Obserwacje nad euchromocentrami i jąderkiem u *Lupinus albus* L. i *Lupinus luteus* L.

Observations sur les euchromocentres et nucléoles chez Lupinus albus L. et Lupinus luteus L.

MARIA JOANNA OLSZEWSKA

Z Zakładu Anatomii i Cytologii Roślin Uniwersytetu Łódzkiego.

(Wpłynęło, dn. 3.V.1954 r.)

WSTĘP

Jądra posiadające chromocentry były przedmiotem badań wielu kariologów. Niezwykle obszerna literatura, z której nie wszystkie pozycje były dla mnie dostępne, wskazuje na istnienie wśród tego rodzaju jąder dwóch głównych typów: 1) jądra o strukturze siateczkowatej z chromocentrami, 2) jądra bez siateczki, posiadające jedynie chromocentry. W tym drugim wypadku chromocentry noszą nazwę euchromocentrów lub prochromozomów. Drobne chromozomy — długości kilku μ oraz jedyne, duże, centralnie umieszczone jąderko stanowią dalsze cechy jąder o budowie euchromocentrycznej. Według szeregu autorów liczba euchromocentrów w jądrze spoczynkowym wynosi tyle, co liczba chromozomów.

Wyniki dotychczasowych badań nad strukturą jądra u łubinu białego i żółtego nie są zgodne: część autorów wyróżnia u nich tylko euchromocentry, inni badacze — chromocentry i siateczkę.

Lupinus albus L. E. De Smet (1914) znalazł różną strukturę jąder w stożkach wzrostu korzenia, utrwalanych płynem Flemminga. Brak siateczki wykazywały jedynie jądra młode, będące tuż po podziale, znajdujące się w zewnętrznych strefach merystemu korzeniowego. Jądra wewnętrznych części merystemu korzeniowego oraz jądra komórek niemerystematycznych posiadały siateczkę, której nitki łączyły ze sobą poszczególne ziarnistości chromatynowe. Liczba chromozomów w komórkach somatycznych wynosiła 40; taka też była ilość prochromozomów.

A. Eichhorn (1934) znalazł w jądrach łubinu białego okrągłe prochromozomy rozmieszczone peryferycznie, natomiast C. Delay (1940) opisuje prochromozomy owalne.

Sawczenko (1935, cytuję za C. D. Darlingtonem i Janaki Ammal, 1945) znalazł u *Lupinus albus* 2n = 40.

M. Tuschnjakowa (1935) podaje dla *L. albus* liczbę chromozomów 2n = 50. Autorka stwierdza, że u tego gatunku, a także i u innych łubinów, chromozomy są niezwykle długie.

R. Buvat (1952) pisze, iż w komórkach łubinu białego — zarówno zróżnicowanych, jak i merystematycznych — jądra poza chromocentrami posiadają także delikatną siateczkę, której nitki odchodzą od chromocentrów.

G. Hurel-Py (1937), Delay (1940), Buvat (1952) opisując jądra *L. albus,* zwracają uwagę na ziarnistości chromatynowe, zwykle 2, znajdujące się przy jąderku. Hurel-Py nazywa je „les corpuscules nucléolaires"; autorka ta uważa, że utwory te znajdują się przy jąderku przypadkowo. Buvat uważa je za chromocentry.

Lupinus luteus L. Kawakami (1930, cytuję za Darlingtonem i Janaki Ammal, 1945) znalazł 48 chromozomów somatycznych u tego gatunku. Tuschnjakowa stwierdziła, że 2n = 52, podobnie Sawczenko (1936, cytuję za Darlingtonem i Janaki Ammal, 1945).

J. De Zeeuw (1936) opisuje chromocentry u łubinu żółtego jako twory nieco wydłużone, rozmieszczone peryferycznie; ilość ich w przybliżeniu wynosi 44. W płytce metafazowej autor ten znalazł 46 chromozomów i na tej podstawie stwierdza, że jądra łubinu żółtego należą do typu euchromocentrycznego.

MATERIAŁ I METODY

Materiał do obserwacji stanowiły korzenie i części podliścieniowe łubinu białego i łubinu żółtego (odmiana o białym ziarnie). Nasiona wysiewałam do doniczek z ziemią ogrodową; doniczki te były umieszczone w pracowni, w normalnym świetle dziennym, w temperaturze pokojowej. Badania przeprowadzano na 15-to dniowych roślinach (licząc od dnia wysiewu).

Obserwacje przyżyciowe były wykonywane na skórce zdjętej z młodych części hypokotyla. Do badań tych stosowałam dwa środowiska: wodę wodociągową oraz płyn Ringera. Po około 3-min. obserwacji preparaty były szybko przenoszone do wodnego roztworu czerwieni obojętnej 1 : 10 000. Różowe zabarwienie jedynie wakuol stanowiło dowód, iż poczynione spostrzeżenia były istotnie przyżyciowe.

Obserwacje na materiale utrwalonym. Do badań nad materiałem utrwalonym stosowałam 4 rodzaje utrwalaczy: płyn Bendy bez kwasu octowego, Flemminga, Helly i Nawaszina. Utrwalacze, w skład których wchodzi kwas octowy, okazały się niedogodne dla obserwacji jąder interfazalnych — powstawały w nich olbrzymie aureole dokoła jąderka, a zawartość jądra była zepchnięta ku błonie jądrowej i stanowiła wąski pasek szerokości 1—2μ.

Materiał stanowiły wierzchołki wzrostu korzenia wraz ze strefą wydłużania oraz wycinki z hypokotyla długości 1 cm od granicy korzenia.

Po przeprowadzeniu do parafiny sporządzałam skrawki mikrotomowe podłużne i poprzeczne; części podliścieniowe były krajane na 15μ, korzenie — na 5μ.

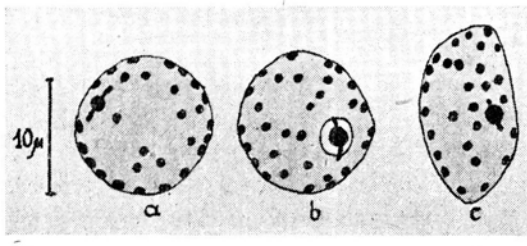
Preparaty barwiłam hematoksyliną żelazową Heidenhaina, safraniną, fioletem gencjanowym i oranżem G według metody Flemminga oraz stosowałam reakcję Feulgena; w miarę potrzeby po reakcji Feulgena jąderka zabarwiałam zielenią świetlistą według metody Semmensa i Bhaduri (Johansen, 1940).

BADANIA WŁASNE

I. Obserwacje przyżyciowe.

Rezultaty badań przyżyciowych przeprowadzonych w płynie Ringera oraz w wodzie wodociągowej nie różniły się od siebie. W obu płynach jądra łubinu białego i łubinu żółtego wykazywały brak siateczki lub jakichkolwiek innych struktur nitkowatych. Jedynymi składnikami morfotycznymi jądra — poza jąderkiem były ziarnistości silnie załamujące światło.

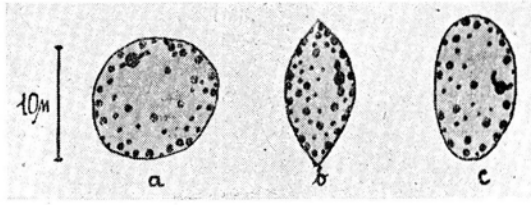
Lupinus albus L. Jądra w skórce hypokotyla (ryc. 1a) przedstawiają się jako utwory kuliste, niekiedy nieco wydłużone. Na peryferiach jądra, przy błonie jądrowej, rozmieszczone są ziarnistości kształtu okrągłego lub



Ryc. 1. *Lupinus albus* L. Jądra w skórce hypokotyla. a — przyżyciowo, b — utrwalone w płynie Nawaszina, c — utrwalone w płynie Helly. Barwione hematoksyliną. *L. albus L. Les noyaux de l'épiderme de l'axe hypocotylé. — a vitalement, b — fixés avec Nawachine, c — fixés avec Helly. Coloration à l'hematoxyline.*

owalnego, silnie załamujące światło, o średnicy około 1μ. Ziarnistości tych jest zwykle 28. Wewnątrz jądra, zwykle w środku, znajduje się zawsze jedno kuliste jąderko, wykazujące strukturę drobno-ziarnistą. Prawie zawsze przy jąderku znajdują się dwie ziarnistości, załamujące światło podobnie, jak ziarnistości peryferyczne; w porównaniu z tymi ostatnimi mają one kształt bardziej wydłużony, przypominający pałeczki. Utwory te leżą przy jąderku na tej samej linii tak, że jąderko wygląda, jakgdyby było na nie nanizane.

Lupinus luteus L. (ryc. 2a). Obserwacje wykazują istnienie w jądrze podobnych struktur, jak u *L. albus:* ziarnistości rozmieszczone peryferycznie oraz dwie granulacje w głębi jądra, przy jąderku. Różnice w strukturze jądra między *L. albus* a *L. luteus* sprowadzają się do ilości i wielkości granulacji, znajdujących się w jądrze. U łubinu żółtego ziarnistości tych jest około 50, różnej wielkości. Największe z nich mają średnicę ok. 1μ, najmniejsze leżą na granicy widzialności mikroskopowej.



Ryc. 2. *Lupinus luteus* L. Jądra w skórce hypokotyla. a — przyżyciowo, b — utrwalone w płynie Nawaszina, c — utrwalone w płynie Helly. Barwione hematoksyliną. *L. luteus L. Les noyaux de l'épiderme de l'axe hypocotylé. a — vitalement, b — fixés avec Nawachine, c — fixés avec Helly. Coloration à l'hematoxyline.*

II. Obserwacje na materiale utrwalonym i barwionym

W obserwacjach tych interesowały mnie następujące zagadnienia: A. Euchromocentry 1) związek pomiędzy ich liczbą, a liczbą chromozomów, 2) ilość, kształt i wielkość euchromocentrów, 3) zmienność ilości, wielkości i kształtu euchromocentrów w różnych typach tkanek; rozpatrywałam strukturę jądra w tkance merystematycznej (stożek wzrostu korzenia), w tkance miękiszowej (kora pierwotna hypokotyla), w degenerujących komórkach czepeczka oraz w strefie wydłużania korzenia, 4) zagadnienie „euchromocentrów jąderkowych". B. zachowanie się jąderka podczas mitozy.

