jednym chromozomie, w obrębie zarodnika pozostają dwa inne. Jeżeli z zarodnika wyrastają trzy nitki, w zarodniku samym pozostaje jeden tylko chromozom (Ryc. 40, n). Chromozomy przenikające do nitek poczynają szybko się dzielić, każdy z nich daje przeto początek licznym chromozomom potomnym, które w miarę wzrostu kolonii przenikają do wszystkich odgałęzień nici wegetatywnych. Chromozomy pozostałe w obrębie zarodnika nie ulegają dalszym podziałom. Bywają one widoczne przez czas dłuższy nawet wówczas, gdy wyrastające z zarodnika nitki osiągną już duże rozmiary. W okresie późniejszym tracą one jednak pierwotną, pałeczkowatą postać chromozomu i tworzą ziarniste skupienie chromatynowe zwolna zanikające (Ryc. 40, e, j, o, fot. 15, 17, 18). Dla oceny tych zjawisk ważną jest rzeczą zarówno dwukrotny podział chromozomu w obrębie zarod-

nika, jak i fakt odrzucania pewnej ilości chromatyny. Jasne jest bowiem, że pozostające w obrębie zarodnika i degenerujące tam zwolna chromozomy nie biorą udziału w dalszym rozwoju nitek wegetatywnych, opanowanych zupełnie przez potomstwo chromozomów, przenikających do nich w chwili kiełkowania. Zarówno ten podział dwukrotny, jak i odrzucanie części chromatyny przypominają żywo przebieg redukcji chromatyny u miksobakteryj i bakteryj. Przyjąć zatem należy, że w obrębie kiełkującego zarodnika promieniowca odbywa się redukcja substancji chromatynowej. Polega ona na podziale biwalentnego, gdyż pochodzącego z autogamji, chromozomu zarodnika na cztery chromozomy uniwalentne, z których tylko część zostaje zużyta, podczas gdy inne degenerują. Ilość chromozomów uniwalentnych biorących udział w dalszym rozwoju organizmu jest zmienna, — zależy ona bowiem od ilości nitek wegetatywnych wyrastających z zarodnika. Niezależnie jednak od sposobu kiełkowania każda z tych nitek zawiera w swem wnętrzu chromozomy pochodzące od jednego tylko z uniwalentnych chromozomów powstałych w okresie redukcji.

Kiełkowanie zarodników i tworzenie chromozomów uniwalentnych stanowi zatem początek fazy haploidalnej w rozwoju promieniowców. Obejmuje ona cały rozwój wegetatywny, znajduje zaś swój kres w autogamji. Zlewanie się chromozomów uniwalentnych w chromozomy biwalentne w okresie, poprzedzającym tworzenie zarodników, stanowi początek fazy diploidalnej, kończącej się redukcją substancji chromatynowej w chwili kiełkowania.

Rozwój promieniowców przebiega zatem w sposób przypominający zupełnie cykl rozwojowy bakteryj. Świadczy to wyraźnie o bliskiem pokrewieństwie obu tych grup roślinnych. Zaznaczyć jednak należy, że, mimo tego zasadniczego podobieństwa, w ustosunkowaniu faz haplo- i diploidalnych u bakteryj i promieniowców zachodzi znamienna różnica. U bakteryj bowiem redukcja chromatyny wyprzedza tworzenie zarodników, zarodnik jako taki należy już do fazy haploidalnej. U promieniowców natomiast redukcja dokonywa się dopiero w chwili kiełkowania, czyli że zarodnik należy jeszcze do fazy diploidalnej. Zarodniki promieniowców nie odpowiadają zatem pod względem cytologicznym zarodnikom bak-

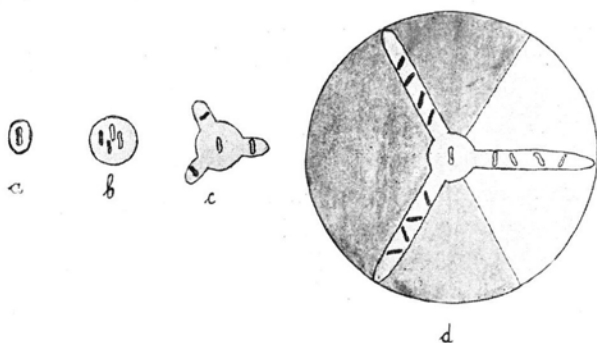
teryj. Odpowiednikiem tych ostatnich, oraz komórek, które biorą z nich początek, są natomiast haploidalne nitki wegetatywne wyrastające z zarodników w chwili kiełkowania.

