

Z Zakładu Zoologii Ogólnej i Ewolucjonizmu Wydziału Przyrodniczego U. M. C. S.
Kierownik: prof. dr Henryk Raabe

Henryk RAABE

Aparat jądrowy *Urostyla grandis* Ehrbg
Appareil nucléaire d'*Urostyla grandis* Ehrbg

Część II. Aparat jądra dużego
Partie II. Appareil macronucléaire

Praca niniejsza obejmuje studia nad aparatem jądra dużego czyli makronukleolarnym *Urostyla grandis* Ehrbg.

Jak zaznaczyliśmy w cz. I (H. Raabe 1946). Aparat jądrowy *Urostyla grandis* u formy dojrzałej składa się ze stukilkudziesięciu Ma i z kilku do kilkunastu Mi. W okresie troficznym życia osobnika, tj. między dwoma jego podziałami, drobne Ma, wielkości koło 7×3 mikronów, rozrzucone są na całej przestrzeni osobnika, przeważnie jednak w ektoplazmie. W momencie zbliżającego się podziału, Ma ulegają wewnętrznym przemianom, skulają się i w tej postaci zlewają się w jeden Ma olbrzymi, podziałowy. Wraz z powstającym przewężeniem na ciele wymocзка, wielki Ma podziałowy dzieli się na 2, 4, 8 Ma i w tym momencie następuje zazwyczaj podział wymocзка. W każdym z dwóch wymoczków potomnych następują dalsze podziały Ma, w rezultacie których odtwarza się normalna ilość tych jąder w każdym osobniku. Zachodzące równocześnie podziały Mi zostały przedstawione w części I-ej.

Hodowle *Urostyla grandis* przedstawione zostały w części I-ej. Metody utrwalania i barwienia polegały na badaniu wymocзка w całości i na skrawkach. Wymocзки w całości utrwalane były na szkiełkach podstawowych sublimatem alkoholowym zakwaszonym; do krajania — tym samym odczynikiem, płynem Bouina bądź płynem Flemminga mocnym. Materiał sublimatowy był barwiony w całości i na skrawkach metodą

Manna, triaciden w/g. Ehrlicha-Biondi-Heidenhaina oraz hematoksyliną Delafielda i eozyną; podobnie traktowany był na skrawkach materiał utrwalony płynem Bouina. Po utrwaleniu płynem Flemminga barwiony był metodą Altmanna, fuksyną kwaśną różnicowaną w alkoholu z kw. pikrynowym. Ze względu na trudności techniczne niemożliwe do przewyciężenia w okresie wykonywania tej pracy, nie stosowana była reakcją nuklearna Feulgena, tak, że dane w tym zakresie czerpane były z pracy Tittlera (1935) nad jądrami tejże *Urostyla grandis*, który tę reakcję stosował.

W literaturze znajdujemy dane fragmentaryczne o aparacie jądrowym *Urostyla grandis* w pracach Bergh'a (1889), Faure-Frémiet (1911) i kilku innych autorów; jedyną pracą gruntowną, dotyczącą tego aparatu jest praca Tittler'a (1935). Reichenow (1928) podaje pewne dane o jądrach gatunku pokrewnego, *Urostyla weissei*. Wyniki moich badań niecałkowicie pokrywają się z rezultatem prac moich poprzedników.

Ponadto znajdujemy w literaturze liczne prace, dotyczące aparatu jądrowego form zbliżonych budową do *Urostyla grandis*, tj. posiadających liczne Ma, oraz przechodzących w rozwoju Ma stadium t. zw. wstęgi jądrowej. Wykaz ich umieszczony jest w cz. I-ej. a wykaz prac dotyczących wstęgi jądrowej w ustępach pracy niniejszej, omawiających wspomnianą wstęgę.

Budowa Ma

Ma u *Urostyla grandis* w okresie troficznym przedstawiają się, na materiale utrwalonym, u tego samego osobnika, jako ciała zazwyczaj jednakowego kształtu, najczęściej owalnego (Tab. VII, fig. 1-2). Bywają jednak osobniki, mające Ma wydłużone pałeczkowate (Tab. VII, fig. 5-6) bądź wreszcie formy przejściowej między obydwoma wspomnianymi. Jest rzeczą charakterystyczną, że tak odmienne postacie Ma, występują zazwyczaj większymi grupami w pewnych okolicach ciała osobnika. Wskazywałoby to na zależność kształtu Ma od warunków lokalnych, przestrzennych czy fizjologicznych. W osobnikach silnie nakarmionych, mających wiele dużych wodniczek odżywczych Ma miewają często kształt płaciasty bądź wieloboczny (Tab. VII, fig. 8 - 10).

Budowa wewnętrzna Ma, bez względu na kształty, jest zasadniczo jednakowa. Odróżniamy u Ma podobnie jak w innych jądrach typu »masywnego« ziarna chromatynowe, zawieszane wśród jednorodnej substancji podstawowej — karyolimfy cz. soku jądrowego oraz ciała, barwiące się wyraźnie barwnikami kwaśnymi, dla których najodpowie-

dniejszą nazwą mogłaby być nazwa ziarn kwasochłonnych cz. oksygranul, wreszcie błonę jądrową (Tab. VII fig. 1 – 10).

Ziarna chromatynowe bywają w tym samym Ma zazwyczaj jednokowej wielkości; w różnych Ma w trofozoitach wielkość ich jest również różna. Szczególniej u Ma pałeczkowatych ziarna chromatynowe są duże i skuptone bardzo gęsto. W różnych stadiach, poprzedzających podział wymocзка i towarzyszących jego podziałowi, struktura chromatyny ulega głębokim zmianom.

