Obserwacje nad strukturą wrzeciona i nie zanikającymi jąderkami

Observations on spindle structure and persisting nucleoli

A. BAJER

(Wpłynęło dn. 10. VII. 1952 r.)

Obserwacje wrzeciona w metakinezie, metafazie i anafazie na materiale utrwalonym przy użyciu kontrastu fazowego, a także na żywych obiektach roślinnych, gdzie jest to możliwe (Wada 1950, Bajer i Molè-Bajer 1952), zdają się wskazywać, że struktura wrzeciona jest inna w metakinezie, niż w metafazie. Na zmiany we wrzecionie między metakinezą, a późną metafazą może rzucić pewne światło zachowanie się jąderka w przypadkach, gdy nie zanika ono w profazie, ale jest widoczne podczas całego podziału (Yamaha i Sinoto 1925, Zirkle 1928, Schaede 1929 a, b, Frew i Bowen 1929). U różnych obiektów można znaleźć różny % nie zanikających jąderek, co jest także zależne od temperatury, przy czym % takich jąderek w temperaturach wyższych jest mniejszy, niż w niższych (Ehrenberg 1946).

Zachowanie się nie zanikających w czasie podziału jąderek nie jest dotychczas zupełnie zrozumiałe i w tej pracy autor był głównie zainteresowany dwoma problemami:

1. strukturą wrzeciona w metakinezie i jej zmianami w metafazie,
2. mechanizmem eliminacji jąderek.

Materiał i metody

Jako materiału z nie zanikającymi jąderkami użyto: *Lupinus luteus*, *Canna indica*, *Ricinus communis*, *Cucumis sativus* i *Zea Mays*. Do porównania zaś: *Agrostemma githago*, *Plantago lanceolata*, *Tinantia fugax*, *Tradescantia virginica*, *Triticum vulgare* (preparaty użyte w poprzedniej pracy — Bajer 1951) i *Haemanthus Katharinae*. Utrwalono przy pomocy płynu Nawshina i Flemming-Benda. Barwiono różnymi metodami (fiolet gencjanowy wg. Newtona, hemaktosylina

Heidenheina, reakcja *F e u l g e i n a*) albo nie barwiono w ogóle i preparaty były obserwowane w różnych ośrodkach (powietrze, alkohol metylowy, woda, ksylen, balsam kanadyjski i inne).

Używano kontrastu fazowego (mikroskop *L u m i p a n Z e i s s'a*) i mikroskopu polaryzacyjnego.

O b s e r w a c j e

Największy % jąderek, które przetrwały do telofazy znaleziono u *Lupinus* (około 70%) i *Canna* (około 45%), u innych zaś obiektów tylko kilka % i to nie zanikających zazwyczaj tylko do metafazy. U wszystkich badanych roślin z przetrwającymi jąderkami chromozomy są małe (kilka μ) i nie utrudniają obserwacji jąderek.

Obserwacje były przeprowadzone głównie na *Lupinus* i *Canna*; są one w zgodzie z obserwacjami na innych obiektach.

W kontraście fazowym po reakcji *F e u l g e n a*, albo na preparatach nie barwionych widać, że jąderka nie mają struktury jednorodnej lecz składają się z dwóch substancji, z których jedna tworzy silnie świecące kulki (Ryc. 6, 7). Dzięki temu nawet małe cząstki jąderka mogą być bez trudu zauważone i to zarówno, gdy leżą poza grupą chromosomów, jak i gdy są przez nie otoczone. Jąderko ma wygląd typowego koarwatu (*F r e y - W y s s l i n g* 1948), co wysunął *E h r e n b e r g* (1946) na podstawie obserwacji u *Salix*. Taka struktura utrzymuje się podczas całego podziału, z tym, że jąderko zmniejsza się mniej lub więcej.

U *Lupinus* i *Canna* jąderko jest duże, w profazie zajmuje zazwyczaj centralną część jądra i jest otoczone przez chromozomy ze wszystkich stron. O ile jąderko znajduje się na peryferii jądra (rzadki wypadek) może się zdarzyć że przy tworzeniu się wrzeciona dostaje się ono na czepki biegunowe i podczas ich wzrostu jest pchane na bieguny.