Znajomość procesów cytologicznych dokonywujących się w ciągu rozwoju promieniowców rzuca pewne światło na niektóre zjawiska tak częstego u tych organizmów powstawania nowych ras. Wśród zjawisk tych najbardziej osobliwym wydaje się powstanie t. zw. „sektorów” opisane przez Lieskego, — a zatem pojawianie się w obrębie kolonii wycinków o odmiennych od reszty kolonii własnościach morfologicznych i fizjologicznych. Zjawiska te nie należą do częstych. Podczas dwuletniej pracy nad cytologią promieniowców, w czasie której obok szczepów opisanych na wstępie hodowano kilka innych, zaobserwowano zaledwie kilkakrotnie w obrębie kolonii wycinki niewykazujące zarodników.

Na uwagę zasługuje wypadek zobrazowany przez fot. Nr. 19. Przedstawia ona starą kolonję promieniowca o barwie brunatnej z koncentrycznymi prążkami i z wycinkiem u góry o jaśniejszej barwie i odmiennym prążkowaniu. Wycinek ten nie wytwarzał zarodników, nie wykazywał też na obwodzie guzkowatych zgrubień, przypominających kolonje wtórne bakterij, widocznych w innych częściach kolonji. Z kolonji tej wykonano szereg przeszczepień. W pokoleniu drugim zarówno kolonje, wywodzące się z ciemnych części kolonji macierzystej, jak i z wycinka jasnego wykazywały barwę jednakową, a mianowicie jasno szarą; również guzki na brzegu kolonji nie pojawiły się więcej. Podczas gdy jednak kolonje wywodzące się z miejsc ciemnych tworzyły zarodniki, niezależnie, czy powstały z zarodników, czy też z przeniesionych na nową pożywkę nitek wegetatywnych, — kolonje wywodzące się z wycinka jasnego zarodników w dalszym ciągu nie tworzyły.

Zjawiska tworzenia wycinków są znamienne szczególnie dlatego, że według Lieskego obserwować się dają na szczepach bezwzględnie czystych, a więc pochodzących od jednego tylko zarodnika. Kolonje z sektorami nie mogą zatem w tych wypadkach stanowić kultury mieszanej dwóch szczepów. Według Lieskego pojawianie się wycinków przypomina nieco rozszczepianie mendelistyczne (Lieske 1923 str. 186); autor ten podkreśla jednak, że nie ma danych, któreby pozwalały przy-

puszczać, że szczep uzyskany z jednego zarodnika, nie jest jednolity pod względem genetycznym, wyraża też przypuszczenie, że pojawianie się nowych właściwości dziedzicznych nie jest u promieniowców związane z jakimkolwiek zjawiskami płciowości (Str. 192). W świetle danych cytologicznych sprawa przedstawiałaby się odmiennie. Powyżej wykazano,



Ryc. 41.

Schemat przedstawiający sposób powstawania u promieniowców kolonii z wyinkami o odmiennych właściwościach.

Ein Schema, das die Entstehungsweise der Sektoren versinnbildlicht.