Ciałka kwasochłonne stanowią stały składnik Ma; występują przez cały okres troficzny życia osobnika i częściowo zanikają podczas procesów podziałowych. Mają one kształt kulek, otoczonych jasną, niebarwiącą się obwódką; czasami obwódki brak. Wielkość ich w tym samym Ma może być różna (Tab. VII, fig. 1 – 10). Najczęstsza ich wielkość sięga od 0,5 do 1,5 mikronów. W Ma płaciastych i wielobocznych, w osobnikach intensywnie żywiących się (Tab. VII, fig. 8–10) ciała kwasochłonne są szczególnie duże, zazwyczaj z dużymi obwódkami bezbarwnymi i częstokroć z przestrzenią nie barwiącą się w środku. Ciała kwasochłonne barwią się intensywnie barwnikami kwaśnymi, więc metodą Manna na czerwono, gdy chromatyna barwi się na granatowo; metodą Ehrlicha-Biondi-Heidenhaina również na czerwono gdy chromatyna na zielono. Na preparatach barwionych hematoksyliną Delafielda, różnicowanych alkoholem zakwaszonym i eozyną, nie barwią się eozyną, jednak tło ich zabarwia się lekko hematoksyliną (Tab. VII fig. 7). Hemat. Heidenhaina czerni je mocniej niż chromatynę jednak na preparatach różnicowanych nie ałunem a alkoholem kwaśnym ciała te znikają. Po utrwaleniu metodą Flemminga i barwieniu fuksyną kwaśną ciała kwasochłonne widoczne są jako ciała czerwone, podczas gdy chromatyna ma barwę ceglastą.

Tittler wykazał, że w stosunku do tych ciałek metoda Feulgena daje rezultaty negatywne; podobnie jak Reichenow (1928) u *Urostyla weissei*.

Ciała te znane są z Ma wielu *Ciliata*, jak również z jąder innych *Protozoa* pod nazwą *nucleoli* oraz są identyfikowane z nukleolami wielu komórek zwierząt tkankowych i roślin. Szereg autorów jak Meier (1920), Kijenski (1925), Kazanzeff (1928), Studitsky (1932) i inni przypisują im duże znaczenie w procesach wegetatywnych komórki. Meier uważa nukleole za rezerwuary substancji, biorących udział w procesach odżywiania się organizmu. Hofender (1930) uważa je za elementy odgrywające rolę wydzielniczą i wydzielające między innymi fermenty trawiące; rysuje on i opisuje u *Ceratium hirundinella* smugi substancji nukleolarnej wpływające z nukleoli jądra ku pobranemu przez *Ceratium* pokarmowi.

Calkins (1930) opisuje u *Ma Uroleptus halseyi* analogiczne ciała, których barwienie i inne właściwości odpowiadają podanym przezemnie i wprowadza dla nich nazwę »granules x«. Tę nazwę przyjęło szereg autorów zajmujących się *Ma* u form zbliżonych; również stosuje ją Tittler u *Urostyla grandis*. Zaniechanie nazwy »nucleoli« wydaje się zupełnie słuszne; obejmują one w istocie utwory bardzo różne i częściowo odmienne u roślin oraz zwierząt wyższych i pierwotniaków. Również ich właściwości barwne nie wszędzie można uważać za jednokowe. Jednakże samo określenie »granules x« nie podaje ich charakterystyki. Za najbardziej charakterystyczne cechy tych ziarn trzeba uważać barwienie się intensywne barwnikami kwaśnymi i nie dawanie reakcji Feulgana. Nazwa »oxygranules«, ciałek kwasochłonnych zawiera w sobie tę charakterystykę.

Ciałek kwasochłonnych nie możemy jednak uważać za jednorodne; wskazuje na to ich składnik zasadochłonny lecz również nie chromatynowy, który się ujawnia w barwieniu hematoks. Delafielda. (Tab. VII, fig. 7). Pod względem fizycznym zdają się one stanowić krople substancji płynnej na co wskazuje niebarwiająca się dokoła nich otoczka; czasami jednak konstytucja ich bywa gęstsza, skoro występują one w postaci ziarenek bez otoczki. W niektórych przypadkach budowa ich jest jeszcze bardziej złożona, skoro wewnątrz nich widzimy dość znacznych rozmiarów wodniczkę. Zmienność cech tych »nukleoli« w jądrze *Bursaria truncatella* opracował szczegółowo Poljansky (1934).

O czynnościach ciałek kwasochłonnych na podstawie materiału *Urostyla grandis* można sądzić, że występowanie ich wiąże się ściśle z procesami odżywczymi u wymocзка. Wskazuje na to występowanie ich w największej ilości i największych rozmiarach w okresie, gdy wymoczek prowadzi intensywne życie troficzne. Szczególnie dotyczy to, jak już wspomnieliśmy, *Ma* w osobnikach silnie nakarmionych. Z drugiej strony podczas procesów, prowadzących do podziału *Ma* i podczas samego podziału, ilość ciałek kwasochłonnych staje się zredukowana, albo zanika zupełnie. W niektórych przypadkach z trudem można wykazać ich istnienie; przedstawiają się one wtedy, jako słabo barwiące się, ledwo widoczne kulki. Ten fakt wskazywałby również na zmienność ich budowy chemicznej. Podkreślenie cechy kwasochłonności tych ciałek ma jeszcze to znaczenie, że pod nazwą nukleoli opisywane są również składniki chromatynowe jądra wymoczków, wydalone w pewnych przypadkach do plazmy.

Błona jądrowa *Ma Urostyla grandis* jest elementem stałym w jego strukturze. Podczas zlewania się *Ma* skulonych ulega ona rozpuszczeniu i po połączeniu się *Ma* odtwarza się na nowo. Na preparatach dobrze

zróznicowanych i barwionych metodą Manna barwi się ona na czerwono; również w ten sam sposób barwi się triacidem.