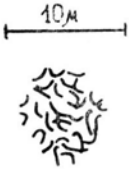
Lupinus albus i *L. luteus* posiadają różną liczbę chromozomów, a także jak to już wynika z obserwacji przyżyciowych — różną ilość i wielkość euchromocentrów. Z tego względu opiszę dla każdego gatunku osobno

obserwacje związane z pierwszym zagadnieniem, tj. z euchromocentrami. Natomiast zachowanie się jąderka podczas mitozy było identyczne u obu gatunków łubinu; toteż spostrzeżenia dotyczące tego zagadnienia będą omówione łącznie dla *Lupinus albus* i dla *L. luteus*.

A. Euchromocentry

Lupinus albus L.

W merystemie korzeniowym badanych przeze mnie osobników łubinu białego odnalazłam 30 chromozomów (ryc. 3). Chromozomy te są krótkie — długość ich wynosi od 3 do 5μ; są one proste lub lekko zakrzywione.



Ryc. 3. *Lupinus albus* L. Płytka metafazowa z merystemu korzeniowego. 30 chromozomów.

L. albus L. Plaque métaphasique du méristème radiculaire. 30 chromosomes.

Liczba chromozomów jest zgodna z najczęściej obserwowaną liczbą euchromocentrów w jądrach tego gatunku. Przypomnę tu moje obserwacje przyżyciowe nad jądrami skórki hypokotyla, w których znalazłam około 28 euchromocentrów peryferycznych, a ponadto przy jąderku znajdowały się dwa utwory nieco wydłużone, które ze względów, przytoczonych poniżej, będę nazywała „euchromocentrami jąderkowymi".

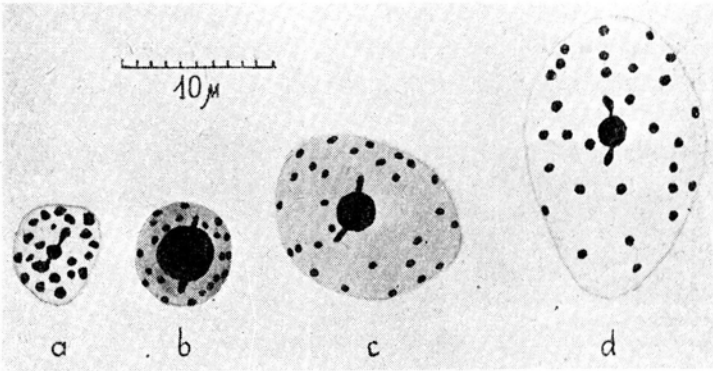
Euchromocentry u łubinu białego mają kształt soczewki dwuwypukłej: oglądane z góry są okrągłe, natomiast z boku — owalno-soczewkowate.

Kariolimfa — poza euchromocentrami — także na materiale utrwalonym nie wykazuje żadnych innych elementów morfotycznych. Bardzo rzadko — jedynie w jądrach miękiszu hypokotyla widywałam włókienka odchodzące z dwóch przeciwnych stron chromocentru. Włókienka te były szersze przy chromocentrze, a ku końcowi stopniowo się zwężały. Dokładna analiza tych obrazów wykazała, że był to artefakt: wskutek skurczenia zawartości jądra tworzyła się fałda na błonie jądrowej w miejscu przylegania euchromocentru do błony.

Wielkość euchromocentrów jest w tym samym jądrze mniej więcej jednakowa, ale bardzo różna dla różnych rodzajów tkanek.

Przeważającą część obszaru jąder merystemu korzeniowego zajmuje niezwykle duże jąderko (fig. 4b). W wąskim pasku kariolimfy otaczającym jąderko, znajduje się zwykle 28 euchromocentrów, często mniej, lecz nigdy więcej. Euchromocentry są drobne — średnica ich wynosi około 0,5μ. Przy jąderku znajdują się często dwa ziarenka, ułożone na wspól-

nej osi. Ziarenka te mają kształt krótkiej pałeczki, dłuższej jednak od średnicy euchromocentrów. Pod wpływem odczynnika Schiffa-Feulgena ziarenka te barwią się — podobnie jak i euchromocentry — na kolor czerwony. Są to wspomniane wyżej euchromocentry jąderkowe. Preparaty barwione hematoksyliną — przy daleko posuniętym różnicowaniu — wykazują ciemno-szare zabarwienie kariolimfy. Na preparatach poddanych reakcji Feulgena kariolimfa jest różowa.



Fyc. 4. *Lupinus albus* L. a — jądro degenerującej komórki czepeczka, b — jądro komórki merystemu korzeniowego, c — jądro komórki ze strefy wydłużania korzenia, d — jądro komórki miękiszowej kory pierwotnej hypokotyla.

L. albus L. a — noyau d'une cellule de la coiffe en dégénérescence, b — noyau d'une cellule du méristème de la racine, c — noyau de la cellule dans la zone d'allongement de la racine, d — noyau d'une cellule du parenchyme de l'écorce primaire de l'axe hypocotylé.

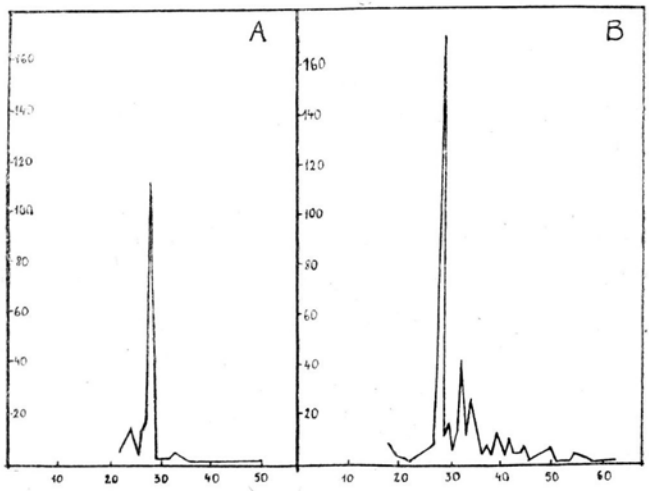
Jądra znajdujące się w strefie wydłużania korzenia są większe, niż jądra strefy merystematycznej (ryc. 4c). Kariolimfa — zarówno po reakcji Feulgena, jak i po hematoksylinie — jest prawie bezbarwna. Jąderko — podobnie jak w innych typach tkanek — jedyne i umieszczone pośrodku jądra, jest dużo mniejsze, niż w merystemie korzeniowym. Natomiast euchromocentry, a także euchromocentry jąderkowe są większe, niż w merystemie.

Jądra miękiszu kory pierwotnej hypokotyla są stosunkowo duże; średnica jąder kulistych wynosi przeciętnie 15μ. (Średnica jąder merystematycznych wynosi średnio 6μ). Kariolimfa po hematoksylinie i po reakcji Feulgena jest bezbarwna. Euchromocentry mają średnicę około 1μ. Euchromocentry jąderkowe są wydłużone; długość ich jest 1,5 do 2 razy większa, niż średnica innych chromocentrów.

Degenerując komórki czepeczka charakteryzują się drobnymi jądrami (średnica 5—6μ) o absolutnie bezbarwnej kariolimfie po hematoksy-

linie i po reakcji Feulgena. Euchromocentrów jest zwykle kilkanaście, najwyżej 20. Są one różnej wielkości i różnych kształtów — często nieforemne, kanciaste. Średnica największych z nich przekracza 1μ; również duże są euchromocentry jąderkowe. Jąderko jest małe, często mniejsze od euchromocentrów.

Jak to już podkreślałem, a także poprzednio (M. J. Olszewska, 1954), ilość euchromocentrów w jądrach łubinu białego jest zmienna. Zestawienie przedstawione na ryc. 5 wydaje się wskazywać, że kierunek tej zmienności (tendencja do zwiększania lub zmniejszania liczby euchromocentrów w jądrze) mogłaby być uznana za charakterystyczną dla typu tkanki.



Ryc. 5. *Lupinus albus* L. A — strefa wydłużania korzenia. B — miękisz kory pierwotnej hypokotyla. Odcięta — liczba euchromocentrów, rzędna — liczba jąder zawierających różną liczbę euchromocentrów.

L. albus L. A — région de l'allongement de la racine. B — parenchyme cortical de l'axe hypocotylé. Sur l'abscisse — le nombre d'euchromocentres; sur l'ordonné — la quntité de noyaux contenant le nombre variable d'euchromocentres.

Dane przedstawione na ryc. 5A, (z obliczeń wyłączono euchromocentry jąderkowe) wkazują, że na 183 jądra strefy wydłużania korzenia około 80% stanowią jądra o liczbie euchromocentrów zbliżonej do charakterystycznej (tzn. 26—30 euchomocentrów), około 12% przypada na jądra o niższej liczbie euchromocentrów; 8% stanowią jądra o liczbie euchromocentrów wyższej od charakterystycznej.

Inaczej kształtuje się to zagadnienie w odniesieniu do jąder miękiszu kory pierwotnej hypokotyla, a więc tkanki zróżnicowanej. Z wykresu przedstawionego na ryc. 5B wynika, że w tkance miękiszowej na 408 ją-

der około 52% stanowią jądra o liczbie euchromocentrów wynoszącej 26—30, a więc charaktetrystycznej, lub do niej zbliżonej, 43% stanowią jądra o liczbie euchromocentrów wyższej od charakterystycznej. Zaledwie 5% przypada na jądra o liczbie euchromocentrów niższej od charakterystycznej.

Zestawienia te, a także dane dotyczące jąder w tkance merystematycznej (podane wyżej) pozwalają na wysunięcie przypuszczenia, że w miarę dyferencjacji komórek zwiększa się w jądrze nie tylko wielkość euchromocentrów, ale także ich liczba.

Na typowy obraz jądra u *L. albus* L. składają się euchromocentry jąderkowe. Występują one przy jąderku zwykle po dwa; najczęściej leżą na przeciwnych krańcach jąderka — i w tym położeniu wykazują uderzającą stałość i regularność.