że u promieniowców istnieją zjawiska zapłodnienia, a także zjawiska redukcji. Analogja między tworzeniem sektorów, a zjawiskami mendelistycznymi nie musi się zatem ograniczać do cech czysto zewnętrznych; może ona polegać na istotnym podobieństwie. Biwalentny bowiem chromosom zarodnika nie musi zawsze stanowić materiału zupełnie jednolitego pod względem genetycznym. Wskutek różnic w składzie chromosomów, zlewających się w chwili autogamji, może on być heterozygotyczny ze względu na pewną cechę. Dokonywująca się w okresie kielkowania redukcja chromatyny może wówczas stanowić czynnik powodujący powstawanie sektorów. Jeżeli bowiem chromosom zarodnika jest heterozygotyczny, wówczas w okresie redukcji dwa chromosomy otrzymać muszą jeden, dwa zaś inne drugi z pary genów allelomorficznych (Ryc. 41, a, b). O ile zatem z zarodnika takiego wyrosną trzy nitki wegetatywne, wówczas dwie z nich powinnyby zawierać chromosomy jednakowe, trzecia zaś chromosom o składzie odmiennym. (Ryc. 41, c). W miarę rozrastania się nitek

w kolonję strefa utworzona przez rozgałęzienia tej trzeciej nitki wyróżniać się będzie jako wycinek o odmiennym wyglądzie (Ryc. 41, d).

Z powyższego wyводу nie wynika wcale, jakoby tworzenie wycinków dokonywało się istotnie w opisany sposób. Wykazuje on jednak wyraźnie, że istnienie zjawisk mendelitycznych u promieniowców jest z punktu widzenia cytologii rzeczą zupełnie możliwą.

W związku z powyższem nasuwa się jeszcze jedna uwaga. Stwierdzono, że u miksobakteryj, bakteryj i promieniowców redukcja chromatyny połączona jest zawsze z degeneracją pewnej jej części. Zjawisko to nie ogranicza się jednak do organizmów najniższych. U roślin nasiennych poprzedza ono wytworzenie woreczka zalążkowego (degeneracja trzech komórek, a wraz z niemi trzech jąder powstałych w okresie redukcji); u Metazoa ma ono miejsce w czasie owogenezy (tworzenie ciałek kierunkowych); występuje też ono u pierwotniaków np. u *Paramaecium aurelium* w okresie konjugacji. Tak powszechne występowanie tego zjawiska każe przypuszczać, że odrzucanie pewnej części chromatyny, towarzyszące redukcji, ma jakieś określone znaczenie, wykraczające poza sam fakt redukcji. Wydaje się rzeczą prawdopodobną, że stanowi ono mechanizm, umożliwiający usuwanie pewnych chromozomów, a zatem i genów z dalszego udziału w rozwoju organizmu.

LITERATURA.

- Badian J. Acta Soc. Bot. Polon. Vol. 7. 1930, V. 10. 1933, V. 12. 1935.
 Arch. f. Mikrobiol. 4. 1933. Kosmos B 60. 1935.
 Drechsler Ch. Botanical Gaz. 67. 1919.
 Gilbert. Zeitschr. f. Hyg. 47. 1904.
 Grigorakis L. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris. 193. 1931.
 Lieske R. Morphologie u. Biologie der Strahlenpilze (*Actinomyces*). Leipzig, 1921. — Handbuch f. Pflanzen-Anatom. II. Abt. I. Teil. 1922
 Bakterien u. Strahlenpilze.
 Neukirch. Über Strahlenpilze (*Actinomyces*) Strassburg 1902.
 Petit A. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, 182. 1926.
 Rippel A. u. P. Witter. Arch. f. Mikrobiol. 5. 1934.
 Rochlin F. Centrbl. f. Bakt. II. Abt. 88. 1933.
 A. et R. Sartory, J. Meyer et M. Antonioli. Comp. rend. de l'Acad. d. Sciences, Paris. 194. 1932. Bakterien u. Strahlenpilze.
 Tempel E. Arch. f. Mikrobiol. 2. 1931.

ZUSAMMENFASSUNG.

Fünf *Actinomyces*-Stämme wurden zytologisch untersucht.