Wstęga jądrowa

Pierwszym objawem zbliżającego się podziału wymoczka są przemiany, jakie zachodzą w Ma. Przemiany te prowadzą do skulania się poszczególnych Ma, które następnie zlewają się ze sobą w jeden Ma podziałowy. Najbardziej charakterystycznym z tych objawów jest zjawianie się u Ma t. zw. wstęgi bądź szpary jądrowej (»Kernspalte« autorów niemieckich, »nuclear cleft« — Calkins 1919, »reorganisation bands« — Yocom 1918, Summers 1935, »reconstruction bands« — Griffin 1910). Jest to przestrzeń biegnąca w poprzek jądra w postaci pasa, najczęściej w środkowej jego części, a rzadziej bliżej jednego jego końca, nie barwiąca się barwnikami zasadowymi, a w znacznej swej części nie barwiąca się żadnymi wogóle barwnikami. Szerokość jej, zgodnie z określeniem podanym dla niej u *Urostyla grandis* przez Tittler'a, wynosi mniej więcej połowę szerokości Ma w miejscu gdzie przebiega. W wielu Ma wstęgę tę znaleźć możemy na końcu jądra; może ona wtedy mieć kształt nie tyle pasa, co bańki, czy pęcherzyka.

Wstęga ta wyraźnie oddzielona jest z obu stron od chromatycznych części Ma, przyczym z jednej strony ograniczona jest przez wyraźny pasek barwiący się chromatynowo (Tab. VII, fig. 11 i inne). Paska tego może być jednak niekiedy brak (Tab. VII, fig. 15, 16), a na preparatach utrwalonych metodą Flemminga można stwierdzić, że bywa on niejednorodny i może składać się z oddzielnych ziarn chromatyny. (Tab. VII, fig. 17).

W samej wstędze, na tle przestrzeni, niebarwiącej się żadnymi barwnikami, w Ma *Urostyla grandis* widzimy zawsze przebiegający przez jej środek pasek barwiący się kwasochłonne, ew. oddzielne ziarna tak samo się barwiące (Tab. VII, fig. 11–14). Wstęga jądrowa znana jest z Ma wielu *Hypotracha* i *Peritricha*. Niektórzy autorzy podają ją jako stałą cechę Ma. Jednakże według obserwacji większości autorów zjawia się ona w okresie przed podziałem wymoczka. To samo dotyczy *Urostyla grandis*, gdzie w Ma trofonta jej nie widzimy.

Dokładniej opracował wstęgę jądrową Calkins u *Uroleptus mobilis* (1919) i *Uroleptus halseyi* (1930), Kidder (1933) u *Conchophthirus mytili*, Manwell (1928) u *Pleurotricha lanceolata*. Reichenow (1928) u *Urostyla weissei* opisał jej budowę. Szczególnemu opracowaniu poddał wstęgę jądrową grono autorów amerykańskich, więc Griffin (1910) u *Euplotes worcesteri*, Yocom (1918) oraz Turner (1930)

u *Euplotes patella*, Summers (1935) u *Aspidisca lynceus*, *Diophrys appendiculata* i *Stylonychia pustulata*, wreszcie Tittler (1935) u *Urostyla grandis*.

Wymieniona grupa badaczy amerykańskich doprowadziła do wspólnej interpretacji budowy wstęgi jądrowej i jej roli w przedpodziałowej rekonstrukcji aparatu makronuklearnego. Wyniki tu przedstawionych obserwacji zdają się nie zupełnie pokrywać z poglądami tych autorów.

Tittler w pracy swojej nad *Urostyla grandis* daje opis wstęgi jądrowej, którą idąc za innymi swoimi poprzednikami nazywa »reorganisation band«. Jako składniki tej »reorganisation band« podaje: część nie barwiącą się, którą za innymi autorami nazywa »reconstruction plane«, pasek brzeżny bazofilny »solution plane« oraz w części nie barwiącej się, w sąsiedztwie paska bazofilnego przestrzeń, zajęta przez delikatne nagromadzenie bardzo drobnych ziarenek chromatynowych. Paska oksyfilnego nie podaje; jedynie wspomina albo rysuje poszczególne ziarna kwasochłonne przechodzące przez część nie barwiącą się.

Między moimi obserwacjami a podanymi przez Tittlera istnieje szereg różnic. Najważniejsza dotyczy nie uwzględniania przez tego autora paska kwasochłonego w części nie barwiącej się, który występuje zawsze i stale na moich preparatach barwionych metodą Manna bądź triacidem (Tabl. VII, fig. 11 26). Jediną przyczyną tego pominięcia przez Tittler'a muszę widzieć w tym, że autor, operując głównie preparatami barwionymi hemalaunem Mayera oraz metodą Feulgena, które nie wykazują elementów kwasochłonnych, pomijał je.

Co się tyczy warstewki delikatnych ziarenek chromatynowych w sąsiedztwie paska bazofilnego, na moich preparatach stwierdzić jej nie mogłem.

Trzecia wreszcie różnica »solution plane«, który w/g Tittlera ma zawsze charakter jednolitej, silnie bazofilnej warstewki, a według mnie składać się może z poszczególnych ziarn chromatynowych.