W strefie wydłużania korzenia na 145 jąder, posiadających 26—30 euchromocentrów, 127 jąder, więc 87% posiadało 2 euchromocentry jąderkowe; 3 jądra, tj. 2%, nie posiadały euchromocentrów jąderkowych, w 13 jądrach — 9% — był 1 euchromocentr jąderkowy; jąder o 3 i 4 euchromocentrach jąderkowych było po 1, a więc po 0,7%.

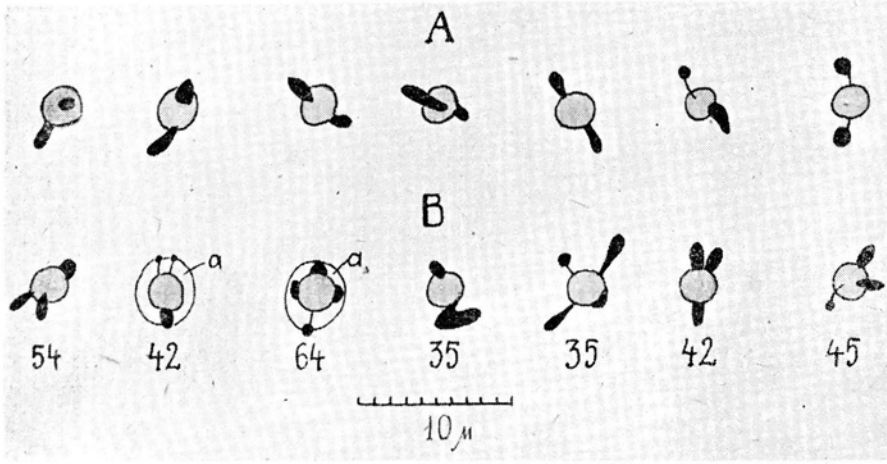
W miękiszu kory pierwotnej hypokotyla na 239 jąder o liczbie euchromocentrów 26—30, 179 jąder — około 75%, posiadało 2 euchromocentry jąderkowe, 1 jądro — 0,4% nie posiadało euchromocentrów jąderkowych, 12 jąder — 5%, miało 1 euchromocentr jąderkowy; 3 euchromocentry jąderkowe były w 41 jądrach — 17%; 6 jąder — 2,5%, posiadało 4 euchromocentry jąderkowe.

Euchromocentry jąderkowe w tkance miękiszowej (kora pierwotna hypokotyla, ryc. 6) wykazują dużą zmienność kształtu — w przeciwieństwie do reszty euchromocentrów. Mogą one mieć formę maczugowatą, kształt kropli lub nitki zakończonej kulką.

Euchromocentry jąderkowe są ściśle zespolone z jąderkiem. Dowodzą tego obrazy jąder, w których powstała wskutek utrwalania tzw. aureola dokołająderkowa (ryc. 6); euchromocentry jąderkowe pozostają wraz z jąderkiem wewnątrz aureoli.

Zwiększeniu liczby „normalnych" euchomocentrów towarzyszy zwykle — choć nie zawsze — zwiększenie liczby euchromocentrów jąderkowych. To zwiększenie się liczby euchromocentrów jąderkowych nie jest jednak proporcjonalne do przyrostu liczby innych euchromocentrów — pokazałam to na ryc. 6B.

Euchromocentry jąderkowe reagują pozytywnie na odczynnik Schiffa-Feulgena. Przy daleko posuniętym różnicowaniu preparatów barwionych hematoksyliną w momoncie, kiedy reszta euchromocentrów staje się już niewidoczna, euchromocentry jąderkowe są równie długo zabarwione na czarno, jak i jąderko.



Ryc. 6. *Lupinus albus* L. Miękisz kory pierwotnej hypokotyla, przekrój podłużny. Jąderka z euchromocentrami jąderkowymi. A — w jądrach posiadających poza euchromocentrami jąderkowymi — 28 euchromocentrów, B — w jądrach poza euchromocentrami jąderkowymi było 54, 42, 64, 35, 35, 42, 45 euchromocentrów; a — aureola dokoła jąderka. Utrw. Helly, reakcja Feulgena, jąderka barwione zielenią świetlistą.

L. albus L. Coupe longitudinale du parenchyme cortical de l'axe hypocotylé. Nucléoles avec euchromocentres nucléolaires. A — dans les noyaux possédant 28 euchromocentres à part les deux euchromocentres nucléolaires, B — noyaux possédant à part les euchromocentres nucléolaires succesivement: 54, 42, 64, 35, 35, 42, 45 euchromocentres. a — auréole autour du nucléole. Fixateur Helly, réaction de Fuelgen, nucléoles colorés avec vert-lumière.

Lupinus luteus L.

Analiza płytek metafazowych w merystemie korzeniowym wykazuje około 52 chromozomy (ryc. 7). Chromozomy te są proste lub lekko wygięte, długości od 4 do 6μ.

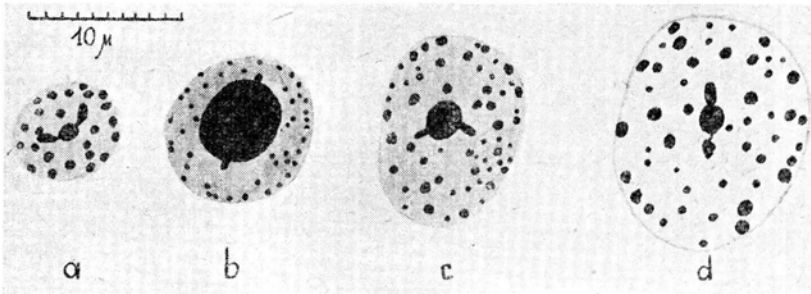
Rys. 7. *Lupinus luteus* L. Płytka metafazowa z merystemu korzeniowego; 52 chromozomy.

L. luteus L. Plaque métaphasique du méristème de la racine; 52 chromosomes.

Najczęściej spotykana liczba euchromocentrów wynosi około 50 z tym, że podobnie, jak u łubinu białego, przy jąderku często znajdują się 2 euchromocentry jąderkowe.

Kariolimfa — zarówno in vivo, jak i na materiale utrwalonym — nie wykazuje poza euchromocentrami żadnych innych elementów strukturalnych.

Wielkość i kształt euchromocentrów jest różna w poszczególnych typach tkanek.



Ryc. 8. *Lupinus luteus* L. a — jądro degenerującej komórki czepeczka, b — jądro komórki merystemu korzeniowego, c — jądro komórki ze strefy wydłużania korzenia, d — jądro komórki miękiszowej kory pierwotnej hypokotyla.
L. luteus L. a — noyau d'une cellule de la coiffe en dégénérescence, b — nayau d'une cellule du méristème radiculaire, c — noyau de la cellule dans la zone d'allongement de la racine, d — noyau d'une cellule de l'écorce primaire de l'axe hypocotylé.

Jądra merystemu korzeniowego posiadają zawsze jedyne, centralnie umieszczone jąderko (ryc. 8b). Kariolimfa tych jąder barwi się hematoksyliną na kolor ciemno-szary, po reakcji Feulgena ma barwę różową. Przy błonie jądrowej znajdują się euchromocentry; liczba ich nie bywa wyższa od 50, często jest niższa — około 30. Euchromocentry, wszystkie jednakowej wielkości, są bardzo drobne — wymiary ich leżą prawie na granicy widzialności mikroskopowej. Przy jąderku często można zauważyć dwa ziarenka; zwykle leżą one na przeciwległych brzegach jąderka; ziarenka te reagują pozytywnie na odczynnik Schiffa-Feulgena. Są to euchromocentry jąderkowe, zwykle większe od innych euchromocentrów. W jądrach tkanki merystematycznej euchromocentry jąderkowe nie zawsze są widoczne; przypuszczam, że może je maskować duże jąderko — szczególnie w preparatach barwionych hematoksyliną — w przypadkach, gdy euchromocentry jąderkowe leżą na osi prostopadłej do pola widzenia.

Jądra strefy wydłużania korzenia (ryc. 8c) są większe od jąder stożka wzrostu, natomiast jąderko jest dużo mniejsze. Kariolimfa ich jest prawie bezbarwna zarówno przy barwieniu hematoksyliną, jak i po reakcji Feulgena. W jądrach tych znajdują się trojakiego typu euchromocentry: kilkanaście dużych o średnicy dochodzącej do 1μ, kilkanaście mniejszych o wymiarach około 0,5μ, resztę stanowią euchromocentry bardzo

drobne. Przy jąderku znajdują się zwykle dwa pałeczkowate euchromocentry długości około 1,5μ.

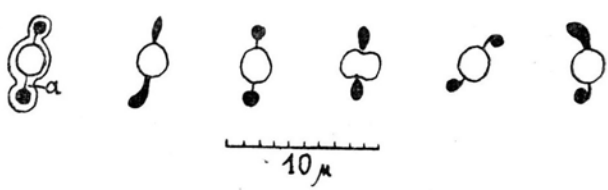
Kariolimfa jąder miękiszu kory pierwotnej hypokotyla (ryc. 8d) jest bezbarwna. Przy błonie jądrowej rozmieszczone są euchromocentry. Podobnie, jak w strefie wydłużania korzenia, euchromocentry są trojakiego typu: największe, o wymiarze nieco przekraczającym 1μ, średnie około 0,75μ i drobne o średnicy mniejszej od 0,5 . Jąderko posiada dwa euchromocentry jąderkowe, wydłużone lub kuliste, większe od innych euchromocentrów.

W czepeczku (ryc. 8a) jądra są małe. Euchromocentry prawie jednakowej wielkości są stosunkowo duże — do 1μ, nieforemne, w ilości 20—30. Liczba euchromocentrów w jądrach degenerujących komórek czepeczka z reguły jest niższa od 2n chromozomów. Przy małym jąderku znajdują się dwa euchromocentry jąderkowe; są one zawsze większe od reszty euchromocentrów. Kariolimfa tych jąder jest zupełnie bezbarwna.