Metakineza rozpoczyna się, gdy wrzeciono jest już dobrze wykształcone. W większości wypadków jąderko znajduje się w metakinezie w środku grupy chromosomów i w wyniku tworzenia płytki metafazowej jest często przewężane i ściskane; wtedy jego 2 części wystają po obu stronach płytki. W wielu jednak wypadkach prawie całe jąderko znajduje się po jednej stronie płytki.

Wrzeciono przed metakinezą i w metakinezie ma kształt cygarowaty. W metafazie wczesnej staje się szersze, bieguny są często bardzo trudne do stwierdzenia i samo wrzeciono nie jest nigdy ostro zakończone. Bieguny i granice wrzeciona w metakinezie odgraniczają się wyraźnie od cytoplazmy, natomiast w metafazie granic takich w ogóle nie widać. Jest jednak prawdopodobne, że całe wrzeciono jest otoczone błoną o charakterze błony na granicy faz, która jest niszczona przy utrwalaniu. Taką błonę widać często *in vivo* (*W a d a* 1950, *B a j e r* i *M o*

Ryc. 1—11. *Lupinus luteus*, różne stadia eliminacji jąderki; 1 — 5 i 8 — 11 fiolet gencyjowy, 6 — 7 reakcja Feulgena.
Textfigs. 1—11. *Lupinus luteus*, different stages of nucleoli elimination, 1—3, 8—9, 11 dumb-bell shaped nucleoli; 1—5 and 8—11 gentian violet, 6—7 Feulgen reaction

lè - B a j e r 1952). Przebieg włókien wrzeciona w metakinezie i w metafazie wczesnej i późnej jest prawdopodobnie inny. Przed metakinezą włókna zdają się być bardzo liczne i cienkie i trudno jest odróżnić poszczególne włókna, natomiast w metafazie poszczególne włókna są dobrze widoczne. Przy użyciu kontrastu fazowego wyglądają one inaczej, niż w zwyczajnym mikroskopie, a mianowicie nie mają one struktury jednorodnej, ale każde włókno składa się jak gdyby z małych paciorków lub wrzecionek, w niektórych wypadkach bardzo regularnych. U *Haemanthus* takie „paciorki“ są silniej dwójłomne niż reszta wrzecion. W metakinezie włókna są ułożone zbieżnie do bieguna lub równolegle do długiej osi wrzeciona. Nie udało się stwierdzić w metakinezie żadnego związku między przebiegiem włókien, a liczbą lub wielkością chromosomów, podczas gdy w metafazie związek taki istnieje i w wypadku małych i licznych chromosomów wrzeciono jest elipsoidem, małych i nielicznych jest zazwyczaj ostro zakończone, podobnie w wypadku dużych i nielicznych; w tym ostatnim wypadku włókna zbiegają się zazwyczaj na biegunach. Poza tym niektóre obserwacje in vivo (B a j e r 1953 nie publ.) zdają się wskazywać, że następuje zmiana w ułożeniu włókien między wczesną a późną metafazą.

Zmiany we wrzecionie od końca metakinezy są zapewne dość szybkie i trudno jest je prześledzić, jednak ich wynik widać w pierwszych stadiach metafazy. W metafazie wyraźnie zwiększa się długość włókien wrzeciona, co nie jest jednak jednoznaczne z długością wrzeciona. Włókna są najlepiej widoczne przy płytce, mają często różną długość i w wielu wypadkach granica dokąd włókna są wykształcone jest dobrze widoczna (Ryc. 9, 11, 13).

Normalnie nie jest łatwo odróżnić na preparatach trwałych metafazę wczesną od późnej. Umożliwiają to obserwacje nad eliminacją jąderka, gdy nie zanika ono w profazie. Nie zanikające jąderko przy tworzeniu się płytki metafazowej bardzo często ją przewierca (Ryc. 4). Części jąderka po obu stronach płytki mają zazwyczaj różną wielkość i wtedy po jednej stronie płytki znajduje się większa część jąderka wykształcona w formie wyrostka, czy narośli skierowanej do bieguna, zawsze równolegle do długiej osi wrzeciona. W czasie metafazy w większości wypadków jąderka wędrują na jeden lub dwa bieguny. Eliminacja jąderek w metafazie jest całkowita lub prawie całkowita i wtedy są one połączone z płytką (z częścią jąderka po drugiej stronie płytki) przy pomocy cienkiej nici (Ryc. 13, 14, 16, 17). Niecałkowita eliminacja następuje wtedy, gdy jąderko silnie zazębia się z chromosomami, otacza niejako kilka chromosomów z kilku stron, co widać szczególnie wyraźnie na preparatach z niezabarwionymi jąderkami w kontraście fazowym. Na podstawie położenia i kształtu jąderka można odróżnić wczesną od późnej metafazy.