Wśród prac wymienionych wyżej badaczy amerykańskich najbliższy memu opisowi wstęgi jądrowej jest opis Summers'a (1935) wstęgi takiej u *Ma Aspidisca lynceus*. Mianowicie autor ten podaje, że »reorganisation band« u *Aspidisca lynceus* składa się z części nie barwiącej się czyli »reconstruction plane« i barwiącego się pasa brzeżnego »solution plane«. Przez »reconstruction plane« przebiega pasek kwasochłonny, który autor nazywa »intermediate plane«, jak podaje homogeniczny. Występowanie tego pasa kwasochłonnego odpowiada ściśle stosunkom obserwowanym przeze mnie u *Urostyla grandis*; autor uzyskał go za pomocą metody Borella, w której barwi się on na czerwono pikro-indygo-karminem. Co się tyczy innych szczegółów, obserwacje Summers'a

pokrywają się z danymi Tittler'a. Istnieje jednak różnica w opisie »pasa oksyfilnego« według Summers'a i u mnie, polegająca na tym, że według Summers'a stanowi on jednolity pasek czy prędkiej tarczkę, według mnie zaś składa się z oddzielnych, czasem zlanych ze sobą ciałek.

Wspomniane tu różnice między opisami wstęgi jądrowej podanymi przez Tittlera i Summers'a a podanymi przeze mnie, prowadzą w konsekwencji do innych nieco interpretacji budowy i roli tego przedziałowego stadium Ma.

Na podstawie swoich obserwacji wspomniana grupa autorów doszła do następującej hipotezy tłumaczącej rolę wstęgi jądrowej.

Wstęga ta według nich zjawia się na jednym końcu Ma, przechodząc przez całą długość i znika na drugim końcu. Podczas tej wędrówki następuje reorganizacja Ma, tak, że jądro po przejściu »reorganisation band« ma inną strukturę niż poprzednio. Na czym polega ta przemiana, można stwierdzić porównując dwie części Ma po obydwu stronach wstęgi. Według tych autorów po stronie »niezorganizowanej« widzimy na podłożu jednorodnej substancji jądrowej, karyolimfy, ziarna chromatyny oraz wśród nich »granules x«. Chromatyna tworzy tu »finely granular reticulum«. Po stronie »zorganizowanej« chromatyna występuje jako bezzziarnista masa »a spongelike reticulum«, a w jej oczkach skupiona jest karyolimfa. Przemiany te tłumaczy jeden z tych autorów — Turner (1930) a przyjmują inni, w ten sposób, że nastąpiła tu zmiana faz koloidu jądrowego; faza rozpuszczona — »continuous« z jądra nie zorganizowanego, jaką tu stanowi chromatyna, przeszła w części nie zorganizowanej w fazę rozpuszczalnika-»discontinuous« a odwrotnie faza rozpuszczalnika-»discontinuous« części niezorganizowanej, karyolimfa, stała się obecnie fazą rozpuszczalną-»continuous« i widzimy ją w alweolach, utworzonych wśród masy chromatynowej.

Procesy te odbywają się podczas przejścia »reorganized bands«; nie barwienie się znacznej części wstęgi wskazuje, według tych autorów, że chromatyna straciła tu zdolność reakcji barwnych, a mocno barwiący się pas bazofilny jest miejscem przeobrażenia się jej struktury. Ponad to pas słabo barwiący się za »solution plane«, rysowany na figurach Tittler'a i Summers'a stanowi przestrzeń, gdzie jeszcze chromatyna częściowo się ujawnia. Co do »granules x«, to one wprost wędrują przez »reorganized bands«; spotykamy je też dlatego w »reconstruction plane« a Tittler u *Urostyla grandis* rysuje ich przejście.

W świetle moich obserwacji podanych poprzednio, nie wszystkie te tłumaczenia dają się przyjąć jednakowo łatwo. Przede wszystkim, jeśli chodzi o różnice w budowie części Ma po obydwóch stronach wstęgi jądrowej. Różnice te według moich

obserwacji istnieją, ale polegają jedynie na tym, że po stronie M_a niezmięnionej chromatyna strąca się pod postacią ziarn grubszych, jak mówimy więc jest gruboziarnista, po stronie zaś zmienionej, w postaci ziarn bardzo drobnych, jest więc drobnoziarnista. Ponadto ciała kwasochłonne po stronie niezmięnionej mają wielkość zwykłą, po stronie zmienionej są znacznie drobniejsze, a częstokroć są bardziej skondensowane, gdyż nie widać dokoła nich bezbarwnej otoczki.

Taki obraz dają preparaty barwione metodą Manna i triacidem jak również fuksyną po utrwaleniu płynem Flemminga. (Tab. VII, fig. 13, 17 i inne). To samo daje również barwienie hematoks. Delafielda, różnicowaną alkoholem kwaśnym, jednakże, trzeba to przyznać, w przypadkach bardzo szczęśliwego zróżnicowania. W innych przypadkach można otrzymać jednolitą masę chromatynową z alweolami nie wybarwionymi ciałek kwasochłonnych. Różnica między obydwoma częściami M_a polegałaby nie na zmianie koloidu jądrowego, ale jedynie na zmianie skupienia się chromatyny.

Sród badaczy, zajmujących się procesami M_a , związanymi z powstawaniem wstęgi jądrowej, znajdujemy również takich, którzy nie widzą tak gruntownej przemiany w stanie substancji chromatynowej, jak to podaje Summers i Tittler.

Tak więc Calkins (1919) opisując M_a u *Uroleptus mobilis* i przechodzącą przez niego, »nuclear cleft«, znajduje chromatynę po obu stronach tej szpary w postaci ziarnistej; mówi on: »The two portions of each macronucleus, separated by the nuclear cleft, are apparently different in chromatin make-up, one portion being less dense than the other« (str. 300). Podobnie u *Uroleptus halseyi* (1930) Calkins stwierdza że po jednej stronie wstęgi, ziarna są mniej liczne i większych rozmiarów, po drugiej liczniejsze i b. drobne. Manwell (1928) u *Pleurotricha lanceolata* rysuje strukturę M_a po przejściu wstęgi jądrowej. Podobnie w licznych pracach nad przemianami M_a w cystach reorganizacyjnych, w przypadkach gdy M_a posiadają wstęgę jądrową, autorzy podają budowę M_a »zreorganizowanych« jako ziarnistą. Tak więc Weyer (1930) u *Gastrostyla steini* w jego 4 M_a , posiadających wszystkie szparę jądrową, widzi stale budowę chromatyny drobnoziarnistą. Kidder (1938), opisując ciekawy proces reorganizacji M_a encystowanych *Paraclewelandia simplex* podaje strukturę M_a zreorganizowanego, jako drobnoziarnistą.