U *L. luteus* w badanych typach tkanek występują zwykle dwa euchromocentry jąderkowe. Dla miękiszu kory pierwotnej hypokotyla obliczyłam, że na 88 jąder — 84 jądra, czyli 95%, posiada 2 euchromocentry jąderkowe, w 2 jądrach — 2,5%, był 1 euchromocentr jąderkowy i w 2 jądrach były 3 euchromocentry jąderkowe.

Euchromocentry jąderkowe zawsze reagują pozytywnie na odczynnik Schiffa-Feulgena; przy długotrwałym różnicowaniu preparatów barwionych hematoksyliną tak długo utrzymuję się czarny kolor na euchromocentrach jąderkowych, jak na jąderku; inne euchromocentry tracą barwnik wcześniej.

Euchromocentry jąderkowe w jądrach miękiszu kory pierwotnej hypokotyla wykazują dużą zmienność formy (ryc. 9): od kulki połączonej nitką z jąderkiem (nitka ta jest zawsze Fuelgen-pozytywna) do kształtu kropli. Niekiedy euchromocentry jąderkowe wyglądają, jak gdyby nie były bezpośrednio połączone z jąderkiem, lecz leżały w jego zagłębieniu. W jądrach, w których wskutek utrwalenia powstała aureola dokoła jąder-



Ryc. 9. *Lupinus luteus* L. Miękisz kory pierwotnej hypokotyla, przekrój podłużny. Jąderka z euchromocentrami jąderkowymi. a — aureola dokoła jąderka. Utrw. Helly, barwienie potrójne Flemminga.

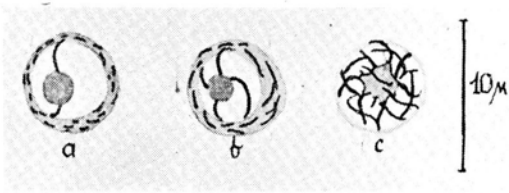
L. luteus L. Parenchyme de l'écorce primaire de l'axe hypocotylé, coupe longitudinale. Nucléoles avec les euchromocentres nucléolaires. a — auréole autour du nucléole. Fixateur Helly, triple coloration au Flemming.

ka — euchromocentry jąderkowe pozostają zawsze wewnątrz aureoli ściśle zespolone z jąderkiem.

Euchromocentry jąderkowe ulegają podobnym przemianom, jak i inne euchromocentry: w miarę dyferencjacji komórek oba rodzaje euchromocentrów powiększają się. Natomiast w degenerujących komórkach czepeczka euchromocentry jąderkowe są duże i zwykle w normalnej ilości, tzn. dwa, podczas gdy zwykłe euchromocentry są wprawdzie stosunkowo duże, ale zato zmniejsza się ich ilość.

B. Zachowanie się jąderka podczas mitozy *

We wczesnej profazie (ryc. 10a, b) nadal utrzymuje się połączenie jąderka z euchromocentrami jąderkowymi. W późniejszych stadiach profazy (ryc. 10c) widzi się kontakt jąderka z chromozomami; jąderko wygląda, jak gdyby było rozciągane w kierunku poszczególnych nitek chromozomowych.



Ryc. 10. Merystem korzeniowy. Kolejne stadia profazy. Utrw. Flemminga, reakcja Feulgena, jąderka barwione zielenią świetlistą.

Méristème de la racine. Stades succesifs de la prophase. Fixation par Flemming, réaction de Feulgen, nucléoles colorés avec vert-lumière.

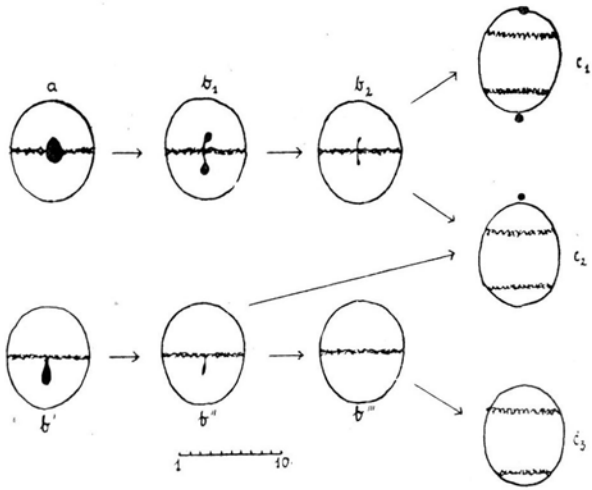
W trakcie profazy jąderko wybitnie się zmniejsza. We wczesnej metafazie, już po utworzeniu wrzeciona kariokinetycznego, jąderko nadal utrzymuje swą pozycję centralną — znajduje się ono pośrodku płytki metafazowej (ryc. 11a).

W toku meta- i anafazy jąderko może zachować się rozmaicie:

1) Jąderko dzieli się na dwie części, kierujące się ku biegunom wrzeciona; połączenie między tymi fragmentami jąderka zostaje zachowane; jąderka te stopniowo zmniejszają się (ryc. 11b$_1$ i b$_2$). W anafazie

* W okresie redagowania niniejszej pracy zostały opublikowane badania A. Bajera (1953) dotyczące — między innymi — zachowania się jąderka podczas mitozy u *Lupinus luteus*. Stwierdzam z całą satysfakcją, że obserwacje tego autora zgodne są z moimi we wszystkich punktach, a mianowicie: łączność jąderka z chromozomami podczas profazy, zachowanie się jąderka podczas meta- i anafazy, oraz pojawienie się na jąderku podczas metafazy obszarów Feulgen-pozytywnych (str. 666, tabl. I).

resztki jąderka można znaleźć na biegunach komórki, poza wrzecionem; (ryc. 11c$_1$); jedno z tych jąderek może zaniknąć, wówczas w anafazie odnajdziemy jedno jąderko w postaci małej granulki, (ryc. 11, fig. c$_2$). Mogą wreszcie zaniknąć oba jąderka, wówczas oczywiście w anafazie będą nieobecne (ryc. 11, fig. b''' i c$_3$).

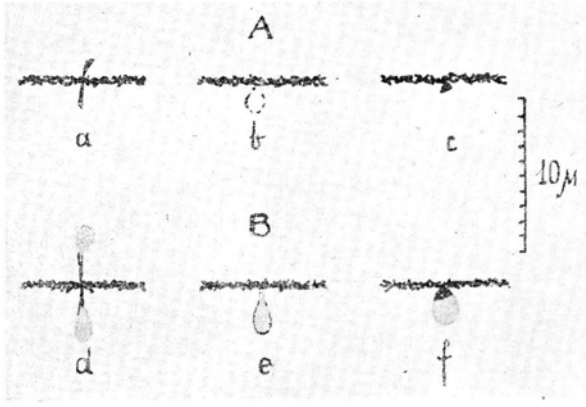


Ryc. 11. Merystem korzeniowy. Zachowanie się jąderka podczas meta- i anafazy, a — wczesna metafaza z jąderkiem umieszczonym pośrodku płytki metafazowej; b$_1$ i b$_2$ — jąderko rozdzielone przewężeniem stopniowo się zmniejsza; w anafazie może być widoczne w postaci 1 lub 2 granulek na biegunach komórki — c$_1$ i c$_2$, lub może zupełnie zaniknąć — c$_3$; b' i b'' — jąderko nie podzielone stopniowo się zmniejsza; może ono zupełnie zaniknąć w późnej metafazie — b''', będzie wtedy nieobecne podczas anafazy — c$_3$; jeśli nie zaniknie — wtedy w anafazie jest jedna granulka — c$_2$. Wrzeciono narysowane schematycznie; barwione hematoksyliną.

Méristème de la racine. Comportement du nucléole pendant méta- et anaphase. a — métaphase précoce avec le nucléole placé au milieu de la plaque métaphasique; b$_1$ et b$_2$ — nucléole divisé par un réfrécinement diminue progresivement de volume; dans 1 anaphase il peut prendre la forme de 1 ou de 2 granules aux pôles de la cellule — c$_1$ et c$_2$ — ou peut disparaître complétement — c$_3$; b' et b'' — nucléole non divisé diminue progresivement; il peut disparaître complétement dans la métaphase tardive — b''', il sera alors absent pendant l'anaphase — c$_3$; s'il ne disparaît pas — il y a alors dans l'anaphase un granule — c$_2$. Le fuseau dessiné schématiquement; coloration à l'hematoxyline.

2) Jąderko nie dzieli się, lecz w metafazie pozostaje w postaci kropli zawieszonej wąskim końcem w okolicy równikowej wrzeciona, końcem rozszerzonym, „główką", skierowaną do bieguna wrzeciona (ryc. 11, b'). Kropla ta stopniowo się zmniejsza (ryc. 11, b' i b''). Resztki jąderka znajdują się w anafazie ponad biegunem wrzeciona (ryc. 11, c$_2$). Jąderko może w metafazie zupełnie zaniknąć (ryc. 11, b'''); wówczas nie odnajdziemy go w anafazie (ryc. 11, c$_3$).

Na preparatach barwionych hematoksyliną jąderko podczas pro-, meta-, anafazy jest zabarwione na ten sam kolor, co i chromozomy, tzn. czarny. Na preparatach poddanych reakcji Feulgena, a następnie barwionych metodą Semmensa i Bhaduri, jąderka posiadają zielone zabarwienie. Niekiedy jednak w metafazie widać czerwone smugi biegnące wzdłuż „nóżki" jąderka, tzn. jego najwęższej części, znajdującej się najbliżej płytki metafazowej — (ryc. 12, fig. d); czasami u nasady jąderka, przy chromozomach jest czerwona plama (ryc. 12, fig. f), lub główka jąderka ma wąską czerwoną otoczkę albo plamy (ryc. 12, fig. e).



Ryc. 12. Metafaza w merystemie korzeniowym. A — w preparatach poddanych reakcji Feulgena. Czarnym kolorem zaznaczono obszary Feulgen-pozytywne. B — w preparatach poddanych reakcji Feulgena, jąderka barwione zielenią świetlistą met. Semmensa i Bhaduri. Kolorem czarnym zaznaczone obszary Felgen-pozytywne, kolorem szarym — obszary jąderka zabarwione zielenią świetlistą.