Charakteristik der Stämme: Stamm Nr. 1. scheidet einen braunen Farbstoff aus; Sporen weiss, zylindrisch, entstehen durch Querteilung der Lufthyphen. — Stamm Nr. 2: keine Farbstoffbildung; Kolonien grau, die Sporen kreideweiss, rundlich; sie entstehen durch Zerfall des Protoplasmas in kurze Abschnitte, die sich mit neuer Membran umgeben. — Stamm Nr. 3. Keine Farbstoffausscheidung. Sporen hell-rosa; sonst wie Stamm Nr. 2. — Stamm Nr. 4. scheidet auf Mannit-Agar einen blauen Farbstoff aus; Sporen weiss, rundlich; ihre Bildung erfolgt wie bei Stamm Nr. 2. — Stamm Nr. 5. ist thermophil; keine Farbstoffbildung. Die weissen Sporen entstehen einzeln als seitliche Ausstülpungen der Lufthyphen. Alle vier Stämme sind saprophytisch, langfädig, volutinfrei; Fettbildung gering; die Lufthyphen sind unverzweigt. „Vierhyphensporen“ Lieske's wurden nicht bemerkt.

Mikroskopische Technik: Die Deckglaspräparate wurden 1—2 Minuten lang mit Osmiumsäuredämpfen (1% Lösung) fixiert, mit Giemsa-Lösung gefärbt, sodann mit 1% Eosin-Lösung differenziert¹⁾. Ausserdem kam die Feulgensche Nucleal-Färbung zur Anwendung in der von Rochlin an Saccharomyceten erprobten Weise. Die Präparate wurden also mit Eisessigsäuredämpfen fixiert, eine Stunde im 96% Alkohol belassen, 4—8 Minuten lang bei 60° C mit *n*-HCL behandelt, mit Wasser abgespült, mit fuchsinschweflicher Säure (aus Diamantfuchsin dargestellt) mehrere Stunden gefärbt und zuerst mit SO₂-haltigem, dann mit Leitungswasser ausgewaschen.

Ergebnisse: Die Stämme Nr. 1—5 stimmen, was ihre Struktur und ihren Entwicklungszyklus anbetrifft, miteinander vollkommen überein. Die nachstehende Schilderung, die den Entwicklungsgang ins Einzelne verfolgt, bezieht sich auf Stamm Nr. 2., der zu den in der Natur weitverbreiteten Formen gehört. Sowohl vegetative und sporogene Fäden, wie auch fertige Sporen weisen in ihrem Innern nach Giemsa-Färbung und nach der Differenzierung mit Eosin grellrote, quer, schräg,

¹⁾ Näheres über Differenzierung mit Eosin bei Giemsa-Färbung s. Badian. Arch f. Mikrobiol. 4. 1933.

oder längsliegende Stäbchen auf (Text-Fig. 37—39, Tafel I, Mikrophot. 1, 4, 12, 13). Diese sind an ihren Enden oft kugelig verdickt. Bei fortschreitendem Einwirken des Eosins verlieren zuerst die Mittelstücke der Stäbchen ihre Farbe, so dass nur die Endkörnchen übrigbleiben, dann werden auch diese entfärbt, — ein Beweis, dass das Eosin hier lediglich als Differenzierungsmittel nicht aber als Farbstoff wirksam ist. Die Stäbchen ergeben eine positive Nuklealreaktion. Diese pflegt in Sporen und sporogenen Fäden der grösseren Breite dieser Gebilde wegen am deutlichsten zu Tage zu treten. Kontrollpräparate ohne Hydrolyse blieben farblos. Die an den Präparaten sichtbaren Gebilde stellen demnach nicht „irgendwelche Körnchen“ dar, wie Geitler¹⁾ annehmen möchte, sondern sie bestehen zweifelsohne aus Chromatinsubstanz. Sie stellen indessen keine Kerne dar, entsprechen vielmehr ihrer Form nach den vom Verfasser beschriebenen²⁾, frei im Plasma liegenden Chromosomen der Bakterien und Myxobakterien und vermehren sich wie diese durch Längsteilung. Vegetative, rasch wachsende Fäden enthalten solche Chromatinstäbchen in grosser Anzahl. Die quer-, oder schrägliegenden Chromosomen sind dabei gleichmässig über die ganze Länge des Fadens verteilt. An vielen Stellen sind Teilungsstadien zu bemerken (Text-Fig. 37 a. Tafel I. Mikrophot. 1). Fäden, die das Wachstum eingestellt haben, enthalten eine geringere Zahl von Chromosomen. Diese liegen dabei oft, da sie nach den Teilungen langsam auseinanderrücken, zu viereen nebeneinander und erscheinen oft als eine längliche Chromatinansammlung, die erst bei weiterem Differenzieren in einzelne Chromosomen zerfällt (Text-Fig. 37 b, Tafel I, Mikrophot. 2). In Fäden von sehr geringer Breite sind die Chromosomen bogenförmig gekrümmt. Bei ungenügender Differenzierung erscheinen sie dann oft als rundliche Chromatinkörnchen (Text-Fig. 37 c. Mikrophot. 3).