Również wymienieni tu autorzy amerykańscy widzą przemianę faz w strukturze M_a jedynie tylko w okresie wstęgi jądrowej, a co najwyżej w jądrze skulonym (Tittler u *Urostyla grandis*): w jądrze zlanym bądź przystępującym do podziału odtwarza się struktura drobnoziarnista.

Moje obserwacje dotyczące Ma skulonego i Ma zlanego wskazują że w obu stadiach z łatwością można wykazać budowę ziarnistą chromatyny. Tak więc tab. VII, fig. 34 – 37 przedstawia Ma skulone po przebyciu wstęgi jądrowej.

W jądrach tych widzimy z łatwością substancję chromatynową w postaci gruboziarnistej oraz ziarna kwasochłonne w ilości 1–3, o wielkości i kształtach, jak w Ma troficznym. Podobnie struktura Ma podziałowego u *Urostyla grandis* jest wyraźnie drobnoziarnista.

Różnice więc w budowie obu części Ma istnieją, ale tłumaczenie, że następuje tu przemiana faz nie wydaje się być słuszna i nie tłumaczy istoty zachodzącego tu procesu.

Druga różnica jaka istnieje między moimi obserwacjami w zakresie wstęgi jądrowej a obserwacjami Tittlera i innych autorów zbliżonych dotyczy »pasa kwasochłonnego«.

Jak już wspomnieliśmy, Tittler u *Urostyla grandis* nie wyróżnia wspomnianego pasa, a widzi jedynie w »reconstruction plane« przechodzące przezeń poszczególne »granules x«. Stwierdza również wydalenie ich w tym miejscu na zewnątrz. Summers, który widzi pas kwasochłonny u *Aspidisca lynceus* (1935) nie przypisuje mu żadnego większego znaczenia i nie zajmuje się nim bliżej. Co się zaś tyczy substancji kwasochłonnej sądzi, że część jej, podczas wędrówki wstęgi jest wyrzucona z jądra, część jest usunięta drogą przemian chemicznych i fizycznych. »The changes attendant upon the migration of the bands through the nucleus include the partial or complete reduction of the various achromatin sphaeres or droplets« (str. 199).

Według mych obserwacji »pas kwasochłonny« stanowi skupienie ziarn, których nie można odróżnić od ciałek kwasochłonnych. Na tab. VII, fig. 13 – 26 widzimy różne stadia skupienia się ewentualnie zlania takich ciałek kwasochłonnych; wykazuje się to szczególnie wyraźnie metodą Manna oraz triacidem. Ciałka kwasochłonne nie zawierają tutaj podłoża zasadowego; to podłoże widzieliśmy w oksygranulach po zabarwieniu preparatu hematoksyliną Delafielda. Skąd też we wstędze jądrowej na preparatach delafieldowskich, ciałek kwasochłonnych nie widzimy zupełnie. Zrozumiałe jest też, że Tittler na swych preparatach barwionych przeważnie hemalaunem i metodą Feulgena musiał je pomijać. Ciałka kwasochłonne stanowią tu samą substancję tych elementów, usuniętą z podłoża zasadochłonnego. W tym oświetleniu część nie barwiąca się wstęgi (»reconstruction plane«) stanowiłaby zlane ze sobą pęcherzyki ciałek kwasochłonnych. Wstęga byłaby więc wodniczką, powstałą po strąceniu się substancji ciałek kwasochłonnych w kulki. W tych warunkach pas zasadochłonny z jednej strony wstęgi występujący w postaci jednolitego prążka albo złożony z oddzielnych

ziarn chromatynowych (»solution plane«) byłby skupieniem się ziarn chromatyny na jednym zboczach wodniczki. Jest on widoczny jedynie od niezmienionej strony, ze względu na to, że tu zachowała się dawna gruboziarnista struktura jądra.

Wydaje się też, że jedyną przestrzenią, skąd ziarna kwasochłonne zostały usunięte, może być część »zreorganizowana«. W związku z usunięciem z niej ziarn kwasochłonnych, zmieniła się struktura chromatynowa tej części; chromatyna strąca się tu pod postacią drobnoziarnistą, a powstała na nowo bądź pozostała substancja kwasochłonna skupiła się w niewielkich i słabo barwiących się wodniczkach.

Wspomniani autorzy amerykańscy wiążą zmiany zachodzące w Ma podczas opisanej reorganizacji z odmładzaniem się komórki przed podziałem. Summers (1935) mówi, że proces ten »have a rejuvenating effect upon the cell«. Byłoby to przejściem ze stanu troficznego Ma w stan podziałowy.

Jednakże zarówno obserwacje moje, jak i Tittler'a wykazują, że zarówno u Ma »zreorganizowanych«, jak u Ma już skulonych, więc w stadium już stanowczo przedpodziałowym, występują ciała kwasochłonne (Tab. VII, fig. 34–37) więc, że procesów troficznych nie można uważać za całkowicie zahamowane. Ten fakt również tworzy trudności w tłumaczeniu zachodzących tu procesów, jako reorganizacyjnych.