Métaphase dans le méristème radiculaire. A — dans les préparations soumises à la réaction de Feulgen. On a marqué en ecouleur noire les terrains Feulgen-positifs. B — dans les préparations soumises à la réaction de Feulgen, les nucléoles sont colorés avec vert-lumière suivant la méthode de Semmens et Bhaduri. On a marqué en noir les terrains Feulgen-positifs, en gris les tetrrains du nucléole colorés avec vert-lumière.

Obrazy te skontrolowałam na preparatach z niebarwionym jąderkiem, poddanych jedynie reakcji Feulgena. Odnalazłam na nich obrazy analogiczne: czerwone smugi, odchodzące od płytki metafazowej wzdłuż włókien wrzeciona (ryc. 12, fig. a), punkty zabarwione na czerwono, położone jak gdyby na obwodzie koła, znajdujące się w pobliżu płytki metafazowej (ryc. 12, fig. b) oraz czerwone plamy znajdujące się blisko chromozomów (ryc. 12, fig. c).

DYSKUSJA

1. Struktura jąder o euchromocentrach in vivo

Obserwacje moje, przeprowadzone na materiale żywym, wykazują istnienie ziarnistości w jądrach spoczynkowych *Lupinus albus* L. i *L. luteus* L. Badania te, zestawione ze spostrzeżeniami poczynionymi na materiale utrwalonym i poddanym reakcji Feulgena, dowodzą, że ziarnistości te reagują pozytywnie na odczynnik Schiffa-Fuelgena; mają więc charakter chromatynowy; są to więc euchromocentry.

Problem istnienia euchromocentrów in vivo był przedmiotem badań wielu uczonych. A. Eichhorn (1933d) znalazł prochromozomy w jądrach *Sinapis nigra;* w 1935 r. autor ten opisał prochromozomy w jądrach *Cochlearia.* A. Guilliermond i R. Gautheret (1937) stwierdzili istnienie prochromozomów u rzodkiewki. P. Dangeard (1946) znalazł je u *Tropaeolum majus,* a C. Delay (1946—47) u dyni.

Ponadto zarówno moje własne obserwacje nad obu gatunkami łubinu, jak i dane z literatury potwierdzają istnienie specjalnych granulacji przy jąderku. Dangeard (1946) i Delay (1948) uważają, że ziarnistości te mają charakter taki, jak chromocentry, natomiast Eichhorn (1933d i 1935) uważa je za lokalne wyrostki jąderka. Charakter tych ziarnistości zostanie przedyskutowany poniżej.

W jądrach wymienionych roślin nie znaleziono — poza euchromocentrami — żadnych innych elementów morfologicznych.

2. Liczba chromozomów i struktura jądra u *Lupinus albus* L. i *Lupinus luteus* L.

Lupinus albus L.

Znaleziona przeze mnie liczba chromozomów 2n = 30 nie zgadza się z danymi z literatury (cytowanymi we wstępie). W każdym razie liczba ta mieści się w ramach podstawowej liczby chromozomów u łubinów, ustalonej przez Tuschnjakową (1935) na 6, 10 lub 12.

Głębsze rozbieżności dotyczą struktury jądra. De Smet (1914) i Buvat (1952) widzieli w jądrach łubinu białego poza chromocentrami — także utwory nitkowate. Moje obserwacje o całkowitej homogenności kariolimfy (wyjąwszy oczywiście euchromocentry) zgadzają się z obserwacjami Eichhorna (1954), Hurel-Py (1937) i Delay (1940). Nadto moje obserwacje poczynione na materiale utrwalonym zostały potwierdzone przez badania przyżyciowe. Sporadycznie obserwowane nitki odchodzące od euchromocentrów są fałdami powstałymi na błonie jądrowej; artefakt ten jest spowodowany kurczeniem się zawartości jądra.

Co do kształtu euchromocentrów, to obserwacje moje niwelowałyby różnice między poglądami Eichhorna (1934), a Delay (1940). Eichhorn znalazł u *L. albus* euchromocentry okrągłe, natomiast Delay w swoim materiale — owalne. Według moich obserwacji euchromocentry u łubinu białego mają kształt soczewkowaty, przy czym płaską powierzchnią przylegają do błony jądrowej.

Obserwacje moje są zgodne ze spostrzeżeniami Hurel-Py (1937) o istnieniu przy jąderku „corpuscules nucléolaires" (według terminologii tej autorki), reagujących pozytywnie na odczynnik Schiffa-Feulgena; Hurel-Py (l. c.) uważa je jednak za utwory przypadkowe. Także Delay (1940) znalazła przy jąderkach łubinu białego „granulations chromatiques" Feulgen-pozytywne.

Lupinus luteus L.

Obliczona przeze mnie ilość chromozomów somatycznych wynosząca 52, zgadza się z obserwacjami Tuschnjakowej (1935) oraz Sawczenki (1936, cytuję za Darlingtonem i Janaki Ammal, 1945). Ta liczba chromozomów jest wyższa od znalezionej przez de Zeeuwa (1936). Autor ten znalazł w merystemie korzeniowym 2n = 46. De Zeeuw (l. c.) określił przybliżoną ilość euchromocentrów w jądrach merystematycznych na 44. Te obserwacje de Zeeuwa, dotyczące istnienia w jądrach merystematycznych raczej niższej liczby euchromocentrów, niż 2n, są zgodne z moimi.

3. Odmienna struktura jądra w poszczególnych tkankach

Jądra posiadające chromocentry lub euchromocentry stanowią szczególnie dogodny materiał do tego rodzaju obserwacji ze względu na uchwytne z punktu widzenia morfologicznego zmiany dotyczące chromatyny. Toteż zagadnienie to interesowało wielu badaczy. Wyniki ich spostrzeżeń można podzielić na dwie grupy: 1) różnicowaniu komórek towarzyszy zmniejszanie się liczby chromocentrów, 2) obserwacje przeciwne — w miarę dyferencjacji komórek zwiększa się ilość lub wielkość chromocentrów.

Do pierwszej konkluzji doprowadzają obserwacje G. Archambault 1937), który twierdził, że u *Eranthis hiemalis* chromocentry są liczniejsze w jądrach tkanek merystematycznych, niż zróżnicowanych. Podobnie Hurel-Py (1939) znalazła w strefach merystematycznych korzeni powietrznych *Vanilla planifolia* około 32 euchromocentrów o różnym kształcie; w komórkach zróżnicowanych liczba euchromocentrów była zmienna, ale niższa niż w komórkach merystematycznych; jednak w komórkach rafidowych autorka ta znalazła do 53 euchromocentrów.

Natomiast zwiększanie się euchromocentrów w tkankach degenerujących, np. w czepeczku stwierdził de Smet (1919) u *Lupinus albus* i Doutreligne (1933) u dwóch gatunków *Luffa*. J. Doutreligne (1939) uważa zwiększanie się euchromocentrów za oznakę przejścia ze stadium ineterfazy do stadium ostatecznego spoczynku. W tkankach zróżnicowanych np. w miękiszu może się zwiększać objętość i liczba euchromocentrów, jak to stwierdzili Guilliermond i Gautheret (1937) u rzodkiewki. Delay 1948) stwierdza u *Leguminosae* jedynie powiększanie się chromocentrów, zaś u *Cucumis sativus* (1946—47) obserwowała ona wzrost ilości euchromocentrów z 15—16 w tkance merystematycznej do 20—40 w tkankach zróżnicowanych. Hocquette i Prudhomme (1952) obserwowali podobne zjawisko u *Phaseolus vulgaris*.

Buvat (1942) zauważył u *Brimeura amethystina* różnicę w strukturze jąder w różnych tkankach: w merystemie jądra były typu siateczkowatego z chromocentrami umieszczonymi na włókienkach siateczki, a w jądrach tkanek zróżnicowanych chromocentry nie przylegały do włókienek siateczki.

Szczególnie ciekawe są rezultaty badań G. Malvesin-Fabre (1945) nad 21 gatunkami z rodziny *Araceae*. Autor ten stwierdził, że młode komórki mają jądra o strukturze siateczkowatej z chromocentrami. W okresie wzmożonego metabolizmu (np. w komórkach wydzielniczych, w komórkach tapetum) struktura jąder staje się bardziej delikatna: chromocentry są bardzo drobne. W okresie degeneracji — przeciwnie: chromocentry stają się większe i niekiedy zlewają się ze sobą. Malvesin-Fabre komentując te zjawiska wysuwa hipotezę, że im intensywniejszy jest metabolizm komórki na tym drobniejsze i regularniej rozłożone części podzielona jest chromatyna.

Obserwacje moje dotyczące wzrostu wielkości euchromocentrów w miarę różnicowania się komórki oraz wyglądu euchromocentrów w komórkach degenerujących mogłyby potwierdzić hipotezę Malvesin-Fabre (l. c.), a obserwacje nad jądrami *Lupinus albus* wskazywałyby, że dyferencjacji komórek towarzyszy także wzrost liczby euchromocentrów.

Specjalną uwagę zwraca sprawa liczby euchromocentrów w jądrach komórek merystematycznych. Niższa liczba euchromocentrów w tkankach merystematycznych była podkreślona przez de Zeeuwa (1936) u *Lupinus luteus*, a szczególnie przez Doutreligne (1939). Autorka ta *u Pitcairnea pulverulenta*, gdzie 2n = 50 znalazła dla 15 jąder następujące liczby euchromocentrów: 34, 32, 29, 31, 28, 35, 27, 26, 26, 27, 28, 29, 31, 33, 32; u *Lindmannia* (2n wynosi ponad 100) dla 5 jąder liczba euchromocentrów wynosiła 21, 21, 22, 22, 23; u *Gossypium herbaceum* (2n = 26) dla 10 jąder — 10, 10, 11, 13, 14, 14, 14, 16, 16, 18. Także moje

obserwacje nad jądrami komórek merystematycznych *Lupinus albus* i *L. luteus* wskazują, że często jądra te posiadają mniejszą liczbę euchromocentrów niż 2n chromozomów.