Um die Zahl der Chromosomen zu ermitteln die als die grundsätzliche zu gelten hat, wurden, da die vegetativen Fäden der Querwände ermangeln, Sporen untersucht. Sie enthalten, ähnlich wie die Sporen der Bakterien, nur je ein

1) L. Geitler, Fortschritte der Botanik f. d. Jahr 1934.

2) s. Literatur.

einziges Chromosom, das eine positive Nuklealreaktion ergibt. Da eine *Actinomyces*-Spore als eine Zelle gelten darf, so ist anzunehmen, dass ein jeder vegetative Faden soviel Zellen entspricht, wie viel Chromosomen er aufzuweisen hat.

Um den Entwicklungsgang der Strahlenpilze verfolgen zu können, wurde Sporenbildung und Sporenkeimung eingehend untersucht. Die sporenbildenden Lufthyphen entstehen als seitliche Abzweigungen der vegetativen Fäden. In ihrer ersten Entwicklungszeit finden in ihnen zahlreiche Chromosomenteilungen statt. (Text-Fig. 38. a—c. Mikrophot. 4). Nachdem der Faden in die Länge gewachsen ist und die Teilungen nachgelassen haben, drehen sich die Chromosomen um 90° und nehmen die Längslage ein (Text-Fig. 38. d, e, Mikrophot. 5). Sie beginnen sodann mit ihren Enden paarweise zu einheitlichen Chromatinfäden zu verschmelzen, die immer kürzer und dicker werden, schliesslich die Gestalt von Chromosomen annehmen und nach einer Drehung um 90° wiederum quer zu liegen kommen (Text-Fig. 38. f—k, Mikrophot. 6, 7). Beginnt die Drehung, bevor die Kürzung des Fadens genug vorgeschritten ist, so erscheint der Chromatinfaden vorübergehend bogenförmig gekrümmt (Fig. 38. h, Mikrophot. 7). Die durch Verschmelzung zweier Chromatin-Stäbchen entstehenden Chromosomen sind als bivalent zu bezeichnen, der Vorgang selbst ist als Autogamie zu deuten. Sie entspricht vollkommen der autogamischen Befruchtung, wie sie vom Verfasser bei *Bakterien* und *Myxobakterien* festgestellt wurde (Badian 1930—1935).

Der Verlauf der Autogamie bei *Actinomyceten* gestaltet sich aber nicht immer in solch einfacher Weise. Es kommt oft vor, dass die Chromosomen nicht paarweise, sondern in grösserer Zahl miteinander verschmelzen. Es entsteht dann ein sehr langer Chromatinfaden, der anfangs gerade ist, später wellig gebogen wird, und schliesslich in bogenförmige Abschnitte zerfällt, die sich in Chromosomen umgestalten (Fig. 38. l—t, Mikrophot. 8—11). Es ist anzunehmen, dass, nachdem sich die Chromosomen mit ihren Enden zu einem langen Faden vereinigt haben, sich im Bereiche dieses Fadens eine innigere Verschmelzung je zweier Chromosomen vollzieht. Die Abschnitte, die je solch einem Chromosomenpaar entsprechen, wandeln sich langsam in bivalente Chro-