Sprawa reorganizacji przedpodziałowej Ma ma obszerną literaturę. Tak więc między innymi Calkins (1930) u *Uroleptus halseyi* (str. 162) widzi »purification« poszczególnych Ma przed zlaniami się ich, polegającą na wydalaniu »granules x« i przeobrażaniu się chromatyny w postać drobnoziarnistą. Niektórzy autorzy opisują w Ma, jako proces reorganizacyjny przed podziałem, wydalanie pewnej części chromatyny, t. zw. »residual« albo »extrusion chromatin« (Kidder u *Conchophthirus mytili* 1933, *Ancistruma mytili* i *Colpoda cucullus* 1938 Rossolimo i Jakimowitsch u *Conchophthirus steenstrupi* 1929, Haas u *Ichthyophthirius multifiliis* 1933 i inni).

Nie przesądzając więc sprawy reorganizacji przedpodziałowej Ma i pozostawiając ją otwartą, należy zwrócić uwagę na możliwość pewnej roli mechanicznej, jaką »wstęga jądrowa« zdaje się odgrywać w samym procesie skulania się Ma i łączenia w Ma podziałowy.

Fig. 21 – 24 na tab. VII przedstawiają skulające się Ma. Proces skulania przebiega wszędzie jednakowo. Mianowicie Ma zagina się z obu końców, przyczem wstęga jądrowa wraz z zawieszonymi w niej ciałkami kwasochłonnymi pozostaje we wnętrzu zagięcia. Szczególniej jest to dobrze widoczne na fig. 22 i 24, tab. VII. Jeżeli wstęga przebiega przez środek Ma, dwie części zaginające się są prawie równe, jeśli na peryferii – części są widocznie nierównej wielkości. Dalszy przebieg sku-

lania się Ma polega na zbliżeniu się dwóch zagiętych części i połączeniu się ich razem. W tym okresie wodniczka zanika częściowo albo całkowicie, ciała kwasochłonne zazwyczaj zostają, choć w zredukowanej ilości (Tab. VII, fig. 30 – 33).

Zachodzący tu proces można tłumaczyć w ten sposób, że zniknięcie wodniczki, czy to drogą resorpcji czy pęknięcia, staje się czynnikiem umożliwiającym połączenie się dwóch zagiętych części Ma i jego skulenie. Jest więc rzeczą możliwą, że tak zw. »wstęga jądrowa« odgrywa tu rolę czynnika mechanicznego, umożliwiającego skulenie się Ma.

Jeżeli chodzi o redukcję ilości ciałek kwasochłonnych, to również Tittler i Summers wspominają, jak to było już wzmiankowane poprzednio, że zostają one, (»granules x«) wydalone częściowo podczas wędrówki wstęgi jądrowej. W Ma całkowicie skulonym nie widzimy już wodniczki, a wśród ziarn chromatyny widoczne są nowe, mocno barwiące się ciała kwasochłonne (Tab. VII, fig. 36 – 37). Z okresu tego Tittler rysuje jedynie Ma skulające się z wodniczką w środku, na podstawie preparatu, utrwalonego płynem Gilson-Carnoy i barwionego hemalaunem Mayera; nie oddaje więc na nim ciałek kwasochłonnych, a strukturę chromatynową przedstawia jako gąbczastą – »spongelike«. Nie przypuszcza też istnienia związku mechanicznego między skulaniem się jądra a przebiegiem wstęgi jądrowej.

Jest rzeczą charakterystyczną, że wstęga jądrowa występuje wogóle u wymoczków, u których przed podziałem Ma następuje gruntowna zmiana kształtu w kierunku zaokrąglenia się jądra, albo też zlania się kilku Ma w jedno. Tak więc, u *Pleurotricha lanceolata* (Manwell 1928) każde z dwóch Ma przechodzi stadium wstęgi jądrowej, a po jej przebyciu skula się. U *Aspidisca lynceus* (Summers 1935) Ma po przejściu »reorganizacji«, w tym przypadku pojedyncze i podkowiaste, zamienia się na ciało owalne. Weyer (1930) u *Gastrostyła steini*, mającym 4 Ma, podaje, iż przed zlaniem się ich w jeden Ma, zgięcie Ma łączy się ze szparą jądrową. Mówi on »in jedem Macronucleus rückt der Kernspalt gegen eine beliebigen Kernpol vor und ist jetzt nicht mehr gerade, sondern gebogen oder geknickt«.

Jeszcze pod jednym względem wstęga jądrowa w Ma *Urostyła grandis* zdaje się odgrywać rolę czynnika mechanicznego. Mianowicie bardzo często widzimy Ma, które przed skuleniem się, oddzielają od siebie części. Widzimy to na fig. 25 – 29 tab. VII. Oddzielenie to następuje zawsze w tych Ma w których wstęga jądrowa jest na końcu; wodniczka tworząca tę wstęgę pęka (Fig. 26) i część Ma, nią oddzielona, odrywa się jako kulisty fragment. Tego rodzaju fragmentacja Ma w procesach przedpodziałowych znana jest również u tych wymoczków. Tak więc

Summers (1935) u *Diophrys appendiculata* podaje, że znajdował wypadki, gdy Ma posiadające wstęgę jądrową rozpadały się na kilka części. Czasami część »zreorganizowana« Ma rozpadała się na 2 albo 3 fragmenty. Stwierdza też, że fragmenty Ma nigdy nie znajdowały się wolne w cytopazmie, gdyż oddzielne części zlewały się w jedną masę (str. 185). To samo można stwierdzić u *Urostyla grandis*; niewątpliwie więc wszystkie te fragmenty Ma i tutaj zlewały się następnie.