Ryc. 12—20. Całkowita i niecałkowita eliminacja jąderek. Jąderka połączone z płytką przy pomocy nici wyraźnie widoczne na Ryc. 16 — 17. Długość włókien wrzeciona wyraźnie widoczna. Fiolet genecjanowy.

Textfigs. 12—20. *Lupinus luteus*. Complete and incomplete elimination of nucleoli. Nucleoli in last case connected with plate by thread, distinctly visible. Textfigs. 16-17. Note the length of spindle fibers. Gentian violet.

Wielkość jąderek jest różna w różnych komórkach. We wczesnej metafazie (Ryc. 1, 2, 3) jąderko wystaje poza płytkę i tworzy krótkie narośla, które są po jednej lub dwóch stronach płytki naprzeciw siebie lub nie, zazwyczaj jednak poszczególne części jąderka są ze sobą połączone. O ile jest kilka jąderek w postaci wyrostków, wędrują one często niesynchronicznie na bieguny i jest to zależne od sposobu ich połączenia z płytką metafazową. Po eliminacji jedna część może być już poza biegunami wrzecion², a druga może jeszcze tkwić w płytce (Ryc. 11, 12, 18, 22). W wypadku małej stosunkowo ilości chromosomów (*Canna*, *Zea*) jąderko jest często przesuwane na bok wrzecion², nie zaś do bieguna (Ryc. 27). Takie wypadki są obserwowane czasem i u *Lupinus* (Ryc. 19), ale o wiele rzadziej. Z reguły jednak eliminacja jąderka następuje prawie zawsze prostopadłe do płytki. Są tu 3 możliwości: 1. Jąderko jest odrzu-

Ryc. 21—27. Różne stadia eliminacji jąderka. 21, 22, 24, *Lupinus luteus*, 23 *Cucumis sativus*, 25, 26 *Canna indica*, 27 *Zea Mays*. Fiolet gencjanowy.

Textfigs. 21—27. Different stages of nucleoli elimination. 21, 22, 24, *Lupinus luteus*, 23 *Cucumis sativus*, 25 — 26 *Canna indica*, 27 *Zea Mays*. Gentian violet.

cane od płytki i od razu jako kulka rozpoczyna wędrówkę do bieguna; odbywa się to przeważnie w wypadku małych jąderek (wczesne stadia Ryc. 10, 23, późne Ryc. 15, 20, 21, 24, 25). W późnych stadiach jąderko znajduje się na granicy włókien, albo nieco dalej. 2. Jąderko jest na większej płaszczyźnie związane z płytką (otacza częściowo chromozomy). Eliminacja jąderek w tym wypadku wskazuje, że siła powodująca odrywanie się jąderek od płytki metafazowej działa w kierunku od płaszczyzny płytki. We wczesnych stadiach (ryc. 2, 9, 11, 26) widać, że jąderko jest odpychane, tworzą się w nim szczeliny coraz to wyraźniejsze i jąderko przybiera kształt dzwonu. Następnie połączenia z płytką są rozrywane całkowicie lub częściowo i kształt jąderka stopniowo się zmienia (Ryc. 8, 12). Silnie zagięte jąderka, ale połączone jeszcze częściowo z płytką (Ryc. 5, 14), powstają często w ten sposób. 3. Jąderka są duże i są silnie z płytką połączone, ale na małej przestrzeni. Przy eliminacji przybierają one kształt kropli, zaokrąglonej po stronie bieguna do którego są skierowane. Przykłady na Ryc. 5, 9, 16, 19, 22, 27. Połączenie w postaci nitki może pozostać jeszcze w anafazie (Ryc. 22).

Część jąderka, która zostaje w płycie, jest w anafazie przenoszona do bieguna przez jedną lub dwie grupy chromosomów. O ile jąderko nie jest transportowane przez grupy chromosomów, nie zmienia swojego położenia w czasie całej anafazy. W telofazie jąderko nie jest zazwyczaj włączane do jąder potomnych, ale tworzy się *de novo*. Jąderka są następnie resorbowane przez cytoplazmę; proces ten jest powolny i często można zauważyć w profazie jąderka eliminowane w poprzednim podziale.