mosomen um und lösen sich voneinander los. Die Verbindungsstellen werden dabei zu dünnen Fäden ausgezogen, die schliesslich reissen (Fig. 38, s, t, Mikrophot. 11). Beide Formen der Autogamie kommen oft nebeneinander in ein und derselben Lufthyphe vor (Fig. 38. m, n, Mikrophot. 8 u. 9). Es ist noch zu bemerken, dass die Autogamie eine zeitlich streng begrenzte Erscheinung ist, die leicht übersehen werden kann. Sie ist sicher dann zu erfassen, falls Serien von Präparaten vorliegen, die in kurzen, (etwa einstündigen), Zeitabschnitten verfertigt wurden.

Ist die Autogamie zu Ende, so setzen vom neuen Chromosomenteilungen ein, die bis zur Sporenbildung andauern (Fig. 39. a—g). Die Sporenbildung erfolgt derartig, dass das Plasma in kurze Abschnitte zerfällt, die je ein Chromosom enthalten. (Fig. 39. h, j, Mikrophot. 12—14). Fertige Sporen werden durch Zerfall der Membran des Mutterfadens frei.

In frische Nährlösung gebracht keimen die Sporen im Verlaufe von einigen Stunden. Zu Beginn der Keimung wird das Volumen der Spore stark vergrössert, später brechen aus ihr 1—3 Keimschläuche hervor, die zu vegetativen Fäden auswachsen. Das Chromosom der Spore teilt sich dabei in vier Tochterchromosomen (Text-Fig. 40. b, g, l). Von diesen erhält ein jeder Keimschlauch nur ein einziges Chromosom, das sich bald zu teilen anfängt, und dem alle Chromosomen des entsprechenden Fadens entstammen. Die übrigen Chromosomen bleiben in der Spore zurück, wo sie bald ihre ursprüngliche Gestalt verlieren, zu einem Chromatinklumpen werden und langsam degenerieren (Mikrophot. 15—18). Je nachdem ein, zwei, oder drei Keimschläuche gebildet werden, fallen drei (Text-Fig. 40. a—e), zwei (Text-Fig. 40. f—j), oder nur ein Chromosom (Text-Fig. 40. k—o) der Degeneration anheim. Der Verlauf dieser Erscheinungen erinnert an die Chromatinreduktion bei *Bakterien* und *Myxobakterien*, wo auch nacheinander zwei Teilungen der Chromosomen stattfinden, von den Tochterchromosomen aber nur ein Teil in den weiteren Entwicklungsgang des Organismus einbezogen wird (Badian l. c.). Es ist also anzunehmen, dass auch bei der Keimung der *Actinomyces*-Sporen sich eine Chromatinreduktion vollzieht, der zufolge das bivalente Chromosom der Spore in vier univalente Chromosomen zerfällt, von denen ein Teil unverbraucht zurück-

bleibt. Die Keimschläuche, die nur je ein haploides Chromosom enthalten, stellen somit den Anfang der haploiden Phase im Entwicklungszyklus der *Actinomyceten* dar, die bis zur Autogamie andauert. Mit letzterer setzt die diploide Phase ein, die in der Chromatinreduktion ihr Ende findet. Die *Actinomyceten* stimmen somit sowohl ihrer Struktur, als auch ihrem Entwicklungszyklus nach mit den *Bakterien* überein, was auch in systematischer Hinsicht von Bedeutung sein dürfte. Es ist aber zu bemerken, dass bei den *Bakterien* die Chromatinreduktion vor der Sporenbildung erfolgt, die Spore somit bereits der haploiden Phase angehört, bei *Actinomyces* aber erst während der Sporenkeimung, weshalb die Spore selbst noch zur diploiden Phase zu zählen ist. Die Spore der *Bakterien* ist somit der *Actinomyces*-Spore nicht homolog. Sie entspricht in zytologischem Sinne dem Keimschlauche der *Actinomyceten*.