Doutreligne dla wyjaśnienia tego zjawiska rozpatruje 4 hipotezy: 1) euchromocentry — lub niektóre z nich — dzielą się w czasie profazy, 2) pewne euchromocentry są zespolone ze sobą w interfazie, a w profazie rozdzielają się, ewoluując w poszczególne chromozomy, 3) pewne euchromocentry tworzą się de novo w profazie i ulegają bezpośredniej transformacji w chromozomy, 4) niektóre euchromocentry z powodu swych małych wymiarów tracą zupełnie lub prawie swą chromatyczność w interfazie i z tego powodu są niewidoczne. Doutreligne uważa, iż dwie pierwsze hipotezy nie znajdują w jej materiale oparcia w faktach. Autorka ta przypuszcza prawdopodobieństwo trzeciej hipotezy, natomiast czwartą — w zastosowaniu do badanego przez siebie materiału, uważa za całkowicie realną.

Z obserwacji na moim materiale wynika duże prawdopodobieństwo trzeciej hipotezy Doutreligne. Pozytywna reakcja kariolimfy jąder merystematycznych na odczynnik Schifta-Feulgena wskazuje, że znajduje się w niej kwas dezoksyrybonukleinowy; w jądrach komórek zróżnicowanych kwas dezoksyrybonukleinowy skupia się jedynie na euchromocentrach. W komórkach merystematycznych kwas dezoksyrybonukleinowy jest rozproszony w całej kariolimfie — i w tym mogłaby leżeć przyczyna mniejszych wymiarów i mniejszej ilości euchromocentrów w jądrach merystematycznych. (Z drugiej strony bezbarwność kariolimfy jąder tkanek zróżnicowanych można by tłumaczyć większym jej rozrzedzeniem, a więc i większym rozproszeniem kwasu dezoksyrybonukleinowego — jądra tkanek zróżnicowanych są dużo większe od jąder merystematycznych). O ile słuszne jest moje przypuszczenie, że w jądrach merystematycznych kwas dezoksyrybonukleinowy jest w szczególnie dużych ilościach w kariolimfie — to byłoby ono zgodne z wyżej cytowaną hipotezą Malvesin-Fabre o dużym rozproszeniu i regularnym rozłożeniu chromatyny w jądrach o aktywnym metaboliźmie.

Różowe zabarwienie kariolimfy po reakcji Feulgena stwierdzili Guilliermond i Gautheret (1937), a także Delay (1940) u szeregu gatunków z rodziny *Leguminosae*. Jednak Delay (1948) stwierdza, że enchylema intensywniej reaguje na odczynnik Schiffa w tkankach zróżnicowanych lub degenerujących, niż w tkankach merystematycznych.

4. Zagadnienie „euchromocentrów jąderkowych"

Okrągłe lub wydłużone utwory znajdujące się przy jąderku były opisywane wielokrotnie; niestety nie zawsze była definiowana ich naj-

ważniejsza cecha cyto-chemiczna, tzn. obecność kwasu dezoksyrybonukleinowego. Do tego rodzaju obserwacji należą spostrzeżenia Archambault (1937) u *Eranthis hiemalis,* gdzie autor ten znalazł 1, 2 lub 3 ziarnistości, E. Benoist (1937) u *Salvia barrelieri* znalazł 1 „protuberance" przy jąderku, u *Salvia austriaca* — 4.

Większa część autorów — na podstawie reakcji Feulgena — uważa te ciałka za elementy o charakterze chromatynowym: G. Sprumont (1928) u *Ornithogallum narbonense,* H. Sorokin (1929) u *Anemone thalictroides, Ranunculus acris, R. chius;* V. Ghimpu (1930) u *Hordeum* znalazł „les granulations chromatiques", znajdujące się koło jąderka w ilości 1 lub 2; Eichhorn (1933a) u bawełny, u *Sinapis nigra* (1933b), u *Fatshedera Lizei* (1933c); Dangeard (1934) u *Lathrea clandestina* — nazywa je „les chromocentres satellites du nucléole"; R. Gauvadan (1936) u *Scilla peruviana* — określa je jako „les corpuscules Feulgen-positifs perinucléolaires'; Gauvadan i Pelletier (1936) u *Aesculus hippocastanum* — w komórkach somatycznych odnaleźli 1 lub 2 takie ciałka, natomiast w komórkach macierzystych pyłku — z zasady 1; Gauvadan (1937) u *Lupinus albus, Quercus, Phaseolus* — jeden lub więcej tego rodzaju utworów; Guilliermond i Gautheret (1937) u rzodkiewki stwierdzili istnienie ciałek natury prochromozomowej; podkreślają oni brak stałości w liczbie i w kształcie; Delay (1940) znalazła takie utwory u szeregu gatunków z rodziny *Leguminosae;* Dangeard (1946) u *Tropeaolum majus;* Buvat (1952) u *Myosurus minimus* i *Lupinus albus.*

Osobną uwagę zwracają badania Hurel-Py (1936) nad *Allium cepa, Hyacinthus, Iris germanica, Elodea canadensis* — a więc nad roślinami, których jądra mają strukturę bądź siateczkowatą, bądź siateczkowatą z chromocentrami. Autorka ta, stosując reakcję Feulgena, odnalazła wewnątrz jąderka ziarnistości chromatynowe połączone, lub nie mające połączenia z chromatyną jądra (jak u *Allium cepa),* lub pętle złożone z nici chromatynowych wpuklone do jąderka.

Pewna część autorów traktuje utwory znajdujące się przy jąderku jako ciałka identyczne z jąderkiem („protuberance nucléolares"): Eichhorn (1935) u *Cochlearia i Begonia,* de Zeeuw (1936) u *Lupinus luteus,* Eichhorn i Franquet (1936a i b) u *Asclepias cornuti* i *Koelreuteria paniculata,* J. Hamel (1937) u *Begoniaceae,* Eichhorn (1938a) u *Acacia* oraz (1938b) u kilku gatunków *Phaseolus,* Doutreligne (1939) u *Coffea arabica,* Hamel (1939) u kilku gatunków z rodziny *Loasaceae,* Delay (1940) u *Coronilla viminalis,* Hocquette i Prudhomme (1952) u *Phaseolus vulgaris.*

Zaobserwowano także, że mogą obok siebie egzystować zarówno utwory o charakterze jąderkowym, jak i ziarnistości chromatynowe: Hu-

r e l - P y (1936 i 1937) u *Elodea canadensis*, D e l a y (1940) u *Ceratonia siliqua*.

Ze względu na to, że w moim materiale występowały jedynie utwory o charakterze chromatynowym, w dalszym ciągu niniejszych uwag będę się zajmować tylko tego rodzaju ziarnistościami.

Ziarnistości te interpretowano jako interfazalną formę satelitów. S p r u m o n t (1928) u *Ornithogallum narbonense* w ten sposób tłumaczy granulacje znajdujące się przy jąderku; S o r o k i n a (1929) u *Anemone thalictroides, Ranunculus acris, R. chius*, „nukleosomy" identyfikuje z satelitami; H e i t z (1933) u *Allium cepa* rozpoznaje w niektórych chromocentrach trabanty — leżą one zawsze na jąderku; D e l a y (1946—1947) u *Cucumis sativus* uważa, że nadliczbowe w stosunku do chromozomów prochromozomy są satelitami (u *Cucumis sativus* 2n = 14, w jądrach spotyka się 15—16 chromocentrów. Przeciwnego zdania jest d e Z e e u w (1936), który stwierdza, że widywane podczas mitozy satelity były zawsze mniejsze, niż ziarnistości spotykane przy jąderku w jądrze interfazalnym.

G. H a a s e - B e s s e l (1928) badając meiozę u trzech gatunków *Anthurium* dochodzi do interesujących wniosków dotyczących łączności między jąderkiem a trabantami. Autorka ta uważa, że trabanty leżące w jądrze spoczynkowym na jąderku adsorbują pewne substancje z jąderka — obserwowała ona na jąderku granulacje o charakterze chromatynowym, które zostawały wcielone za pośrednictwem trabanta do chromozomu.

Wydaje mi się, że utwory o charakterze chromatynowym, znajdujące się przy jąderku u *Lupinus albus* i *L. luteus*, są właściwymi euchromocentrami o funkcjach analogicznych, jakie przypisuje H a a s e - B e s s e l (l. c.) trabantom. Euchromocentry jąderkowe posiadałyby więc specjalny charakter i funkcje w jądrze metabolicznym.

Za naturą euchromocentryczną tych ziarnistości przemawiałyby następujące argumenty: 1) występowanie w nich kwasu dezoksyrybonukleinowego, 2) obraz profazy, wskazujący, że granulacje te ulegają — w ścisłej łączności z jąderkiem — transformacji w nitkę chromozomu.

Przypuszczenie moje o szczególnie aktywnym charakterze euchromocentrów jąderkowych opieram na następujących przesłankach: 1) Chromocentry, a więc i euchromocentry są z zasady — jak to ustalił E. H e i t z (1929 i 1933) — elementami heterochromatycznymi. Są to odcinki chromozomów, które nie przechodzą regresji telofazowej. 2) Prace T. C a s p e r s s o n a i jego szkoły (1950) wskazują na duże pokrewieństwo w składzie chemicznym między heterochromatyną a jąderkiem. Główna różnica polega na braku kwasu dezoksyrybonukleinowego w jąderku. Zespół heterochromatyna-jąderko gra dużą rolę w syntezach białkowych i meta-

bolizmie jądra. Caspersson (l. c.) operuje przykładem przylegania heterochromatycznych obszarów chromozomu do jąderka w jądrze gruczołu śliniankowego u *Drosophila*. Może podobnym przykładem dla komórki roślinnej mogłoby być obserwowane na moim materiale zespolenie euchromocentrów jąderkowych — elementów heterochromatycznych — z jąderkiem. 3) Zmienność kształtu euchromocentrów jąderkowych, obserwowana w tej samej tkance, mogłaby wskazywać na narastanie i ubywanie substancji gromadzącej się w nich.

Dangeard (1934) obserwując podobne utwory o charakterze chromatynowym u *Lathrea Clandestina* uważa za prawdopodobne, iż są one wynikiem twórczej działalności jąderka. Dangeard (l. c.) stwierdził ścisłą zależność między „bourgeonement des nucléoles" a rolą troficzną komórki: pączkowanie to jest szczególnie obfite w komórkach tapetum. Autor ten uważa, że granulacje tego typu nie mają nic wspólnego z właściwymi chromocentrami; dla odróżnienia obu rodzajów chromocentrów proponuje pierwsze nazywać „les chromocentres de nucléoline", drugie — „les chromocentres de chromatine".