D y s k u s j a

Obserwacje morfologicznych i fizycznych zmian we wrzecionie zdają się wskazywać, że między metakinezą a metafazą, albo jeszcze prawdopodobniej w metafazie następuje przebudowa struktury wrzeciona. Wrzeciono u *Lupinus*, a podobnie i na innym materiale między późną profazą a metafazą, zmienia kształt z cygarowatego do bardziej elipsoidalnego. W metakinezie na materiale utrwalonym bieguny wrzeciona są zazwyczaj widoczne i włókna liczne, w metafazie granice wrzeciona są niewidoczne, a włókna stosunkowo mniej liczne. U *Lupinus* używając wszystkich udoskonaleń w mikroskopie polaryzacyjnym, podawanych przez S w a n n a i M i t c h i s o n a (1950) nie udało się stwierdzić dwójłomności w metakinezie a bardzo słabą w metafazie, u *Haemanthus* bardzo słabą w metakinezie a stosunkowo silną w metafazie. S w a n n (1951) stwierdził na żywym materiale, że we wrzecionie między późną profazą a metafazą następuje silne zwiększenie się dwójłomności wrzeciona w czasie nie dłuższym jak 6 min. P f e i f f e r (1950) wykazał, że na początku metafazy następuje silne zwiększenie współczynnika załama-

nia całego aparatu podziałowego. Te fakty zdają się także wskazywać, że albo na początku metafazy, albo na końcu metakinezy, następuje przebudowa submikroskopowej struktury wrzeciona. Wydaje się prawdopodobne, że są to zmiany wewnątrz włókien wrzeciona i prawdopodobnie w sposobie ich ułożenia we wrzecionie i wynikiem tych zmian jest eliminacja jąderka.

Dotychczas eliminacja jąderka była tłumaczona przez prądy wewnątrz wrzeciona (Schaede 1929, a, b, Frew i Bowen 1929, Zirkle 1929). Jednak istnienia prądów we wrzecionie nie udało się dotychczas wykazać, zaś obserwacje nad ruchem Browna we wrzecionie (Bělař 1929, Becker 1938, Bajer 1953) nie wskazują aby w ogóle istniały we wrzecionie jakiegokolwiek prądy. Schaede (1929) początkowo nie był zdecydowany, czy eliminacja jąderka jest wynikiem działania prądów, czy też jąderka są „wyciskane“ z wrzeciona. Na podstawie taktoidowej hipotezy struktury wrzeciona (Östergren 1949, 1950) jest zrozumiałe, że jąderka będą wydalone z wrzeciona i będą przyjmować kształt kropli. Jednak wydaje się, że kształt wklęsłego dzwonu jest

Ryc. 28. Długość wrzeciona w metakinezie (MK), i odległość między końcami włókien u *Lupinus luteus* wrzeciona w metafazie (MPH), anafazie (A) i telofazie (T). I, II, III, wczesne, średnie i późne stadium. Jedna kropka oznacza jeden pomiar. Objasnienia w tekście.

Textfigs. 28. Spindle length (only MK) and distance between the ends of spindle fibers in different stages of mitosis (MPH, A, T) in *Lupinus luteus*. MK — metakinesis, MPH — metaphase, T — telophase, I, II, III early, middle and late stage. One point — one measurement. Explanation in text.

trudno wytłumaczyć na podstawie tej hipotezy, o ile w ogóle jest to możliwe. Jąderka o kształcie dzwonu wskazują, że siła powodująca ich ruch w kierunku prostopadłym do płytki metafazowej działa głównie, o ile nie wyłącznie od płytki metafazowej. Czynnikiem, który to powoduje jest prawdopodobnie wydłużanie się włókien (Ryc. 28). Włókna wrzeciona mogą nie tylko ciągnąć, ale i pchać chromozomy, mogą się więc nie tylko skracać, ale i wydłużać, na co słusznie wskazuje S c h r a d e r (1951) i najlepszym może tego przykładem jest *Mecistorhinus* i *Brachystetus* przez niego opisany (S c h r a d e r 1947). Eliminacja jąderka o kształcie kropki także może być wytłumaczona działaniem włókien, ponieważ bardzo często włókna kończą się właśnie pod jąderkiem, co sugeruje, że jest przez nie wypychane. Jest jednak prawdopodobne, że odgrywa tu pewną rolę działanie podobne jak w taktoidzie, może ono być jednak dodatkowym czynnikiem. Ten czynnik działa zapewne najsilniej w końcowych stadiach eliminacji jąderka, gdy jest ono odsuwane poza powierzchnię wrzeciona (Ryc. 19, 21, 25), przy czym współdziała tu także napięcie powierzchniowe. Działania takiego należy oczekiwać ponieważ struktura i konsystencja wrzeciona jest inna niż cytoplazmy i najprawdopodobniej wrzeciono jest odgraniczone od cytoplazmy wyraźną błoną (W a d a 1950).