Im Anschluss an die zytologischen Befunde wird über einen Fall von Sektorenbildung berichtet (Phot. 19), und zugleich der Versuch gemacht, die Entstehungsweise solcher Kolonien, die nach Lieske sich aus einer Spore entwickeln können, zu erklären. Die Sektorenbildung erinnert nach Lieske „etwas an eine Mendelsche Spaltung“, (Lieske, 1921. S. 186) obwohl „keinerlei Beobachtungen vorliegen, die darauf hinweisen, dass bei Strahlenpilzen das aus einer einzelnen Zelle gewonnene Material nicht erblich einheitlich ist.“ (S. 192). Zytologische Erscheinungen, wie sie oben beschrieben wurden, machen es nun wahrscheinlich, dass Sektorenbildung und Mendelsche Spaltung wirklich verwandt sind. Da das Chromosom der Spore bivalent ist und zwei univalenten entspricht, die sich autogamisch vereinigt haben, so muss es nicht unbedingt immer homozygotisch sein. Ist es aber heterozygotisch, so werden während der Chromatinreduktion zwei Chromosomen das eine, die zwei anderen aber das andere Gen von einem Allelomorphenpaar erhalten (Fig. 41. a, b). Wachsen nun aus solch einer Spore drei Keimschläuche hervor, so müssen zwei von ihnen gleichartige Chromosomen enthalten und darum erbgleich sein, der dritte wird aber ein im genetischen Sinne abweichendes Chromosom aufweisen. (Text-Fig. 40. c). Wachsen nun die Keimschläuche zu einer

Kolonie aus, so wird die Zone, die aus Verzweigungen dieses dritten Fadens besteht, sich als ein Sektor mit abweichenden Eigenschaften hervorheben (Fig. 41. d). Dieser Erklärungsversuch wird nicht als These hingestellt, es soll nur gezeigt werden, dass mendelistische Erscheinungen bei *Actinomyces* vom zytologischen Gesichtspunkte aus durchaus möglich sind.

Es wird auch darauf hingewiesen, dass das Abstossen eines Teiles der Chromatinsubstanz bei der Chromatinreduktion sich nicht auf *Myxobakterien*, *Bakterien* und *Actinomyces* beschränkt, sondern eine weitverbreitete Erscheinung ist (die Degeneration dreier haploiden Zellen vor der Embryosackbildung bei Samenpflanzen, Bildung von Richtungskörperchen bei den *Metazoa*, Verlauf der Konjugation bei *Paramecium aurelium*). Es wird die Ansicht ausgesprochen, dass diese Vorgänge einen Mechanismus darstellen, der das Abstossen gewisser Gene ermöglicht, die von dem weiteren Entwicklungsgange des Organismus ausgeschlossen werden sollen.

*Aus dem Biologisch-Botanischen Institut
der Jan Kazimierz Universität (Lwów).*

OBJAŚNIENIE FOTOGRAFII.

Tabl. I.

Powiększenie fot. 1 — 18 = 2000. Preparaty barwione płynem Giemzy, różnicowane eozyną.

1. *Actinomyces*, szczep. Nr. 2. Nitki wegetatywne młode z chromozomami. v. Ryc. 37. a.
2. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Nitki wegetatywne starsze, chromozomy ułożone czwórkami. v. Ryc. 37. b.
3. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Cienkie nitki wegetatywne. v. Ryc. 1. c.
4. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Młoda nitka napowietrzna z licznymi chromozomami. v. Ryc. 38. c.
5. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Nitka napowietrzna bezpośrednio przed autogamją. v. Ryc. 38. e, l.
- 6 i 7. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Autogamja; zlewianie się chromozomów parami. v. Ryc. 38. g—i.
- 8 — 10. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Autogamja; zlewianie się chromozomów w długie nici chromatynowe. v. Ryc. 38. m, n.
11. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Autogamja; rozpad nitki chromatynowej na chromozomy bivalentne. v. Ryc. 38. p—s.
12. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Nitka napowietrzna bezpośrednio przed podziałem na zarodniki. v. Ryc. 39. h, i.

13. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Tworzenie zarodników. v. Ryc. 39. i, j.
14. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Zarodniki. v. Ryc. 39. j.
- 15 — 18. *Actinomyces*, szczep Nr. 2. Kielkowanie zarodników. W obrębie zarodników odrzucona chromatyna. v. Ryc. 40. d, e, i, j.
19. Kolonia promieniowca z wycinkiem o odmiennych właściwościach. Bliższe objaśnienie w tekście. Wielkość naturalna.

ERKLÄRUNG DER PHOTOGRAPHIEN.

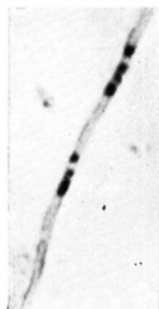
Tafel I.

Die Mikrophotographien 1—18 beziehen sich auf *Actinomyces*, Stamm Nr. 2. Giemsa-Färbung und nachfolgende Differenzierung mit Eosin. — Vergrösserung ca 2000 $\times$.

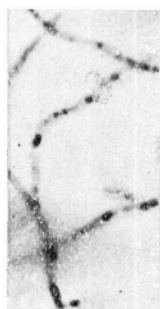
1. Vegetativer Faden mit Chromosomen. v. Text-Fig. 37. a.
2. Vegetativer Faden-, Chromosomen zu vieren angeordnet v. Text-Fig. 37 b.
3. Vegetativer Faden v. Text-Fig. 37. c.
4. Eine junge Lufthyphe mit zahlreichen Chromosomen. v. Text-Fig. 38. c.
5. Eine Lufthyphe unmittelbar vor Autogamie. v. Text-Fig. 38. e.
- 6 u. 7. Autogamie. Die Chromosomen fliessen paarweise zu Chromatinfäden zusammen. v. Text-Fig. 38. f, g, h, i.
8. Autogamie. Die Chromosomen fliessen zu langen Fäden zusammen. v. Text-Fig. 38. m. n.
9. Autogamie. Die Chromosomen fliessen oben paarweise, unter in grösserer Anzahl zu Chromatinfäden zusammen. v. Text-Fig. 38. m. n.
10. Autogamie: Lufthyphe mit zwei langen Chromatinfäden v. Text-Fig. 38 n, o.
11. Autogamie: Zerfall des Chromatinfadens in bivalente Chromosomen. v. Text-Fig. 38. p—t.
12. Eine Lufthyphe kurz vor Sporenbildung. v. Text-Fig. 39. h.
13. Lufthyphe in Sporenbildung begriffen. v. Text-Fig. 39. i, j.
14. Sporen, v. Text-Fig. 39. j.
- 15—18. Sporenkeimung. In der Spore zurückgebliebenes Chromatin. Text-Fig. 40. d, e, i, j.
19. Sektorenbildung bei einem *Actinomyces*-Stamm. Nat. Grösse. Kolonie braun, konzentrisch, gestreift, mit knopfartigen Erhebungen am Rande und weissen Sporen; oben ein Sektor, heller gefärbt, anders gestreift, sporenlos. Nach Überimpfung war der Farbenunterschied nicht zu bemerken, die Sporenlosigkeit blieb erhalten.



1



2



3



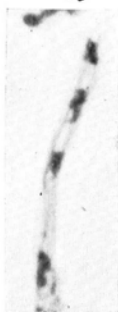
4



5



6



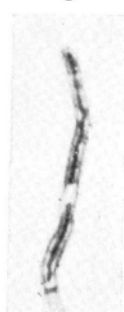
7



8



9



10



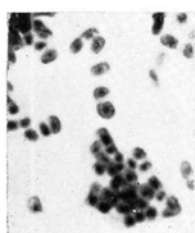
11



12



13



14



15



16



17



18



19