W osobniku *Urostyla grandis* w którym wszystkie Ma i oddzielone od nich fragmenty uległy skuleniu się (Tab. V, fig. 1-4) następuje stopniowe łączenie się ich. Fig. 38 na tab. VII przedstawia 2 skulone Ma łączące się; fig. 39 — połączonych kilka Ma. Widzimy tu, że w połączonych Ma ziarna chromatynowe stają się kształtu wydłużonego i układają się szeregami. Jest to dowodem, że zlewanie się Ma połączone jest z wytwarzaniem się prądów, w których substancja oddzielnych jąder się miesza. Te same prądy widzimy na większych skupieniach Ma (Tab. VII, fig. 40). W rezultacie wszystkie elementy Ma znajdują się połączone w jeden »fusing nucleus«, który układa się w środku osobnika, wzdłuż dłuższej jego osi. W tym dopiero momencie zmienia się struktura chromatynowa jądra i przechodzi z gruboziarnistej w drobnoziarnistą.

Substancja ciałek kwasochłonnych zachowuje się podczas tych procesów dość długo w postaci wyraźnych kulek, barwiących się jednak coraz słabiej. W jądrze zlanym, w większości przypadków, nie można jej wykazać. W niektórych przypadkach ślady ciałek kwasochłonnych pozostają również i w jądrze podziałowym pod postacią kulek, barwiących się słabo barwikami kwaśnymi. Pozostają one również podczas podziału jądra zlanego i przekazują się na jądra potomne.

W momencie łączenia się skulonych Ma, błona jądrowa z natury rzeczy ulega rozpuczeniu; następnie odtwarza się na nowo.

Zastanawiając się nad przemianami, jakim ulegają ciała kwasochłonne u Ma w okresie wstęgi jądrowej, skulania się Ma, zlewania się ich i następnie w samym jądrze podziałowym, musimy dojść do wniosku, że zjawianie się ich i zanikanie stoi w związku z zahamowaniem się i wznowieniem czynności troficznych wymoczka, w pierwszym rzędzie przemiany materii i odżywczych. Jedynie tylko w samym momencie podziału jądra wielkiego zdają się one być w większości przypadków zahamowane całkowicie.

Podział Ma

Jądro podziałowe posiada kształt owalny bądź wydłużony, czasem nie zupełnie regularny (Tab. V, fig. 4 i H. Raabe Cz. I, tab. I). W samym momencie podziału kształt jego przybiera postać wydłużoną w kie-

runku osi wymoczka, zaokrągloną na dwóch biegunach i wklęsniętą pośrodku. Struktura wewnętrzna jądra wielkiego staje się wyraźnie drobnoziarnistą, przyczym ziarna chromatyny układają się równoległymi, nitkowatymi i falistymi szeregami. Jakichkolwiek promieni achromatynowych nie można jednak stwierdzić. Błona jądrowa otacza jądro.

Strukturę drobnoziarnistą Ma podziałowego stwierdzają naogół obserwacje zarówno w stosunku do wymoczków, które mają jeden Ma, jak i takich, które mają liczne Ma, zlewające się przed podziałem. Stwierdzają to *Calkins* (1919, 1930) u *Urostyla mobilis* i u *Urostyla halseyi*, *Reichenow* (1928) u *Urostyla weissei*, *Weyer* (1930) u *Gastrostyla steini*, *Kiddler* (1938) u *Paraclevelandia simplex* jak również u *Ancistruma mytili* i inai.

Również *Tittler* przedstawia strukturę »fusing Ma« u *Urostyla grandis* jako »granular division nucleus, which appears perfectly homogeneous« i w którym »evidence of the linear arrangement of the chromatin granules are lost« (str. 198).

Jądro to ulega podziałowi na 2 jądra potomne (Tab. VI, fig. 1). W podziale tym nie ma elementów, któreby pozwoliły na stwierdzenie jego nierównomierności czy równomierności; nie można wykazać jakiegokolwiek siatki achromatynowej. Jedynie dalszy przebieg podziałów jąder potomnych wskazuje, że podział jądra zlanego nie może być uważany za nierównomierny.

Jądra powstałe z pierwszego podziału, dzielą się w analogiczny sposób na 4 jądra, te na 8, 16 itd. Podziały te następują szybko jeden po drugim i często w ten sposób, że jądra, jeszcze nie oddzielone od siebie, dzielą się ponownie. W ten sposób tworzą się niejednokrotnie łańcuchy, łączące 3 albo 4 Ma potomne. Częstokroć podziały Ma łączą się z wygięciem osi podziału, tworząc hantlowate figury (Tab. VI 2, 3 H. *Rabe*, Cz. I).

Pierwsze podziały Ma wielkiego zachodzą zazwyczaj synchronicznie (Tab. VI, fig. 2 i część I, tab. I), jednak i tu bywają przypadki zahamowania w podziale któregoś z jąder. W stadium 4–8 Ma dzielących się następuje zazwyczaj podział osobnika. Dalsze podziały odbywają się już w osobnikach potomnych; synchronizm zazwyczaj zanika tu zupełnie. Jednakże gdy Ma dzielące się dochodzą do rozmiarów ostatecznych, synchronizm odtwarza się niemal całkowicie: spotykamy osobniki, w których niemal wszystkie Ma są w stadium przepołowienia się i posiadają jednakową wielkość. (Tab. VI, fig. 4). Ustalenie jednak, czy Ma mają granice swych zdolności podziałowych i czy ją wyczerpują, napotyka na znaczne trudności. W każdym razie w osobniku żyjącym już całkowicie życiem troficznym, nie spotykamy Ma dzielących się (w przeciwieństwie do Mi, które dzielą się w ciągu całego okresu życia troficznego; por.