Wypychaniem przez włókna można prawdopodobnie wytłumaczyć niektóre zaburzenia w mejozie, a mianowicie pewne typy eliminacji uniwalentów, tzn., gdy w metafazie niewielka liczba uniwalentów jest wyrzucana na boki lub bieguny wrzeciona. Wypadki takie były obserwowane u *Cochlearia Tatrae* (B a j e r 1951). Naturalnie jednak nieregularny ruch i położenie uniwalentów jest w większości wypadków wynikiem działania siły ciągnącej (włókna) i jest bardzo dobrze wytłumaczone przez Ö s t e r g r e n a teorią koorientacji przez ciągnięcie (Ö s t e r g r e n 1951).

Obserwacje w kontraście fazowym zdają się wskazywać, że włókna chromozomowe nie mają struktury jednorodnej, jak jest ogólnie przyjęte. Mimo, że nie udało się stwierdzić, że widoczne włókna są przypięte do chromozomów, ponieważ przy małych chromozomach *Lupinus* jest to bardzo trudne, liczba włókien widoczna z profilu wrzeciona jest podobna do liczby chromozomów na brzegu płytki, co wskazuje że widoczne włókna są włóknami chromozowymi. Nie jest wiadomym czy paciorkowata struktura włókien jest artefaktem na skutek utrwalenia, ponieważ jest jednak bardzo regularna i została stwierdzona także na innym materiale to wydaje się prawdopodobne, że jeżeli jest nawet artefaktem na skutek utrwalenia, to jest to tylko podkreślenie istniejących struktur.

S t r e s z c z e n i e

Przy pomocy kontrastu fazowego i mikroskopu polaryzacyjnego obserwowano na barwionych i niebarwionych preparatach wrzeciono i eliminację jąderek u roślin, u których jąderka nie zanikają w czasie podziału. Eliminacja jąderek umożliwia odróżnienie późnej od wczesnej metafazy i zdaje się wskazywać, że:

1. istnieje przebudowa struktury wrzeciona między metakinezą, a końcem metafazy,
2. czynnikiem powodującym eliminację jąderka nie są prądy we wrzecionie, ale wypychanie jąderek przez wzrastające na długość włókna wrzeciona.

SUMMARY

Observations of behaviour of persisting nucleoli can throw some light on changes occurring inside the spindle during mitosis. Plants with persisting nucleoli have been described by several authors (Yamaha and Sinoto 1925, Zirkle 1928, Schaeede 1929 a, b, Frew and Bowen 1929 and others). In different plants different percentages of persisting nucleoli are found and are correlated with temperature (Ehrenberg 1926). Only Ehrenberg (1946) among all those who investigated persisting nucleoli was interested in the spindle structure.

During his work the author of this paper was mainly interested in: 1. Spindle structure in metakinesis and metaphase, 2. mechanism of nucleoli elimination.

As material with persisting nucleoli root tips of the following plants were used: *Lupinus luteus*, *Canna indica*, *Ricinus communis*, *Cucumis sativus*, *Zea Mays* and for comparison: *Agrostemma githago*, *Plantago lanceolata*, *Tinantia fugax*, *Allium cepa*, *Triticum vulgare* (slides used in my previous work — Bajer 1951) and also *Haemanthus Katharinae*. As fixatives Navašin's and Flemming-Benda's fluids were used. Slides stained or unstained mounted in different mediums were observed in phase contrast and polarizing microscope.