Na podstawie moich obserwacji mogę się zgodzić ze stanowiskiem Dangearda tylko co do niewątpliwej łączności morfologicznej i fizjologicznej między euchromocentrami jąderkowymi a jąderkiem: co do charakteru tych utworów, to przypuszczam, że są to właściwe euchromocentry, tzn. że w profazie stanowią ośrodek wyróżnicowywania się chromozomu.

Dowód dodatkowy na pewne podobieństwo między euchromocentrami jąderkowymi a jąderkiem może stanowić wspólna obu tym elementom oporność na różnicowanie po hematoksylinie; zjawisko to stwierdziłam u obu gatunków łubinu. Podobne obserwacje podają Gauvadan i Pelletier (1935) u *Helleborus foetidus* oraz Delay (1940).

5. Jąderko podczas mitozy

W jądrach, posiadających chromocentry, jąderko bądź zanika w profazie, bądź dzieli się przez przewężenie w metafazie; tworzone w ten sposób połówki wędrują do biegunów wrzeciona i są tam widoczne jeszcze podczas anafazy, a następnie zanikają, ulegając prawdopodobnie rozpuszczeniu w cytoplazmie, lub też szczątki jąderka macierzystego zostają wcielone do potomnych jąder telofazowych. Takie obserwacje były poczynione u szeregu roślin: Ghimpu (1929) u *Acacia*, B. Némec (1930) u łubinu białego, Eichhorn (1933a) u bawełny, u *Fatshedera Lizei* (1933c), u *Cochlearia* (1935), de Zeeuw u *Lupinus luteus* (1936), Guilliermond i Gautheret (1937) u rzodkiewki, Eichhorn (1938a) u *Acacia* i *Phaseolus* (1938b), Delay (1940) u *Lupinus albus* i *Phaseolus vulgaris*.

Na moim materiale obserwowałam podobne zachowanie się jąderka. jak wymienieni autorzy, z tym, że jąderko nie zawsze ulega podziałowi w metafazie; często występuje podczas metafazy w postaci kropli zawieszonej w płaszczyźnie równikowej wrzeciona.

Ostatnio A. Bajer (1953) przeprowadził badania nad mechanizmem eliminacji jąderek w przypadkach, kiedy są one zachowane podczas meta- i anafazy, a niekiedy i telofazy. Autor ten przypuszcza, że wzrastające na długość włókna wrzeciona kariokinetycznego są czynnikiem powodującym wypychanie jąderek ku biegunom.

Stopniowe zmniejszanie się jąderka podczas metafazy oraz pojawianie się na jąderku kwasu dezoksyrybonukleinowego mogłoby wskazywać na udział jąderka w powiększaniu (rozrastaniu) się chromatyd. Wg obserwacji szeregu autorów chromozomy w trakcie metafazy intensywnie zwiększają swą objętość, tak że anafazowe chromozomy są wymiarów takich, jak macierzyste chromozomy w prometafazie.

Czynna rola jąderka przy tworzeniu matrix wynika z badań cytochemicznych Casperssona i jego szkoły (1950). Na podobnym stanowisku stoją J. B. Serra i A. Queiroz-Lopes (1945) oraz de Zeeuw (1936).

Natomiast Eichhorn w swoich pracach (1933b i 1935) wyraża pogląd, że jąderko absolutnie nie bierze udziału w tworzeniu się matrix, Eichhorn i Franquet (1936b) u *Koelreuteria paniculata*, mimo iż stwierdzają „rozpuszczanie" się części substancji jąderkowej w trakcie mitozy, wykluczają, aby tworzenie się chromozomów było związane z jąderkiem. Autorzy ci argumentują tym, że w momencie, kiedy chromozomy osiągają ostateczne wymiary, jąderko nie jest zmienione. Temu ostatniemu twierdzeniu przeczą zarówno ich własne obserwacje, zawarte w tej samej pracy o „rozpuszczaniu" się jąderka, jak i moje — ubywanie substancji jąderkowej w toku mitozy, do momentu anafazy.

Koncepcja związku między jąderkiem a matrix ma zresztą wielu przeciwników (np. prace Fernandesa i Serra, 1944 oraz Resende, 1945).

De Litardière (1935, cytuję za Delay, 1940) opisał u *Lupinus polyphyllus* cykl jąderka podczas mitozy; stwierdza on, że na początku metafazy jąderko resorbuje się do wrzeciona, a w telofazie powstaje z substancji fuzorialnej. Niezależnie od de Litardière'a Doutreligne (1939) obserwując zanik jąderka w profazie z jednoczesnym pojawieniem się wrzeciona wysuwa przypuszczenie, że jąderko pojawiające się w telofazie powstaje z kondensacji substancji fuzorialnej; kondensacja ta jest w ścisłym kontakcie z chromozomami i — być może — pod ich wpływem.

Na podstawie moich spostrzeżeń nie mogę się zgodzić ze stanowiskiem Doutreligne, ponieważ podczas metafazy, a często także anafazy jąderko, a raczej jego fragmenty, występują równocześnie z wrzecionem.

Profesorowi dr F. Skupieńskiemu i prof. dr A. Wałek-Czerneckiej pragnę wyrazić głęboką wdzięczność za cenne wskazówki i rady.

Streszczenie wyników

1. Obserwacje przyżyciowe dokonane na skórce hypokotyla *Lupinus albus* L. i *L. luteus* L. wykazały, że w jądrach obu tych gatunków brak jest siateczki i jakichkolwiek struktur nitkowatych. Jedynymi elementami morfotycznymi jądra są euchromocentry, znajdujące się przy błonie jądrowej. Przy jąderku znajdują się zwykle dwa utwory kształtu pałeczkowatego, umieszczone na przeciwległych krańcach jąderka.
2. Ciałka znajdujące się przy jąderku — podobnie jak i euchromocentry — reagują pozytywnie na odczynnik Schiffa i w profazie przekształcają się w chromozomy. Utwory te zostały nazwane euchromocentrami jąderkowymi.
3. U *Lupinus albus* L. najczęstsza liczba euchromocentrów w jądrze wynosi 28 + 2 euchromocentry jąderkowe, razem 30; u *L. luteus* L. euchromocentrów jest około 50 + 2 euchromocentry jąderkowe.
4. Ustalono liczbę chromozomów somatycznych: dla łubinu białego $2n = 30$, dla łubinu żółtego $2n = 52$. Chromozomy są krótkie: 3—6μ, proste lub lekko zakrzywione.
5. Najczęściej liczba euchromocentrów wynosi tyle, ile liczba chromozomów u danego gatunku. Jednak zestawienie dokonane dla *Lupinus albus* wskazywałoby, że liczba euchromocentrów jest zmienna w obrębie tej samej tkanki; kierunek tej zmienności jest różny w różnych typach tkanek. Dla jąder tkanki merystematycznej charakterystyczna liczba euchromocentrów wynosi tyle, co liczba chromozomów, lub jest niższa. W miarę różnicowania się tkanek zwiększa się liczba i wielkość euchromocentrów. W denegerujących komórkach czepeczka euchromocentry są duże i nieforemne, a ilość ich jest z reguły niższa od 2n chromozomów.
6. Jąderko jest zwykle zachowane podczas metafazy w postaci kropli zawieszonej przy równiku wrzeciona kariokinetycznego. Niekiedy występuje ono w anafazie pod postacią granulki, znajdującej się przy biegunie komórki, poza wrzecionem. W miarę przebiegu mitozy jąderko stopniowo się zmniejsza.

7. Stwierdzono, że podczas metafazy pewne fragmenty jąderka reagują pozytywnie na odczynnik Schiffa.
8. Na podstawie badań własnych oraz danych z literatury można wyprowadzić następujące przypuszczenia:

I. Liczba i wielkość euchromocentrów jest charakterystyczna dla typu tkanki: chromatyna jąder tkanki merystematycznej występuje w postaci najbardziej rozproszonej; w komórkach degenerujących chromatyna jest skupiona w stosunkowo duże agregaty.

II. Euchromocentry jąderkowe posiadają prawdopodobnie dwojaki charakter: z jednej strony są one właściwymi euchromocentrami, z drugiej — stanowią one wraz z jąderkiem układ szczególnie aktywny w metabolizmie jądra.

III. Jąderko podczas pro- i metafazy jest w ścisłym kontakcie z chromozami. Hipotezy o udziale jąderka w tworzeniu wrzeciona kariokinetycznego nie znajdują w moim materiale potwierdzenia.

RESUMÉ

1. Les observations vitales faites sur l'épiderme de l'axe hypocotylé de *Lupinus albus* L. et *L. luteus* L. ont prouvé que les noyaux de ces deux espèces ne renferment ni d'éléments réticulaires ni d'éléments filamenteux. Uniques éléments morphologiques sont représentés par euchromocentres, situés tous près de la membrane nucléaire. Le nucléole est accompagné habituellement par deux corpuscules en forme de bâtonnéts fixés en deux points opposés.

2. Les corpuscules nucléolaires donnent — paréillement aux euchromocentres — la réaction positive avec le réactif de Schiff et ils se transforment, dans la prophase, en chromosomes.

3. Chez *Lupinus albus* le nombre le plus fréquant d'euchromocentres est de 28 ainsi que 2 euchromocentres nucléolaires; chez *L. luteus* il y a 50 euchromocentres et 2 euchromocentres nucléolaires.

4. On a établi le nombre de chromosomes somatiques: 2n = 30 pour *Lupinus albus* L. et 2n = 52 pour *Lupinus luteus* L. Les chromosomes sont courts (3—6 μ), droits ou légèrement recourbés.

5. Habituellement le nombre d'euchromocentres correspond au nombre de chromosomes. Mais le relevé pour le lupin blanc montre que ce nombre est variable dans le même tissu; les limites de cette variabilité sont différentes dans des différents types de tissus. Dans les noyaux du méristème il y a autant d'euchromocentres qu'il y a de chromosomes, ou un nombre plus reduit. A mesure que les tissus subissent leur différentiation, le nombre et les dimensions d'euchromocentres augmentent. Dans les cellules dégénérescentes de la coiffe les euchromocentres sont grands et difformes et leur nombre est d'habitude plus bas que 2n chromosomes.