Persisting nucleoli are visible in approximately 70% and 45% of dividing cells of *Lupinus* and *Canna* respectively. In the remaining material such nucleoli were found only in a small percentage. Most of the observations were made on *Lupinus* and *Canna* and the results are fully confirmed by those obtained on the other plants. It must be stressed that not much can be added to what the above mentioned authors have already published about the behaviour of persisting nucleoli. An unstained nucleolus (unstained slides or Feulgen reaction) in phase con-

trast has no uniform structure, though it can be seen that it is composed of two substances of which one forms strong refracting granules, while other envelopes them (Textfigs. 6—7, Table 1, Figs. 2, 1). This structure seems to indicate that the nucleolus is of a coacervate nature (cf. F r e y - W y s s l i n g 1948), which was suggested by E h r e n b e r g (1946). This structure of the nucleolus is visible during all the course of mitosis. In phase contrast due to the strong refraction of the granules even very small particles of nucleoli may easily be discerned both outside and inside the chromosome group. If in the polar cap formation stage, nucleoli are on the outskirts of the nucleus, they can be showed on the polar caps and be pushed to the poles. Such cases were rarely observed.

In metakinesis the nucleolus does not usually change its position and is in most cases inside the chromosome group, while after the metaphase plate is formed, it either perforates the plate or protrudes on one side of it.

The spindle in metakinesis is cigar shaped and in metaphase it is in most cases barrel shaped. The boundaries of the spindle are in metakinesis well visible while in metaphase they are completely invisible. The distance between the spindle fibers is shortest in early metaphase and then it increases (Textfig. 28). In metaphase chromosome fibers have no uniform structure but are composed of small and very regular granules which are birefringent in polarized light. This is best visible in the case of large chromosomes of *Haemanthus*. It is not known whether these granules are fixation artefacts but their regularity suggests that even if they are artefacts, fixation brings out exageratly the morphology of the structure existing in vivo.

On fixed material it usually is not easy to distinguish early from late metaphase, while in plants with persisting nucleoli this difficulty almost does not exist. Persisting nucleoli are eliminated completely or almost completely (they are then connected with a thread to the plate) and the position and the shape of the nucleolus enables to distinguish the different stages of metaphase (Textfig. 28 is based on such observations).

It is important that as a rule the elimination of the nucleolus occurs in metaphase. During elimination the nucleoli are either drop shaped or in early stages often dumb bell shaped (in cases when the nucleolus is well connected on a large plane with the metaphase plate). Different stages of elimination are in Textfigs. 1—27.

So far it was thought that the process of nucleoli elimination was due to currents existing inside the spindle (S c h a e d e 1929, a, b, Z i r k l e 1928). However there is no evidence that such currents exist and from Brownian movements inside the spindle such suppositions cannot be deducated (B ě l a ř 1929, B e c k e r 1938, B a j e r 1953). On basis of the

tactoid hypothesis of the spindle structure (Östergren 1949, 1950) it is well understood that the nucleoli must be eliminated, that they move towards the poles and also that they must be drop shaped. However on the basis of this hypothesis it is difficult to explain their dumb bell shape (Textfigs. 1—3, 5, 8, 9, 11). In numerous cases it can be noticed that simultaneously to the elimination of nucleoli the length of the spindle fibers in metaphase increases (cf. Textfig. 28) and in different fibers this process is not synchronised. It often can be noticed that spindle fibers touch this side of the drop shaped nucleoli which is turned towards the plate. This is most plainly visible in dumb bell shaped nucleoli. These facts suggest that the fibers growing to the poles push the nucleoli and are responsible for their movement during metaphase. The facts in which spindle fibers did not pull but pushed chromosomes were noted and were described by Schrader (1947).

It seems also probable that the mechanism of elimination of certain univalents during the irregular course of meiosis is similar (i. e. elimination of several univalents in metaphase when chromosomes form metaphase plate cf. Bajer 1951). Such univalents seem to be pushed to one or two poles and then can be seen in cytoplasm. It is necessary to stress however that probably only some of the univalents are eliminated in such a way. Most of the eliminations as well as other disturbances in the univalents movements are well explained by Östergren's theory of coorientation by pulling (Östergren 1951).

The process of nucleoli elimination, which occurs in most cases in metaphase when chromosomes form the plate, suggests that the submicroscopic structure of the spindle changes between metakinesis and late metaphase. As a consequences of these changes the nucleoli are eliminated from the spindle. This seems to be in agreement with Swan's (1951) and Pfeiffer's (1951) observations.

CYTOWANA LITERATURA

- Bajer A., 1951. Studies on spindle and chromosome movement. Acta Soc. Bot. Pol. 21 : 95 — 111.
- Bajer A., 1951. Cytological studies on *Cochlearia Tatraye Borb.* Bull Acad Pol. Sc. Let. Ser. B, 1952, 89 — 118.
- Bajer A., 1953. Absolute viscosity and living mitotic spindle structure Acta Soc. Bot. Pol. (in. press).
- Bajer A. & Molè-Bajer J., 1953. Influence of extreme temperatures on mitosis in vivo. I. *Hymenophyllum*. Acta Soc. Bot. Pol. (in press).
- Bělař K., 1929. Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. III. Z. Zellf. 10 : 71 — 134.
- Ehrenberg L., 1946. Influence of temperature on the nucleolus and its coacervate nature. Hereditas 32 : 406 — 418.
- Frey-Wyssling A., 1948. Submicroscopic morphology of protoplasm and its derivatives. Amsterdam.

- Frew P. E. & Bowen R. H., 1929. Nucleolar behaviour in the mitosis of plant cells. *Quart. J. Micr. Sc.* 73:197 — 214.
- Östergren G., 1949. *Luzula* and the mechanism of chromosome movement. *Hereditas* 35:445 — 468.
- Östergren G., 1950. Considerations of some elementary features of mitosis. *Hereditas* 36:1 — 18.
- Östergren G., 1951. The mechanism of co-orientation in bivalents and multivalents. *Hereditas* 37:85 — 156.
- Pfeiffer H., 1951. Über den Gang der Refraction des Cytoplasmas während der Mitose. *La Cellule* 44:41 — 47.
- Schaeede R., 1929 a. Über das Verhalten des Nucleolus während der Kernteilung. *Protoplasma* 5:41 — 54.
- Schaeede R., 1929 b. Kritische Untersuchungen über die Mechanik der Karyokinese. *Planta* 8:383 — 397.
- Schrader F., 1947. Data contributing to an analysis of metaphase mechanics. *Chromosoma* 3:22 — 47.
- Schrader F., 1951. A critique of recent hypotheses of mitosis. *Symp. Cytol* 37 — 51.
- Swann M. M., 1951. Protoplasmic structure and mitosis I. *J. exp. Biol.* 28:477 — 433.
- Swann M. M. & Mitchison J. M., 1950. Refinements in polarized light microscopy. *J. exp. Biol.* 27:226 — 237.
- Yamaha G., & Sinoto Y., 1925. On the behaviour of nucleolus in the somatic mitosis of higher plants with microchemical notes. *Bot. Mag. Tokyo.* 39:205 219.
- Wada B., 1950. The mechanism of mitosis based on studies of the submicroscopic structure of the living state of the *Tradescantia* cell. *Cytologia* 16:1 — 26.
- Zirkle C., 1928. Nucleolus in root tip mitosis in *Zea Mays*. *Bot. Gaz.* 86:402 — 418.

OBJAŚNIENIE TABLICY I.
EXPLANATION OF TABLE I.

1 — 12. *Lupinus luteus*, 13 *Canna indica*, 14 *Cucumis sativus*.

1 — 2. Reakcja Feulgen a, 3 — 15 fiolet gencjanowy, kontrast fazowy.

1 — 2. Feulgen reaction, 3 — 15 gentian violet, phase contrast.

Fig. 1 — 2. Reakcja Feulgen a (porównaj Ryc. 7 — 6).

Figs. 1 — 2. Feulgen reaction (cf. Textfigs. 7 — 6).

Fig. 3 — 4. Jąderka o kształcie dzwona, widoczna struktura włókien wrzeciona Ryc. 4 (porównaj Ryc. 9 — 8).

Figs. 3 — 4. Dumb-bell shaped nucleoli, visible structure of spindle fibers, plainly in Fig. 4 (cf. Textfigs. 9 — 8).

Fig. 5 — 11. Różne stadia eliminacji jąderek (porównaj Ryc. 5, 16, 15, 14, 24, 10, 18)

Figs. 5 — 11. Different stages of nucleoli elimination (cf. Textfigs. 5, 16, 15, 14, 24, 19, 18).

Fig. 12. Jąderko o kształcie dzwona (porównaj Ryc. 1).

Figs. 12. Dumb-bell shaped nucleolus (cf. Textfig. 1).

Fig. 13 — 14. Bardzo małe jąderka (Fig. 13, porównaj Ryc. 26).

Figs. 13 — 14. Small nucleoli (Fig. 13 cf. Textfig. 26).

Fig. 15. Wczesna anafaza (porównaj Ryc. 21).

Figs. 15. Early anaphase (cf. Textfig. 21).

Tablica I — Table I