6. Le nucléole est habituellement conservé pendant la métaphase sous forme d'une goutte suspendue près de la plaque équatoriale. Parfois il se présente dans l'anaphase sous forme d'un granule situé au pôle de la cellule, en dehors du fuseau caryocinétique. A mesure que la mitose avance, le nucléole diminue progressivement son volume.

7. On a constaté que pendant la métaphase certains fragments de nucléole donnent la réaction positive avec le réactif de Schiff.

8. En vertu de nos propres recherches et des données tirées de la littérature nous nous permettons de formuler des conclusions suivantes:

I. Le nombre et les dimensions d'euchromocentres sont caractéristiques pour chaque type de tissus: la chromatine des noyaux du méristème paraît à l'état dispersé au maximum; dans les cellules en dégénérescence la chromatine forme des agrégats relativement grands.

II. Les euchromocentres nucléolaires possèdent probablement un double caractère: ou ce sont de véritables euchromocentres, ou constituent-ils, en association avec le nucléole, un système particulièrement actif dans le métabolisme du noyau.

III. Les nucléoles pendant la pro- et métaphase sont en contact étroit avec les chromosomes. Les hypothèses concernantes la participation du nucléole dans la formation du fuseau ne trouvent pas de confirmation dans notre matériel.

LITERATURA

Archambault G., 1937 — Notes sur le noyau de *l'Eranthis hiemalis*. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 2: 227—240.

Bajer A., 1953 — Obserwacje nad strukturą wrzeciona i nie zanikającymi jąderkami. Acta Soc. Bot. Pol. 22: 652—666.

Benoist E. 1937 — Recherches caryologiques sur quelques espèces du genre *Salvia*. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 2: 415—439.

Buvat R., 1942 — Structure du noyau chez *Brimeura amethysina* (Liliacées). C. R. Soc. Biol. 136: 430—431.

Buvat R., 1952 — Structure, évolution et fonctionement du méristème apical de quelques Dicotylédones. Ann. Sc. Nat. Bot. 13: 199—300.

Caspersson T. O., 1950 — Cell growth and cell function. 185 pp. New York, W. W. Norton and Comp. Inc.

Dangeard P., 1934a — Les chromocentres du noyau et leurs relations avec les nucléoles. C. R. Soc. Biol. 117: 375—376.

Dangeard P., 1934b — Sur le bourgeonement des nucléoles observé chez le *Lathrea Clandestina* et chez quelques plantes à prochromosomes. C. R. Sc. 198: 1627—1629.

Dangeard P., 1942 — Interprétation de la structure dans les noyaux euchromocentriques. C. R. Soc. Biol. 136: 549—551.

Dangeard P., 1946 — Sur les chromocentres rattachés aux nucléoles. C. R. Ac. Sc. 223: 253—254.

Darlington C. D. and Janaki Ammal E. K., 1945 — Chromosome atlas of cultivated plants. 397 pp. London. G. Allen and Unwin. Ltd.

Delay C., 1940 — Recherches sur le noyau des Légumineuses. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 4: 183—230.

Delay C., 1946-47 — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 9: 169—222.

Delay C., 1948 — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 10: 103—228.

Doutreligne J., 1933 — Chromosomes et nucléoles dans les noyaux du type euchromocentriques. La Cellule, 42: 31—100.

Doutreligne J., 1939 — Les divers „types" de structure nucléaire et la mitose somatique chez les Phanérogames. La Cellule, 48: 191—209.

Eichhorn A., 1930a — Aperçus sur le noyau à l'état quiescence Rev. Gen. Bot. 42: 449—456.

Eichhorn A., 1930b — Sur la notion de prochromosomes et de chromocentres. C. R. Soc. Biol. 104: 854—856.

Eichhorn A., 1933a — La mitose somatique du Cottonier. C. R. Soc. Biol. 112: 260—262.

Eichhorn A., 1933b — Sur l'existence de prochromosomes dans les noyaux du *Sinapis nigra*. C. R. Soc. Biol. 112: 535—536.

Eichhorn A., 1933c — La mitose somatique chez la *Fatshedera Lizei*. C. R. Soc. Biol. 112: 744—746.

Eichhorn A., 1933d — Observations vitales sur les noyaux à structure non-réticulée. C. R. Soc. Biol. 112: 1625—1626.

Eichhorn A., 1934 — Le noyau et sa division chez le Lupin. C. R. Soc. Biol. 115: 1064—1065.

Eichhorn A., 1935 — Nouvelle contribution à l'étude des végétaux à prochromosomes et à chromocentres. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 1: 150—172.

Eichhorn A., 1938a — Etude caryologique de trois espèces d'Acacia. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 3: 54—62.

Eichhorn A., 1938b — Etude caryologique de quelques Phaseolus. C. A. Ac. Sc. 206: 1188—1191.

Eichhorn A. et Franquet R., 1934 — A propos de la réaction nucléale du Feulgen. C. R. Soc. Biol. 117: 326—328.

Eichhorn A. et Franquet R., 1936a — Numération chromosomique et l'étude da la mitose somatique chez Asclepias cornuti. C. R. Ac. Sc. 202: 776—778.

Eichhorn A. et Franquet R., 1936b — Numération chromosomique et l'évolution nucléaire chez le *Koelreuteria paniculata*. C. R. Ac. Sc. 202: 1609—1611

Fernandes A. et Serra J. A., 1944 — Euchromatine et hétérochromatine dans leurs rapports avec le noyau et le nucléole Bol. Soc. Brot., 2-me série, 19: 67—117.

Gauvadan P., 1936 — Sur les adhérences de la chromatine thymonucléique à l'appareil nucléolaire dans les noyaux somatiques et dans les noyaux des microsporocytes chez Scilla peruviana. C. R. Soc. Biol. 121: 1072—1074.

Gauvadan P., 1937 — Sur le devenir du nucléole pendant la caryocinèse et sur ses rapports généraux avec la chromatine thymo-nucléique. C. R. Ac. Sc. 204: 287—288.

Gauvadan P. et Pelletier M., 1936 — Sur deux nouveaux cas d'adhérence da la chromatine thymo-nucléique au nucléole dans les noyaux d'Aesculus hippocastanum et Helleborus foetidus. C. R. Soc. Biol. 121: 1329—1331.

Ghimpu V., 1929 — Contribution à l'étude chromosomique des Acacia. C. R. Ac. Sc. 188: 1429—1431.

Ghimpu V., 1930 — Recherches cytologiques sur les genres: Hordeum, Acacia, Medicago, Vitis et Quercus. Arch. d'Anat. Micr. 26: 135—250.

Guilliermond A. et Gautheret R., 1937 — Contribution à l'étude de la strucutre du noyau dans les cellules végétales: Noyaux à réticulum chromatique et noyaux à prochromosomes. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 2: 354—375.

Haase-Bessel G., 1928 — Karyologische Untersuchungen an *Anthurium Andreanum, A. Scherzerianum* und *A. magnificum*. Planta, 6: 767—789.

Hamel J., 1937 — Etudes caryologiques sur quelques Bégoniacées. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 2: 392—413.

Hamel J., 1939 — Etude de la mitose somatique et numération chromosomique chez quelques Loasacées. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 3: 153—172.

Heitz E., 1929 — Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren. Planta 7: 274—284.

Heitz E., 1933 — Die Herkunft der Chromocentren. Planta, 18: 571—636.

Hocquette M. et Prudhomme A., 1952 — Le noyau quiescent dans l'axe hypocotylé de *Phaseolus vulgaris* L. C. R. Ac. Sc. 254: 1303—1305.

Hurel-Py G., 1936 — Le nucléole des végétaux supérieurs et la réaction de Feulgen. C. R. Soc. Biol. 121: 5—7.

Hurel-Py G., 1937 — Les réactions de Feulgen sur la cellule végétale. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 2: 67—76.

Hurel-Py G., 1939 — Etude des noyaux végétatifs de *Vanilla planifolia*. Rev. Cyt. et Cytoph. vég. 3: 129—133.

Johansen D. A., 1940 — Plant microtechnique. 523 pp. New York and London, McGraw-Hill Book Comp., Inc.

Lesley M. M., 1938 — The relation between satellite size and nucleolus size in three races of *Solanum lycopersicum*. Genetics, 23: 485—493.

Malvesin-Fabre G., 1945 — Relations entre l'état de division de la chromatine et l'intensité du métabolisme cellulaire. C. R. Ac. Sc. 221: 636—637.

Němec B., 1930 — Nauka o buňce anatomie rostlin. 705 pp. Praha, Adventinum.

Olszewska M. J., 1954 — Powstawanie komórek dwujądrowych drogą amitotyczną i mitotyczną u *Lupinus albus* L. i *L. luteus* L. Acta Soc. Bot. Pol. 23: 59—68.

Resende F., 1945 — Hétérochromatine. Portug. Acta Bol. (A), 1: 139—173.

Serra J. A. et Queiroz-Lopes A., 1945 — Donnés pour une cytophysiologie du nucléole. I. Activité nucléolaire pendant la croissance de l'oocyte chez les *Helicideae*. Portug. Acta Biol. (A) 1: 51—94.

De Smet E., 1914 — Chromosomes, prochromosomes et nucléoles dans quelques Dicotylées. La Cellule, 29: 333—377.

Sorokin H., 1929 — Idiograms, nucleoli and satellites of certain *Ranunculaceae*. Am. Journ. of Bot. 16: 407—420.

Sprumont G., 1928 — Chromosomes et satellites dans quelques espèces d'Ornithogallum. La Cellule, 38: 269—292.

Tuschnjakowa M., 1935 — Über die Chromosomen einiger Lupinus-Arten. Der Züchter, 7: 169—173.

de Zeeuw J., 1936 — Recherches sur les noyaux euchromocentriques et leurs division. *(Lupinus luteus* et *L. hirsutus). La Cellule,* 44: 389—410.