Cz. I). Wydaje się możliwe zrobienie przypuszczenia, że ilość podziałów, którym ulega Ma wielki zależna jest od dwóch czynników: od właściwości dziedzicznych Ma, wytworzonych w rozwoju historycznym Ma i od każdorazowych warunków fizjologicznych w danym osobniku; wtedy w praktyce byłaby ona zmienna, jednakże w stosunkowo niewielkich granicach. Pewną zmienność w ilości Ma znajdujemy również u form mających po kilka Ma. Co prawda *Conchophthirus steenstrupi* ma stale 7 Ma (Rossolimo i Jakimowitsch 1929), *Gastrostyla steini* (Weyer 1930) 4 Ma, ale *Stylonychia mytilus* (Dembowska 1938) ma »zazwyczaj« 8 Ma, a *Uroleptus halseyi* (Calkins 1930) zazwyczaj 8 Ma, choć bywa 16, a czasem 24 i 28. Studidsky (1930) u *Dileptus gigas* podaje ilość Ma od 180 do 400.

Pierwsze podziały Ma wielkiego nie pozwalają na stwierdzenie bliższych szczegółów w strukturze dzielącego się jądra. Widzimy w nich jedynie układ chromatyny w postaci drobnych ziarn ułożonych falistymi, wzdłużnymi szeregami. Podział ma charakter równomierny i przebiega nadzwyczaj szybko. W podziałach Ma mniejszych rozmiarów, pokolenia 6–7-go (Tab. VII, fig. 41–47) w dzielących się Ma ziarna chromatynowe są większe, a w przestrzeni przewężenia widzimy wyraźne ziarna chromatynowe rozchodzące się ku dwóm Ma potomnym. W jeszcze drobniejszych Ma inożemy stwierdzić niewielką ilość ziarn chromatynowych oraz szeregowanie się ich wzdłuż linii przebiegających przez jądro (Tab. VII, fig. 48–56). Układ tych linii wskazywałby na występowanie elementu achromatynowego, jednakże wykazanie go drogą barwienia napotyka na trudności. W miejscu przewężenia się jądra widzimy i tu przechodzące ziarna. Na preparatach barwionych metodą Manna dotyczących późniejszych podziałów Ma (Tab. VII, fig. 58–61) można stwierdzić z łatwością w strukturze dzielącego się jądra występowanie ciałek kwasochłonnych i przekazywanie ich na jądra potomne w ilości zmiennej. Występowanie ciałek kwasochłonnych w tych podziałach wskazuje, że odbywają się one już w okresie intensywnego życia troficznego młodego osobnika.

Zagadnienie podziału Ma posiada w literaturze ostatnich czasów obszerne miejsce. Dość powszechne uznanie znalazło sobie zapatrywanie, że pojęcie »amitoza« nie odpowiada treści tego podziału. Podział ten nie przedstawia się jako bezładne drobienie się jądra. Podziały Ma u *Urostyla grandis* zdają się być poparciem takiego poglądu.

Niektórzy badacze opisali w podziałach Ma u wymoczków elementy kariokinezy oraz chromosomy. Tak więc Rossolimo i Jakimowitsch (1928) u *Conchophthirus steenstrupi* opisują podział »nie amitotyczny« Ma, wykazując tworzenie się podczas niego wrzecionka i skupień chromatyny, jak mówią, analogicznych do rozchodzą-

cych się płytek potomnych. S w a r c z e w s k y (1928) u *Spirochona elegans* podaje całkowitą promitozę w wegetatywnym podziale Ma. Nieco dalej idzie P i e k a r s k i (1939), który w pracy nad *Colpoda steini*, znajduje w podziale Ma u tego wymoczka elementy chromatynowe, które uważa za »Chromosomenaggregate«, jakkolwiek nie stwierdza występowania płytki równikowej ani typowych chromosomów. Wreszcie I w a n i c w pracach nad *Chilodon uncinatus* (1928 — 1938) znajduje w podziale Ma osobników otorbionych i przechodzących rozmnażanie w torebkach — »promitozę« z wyraźnymi chromosomami, ich zdwajaniem się, wrzecionkiem achromatynowym (lininowym) i płytkami biegunowymi; w swobodnie żyjących *Chilodon uncinatus* I w a n i c widzi tylko amitozę Ma.

Podziały Ma u *Urostyła grandis* nie dają podstawy do uważania ich za mitotyczne; nawet w podziałach Ma, w których widzimy wyraźne ziarna chromatynowe w przestrzeni rozciągających się jąder potomnych, nie ma podstaw do identyfikowania tych ziaren z chromosomami bądź ich składnikami. (Tab. VII, fig. 51—56).

W związku ze swoimi badaniami I w a n i c dochodzi do wniosku, że Ma są bardziej bądź mniej zmienionymi patologicznie jądrami, dzielącymi się zazwyczaj przez amitozę. Czasami jednak wśród ogółu Ma zmienionych patologicznie występuje »normales Grosskern«, dzielące się mitotycznie bądź przejawiające elementy podziału mitotycznego. Nie przyznaje on jednak Ma żadnych odrębnych cech fizjologicznych; mówi, że »die Grosskerne bei Ciliaten keine physiologisch besonderen, somatischen Kerne darstellen, sondern dass wir es hier vielmehr mit mehr oder minder pathologische... Kernen zu tun haben« (1938, str. 67).

Sformułowanie to wydaje mi się nie słuszne. Ma przedstawiają jądra bynajmniej nie patologiczne a jednostronnie przystowane do czynności związanych z okresem troficznym życia wymoczka. Podobnie C a l k i n s (1930) rozpatrując rolę Ma u wymoczków a w szczególności u *Uroleptus halseyi* staje na gruncie, że brak podczas ich podziału figury mitotycznej i wyraźnych chromosomów nie przeczy ich ważnemu znaczeniu jako organu komórkowego: »are warding has led to neglect of this important cell-organ«.

Moment generatywny nie odgrywa w nich roli. Ich rola fizjologiczna może trwać przez niekończący się niemal szereg pokoleń, powstałych z podziałów wegetatywnych np. w rasach »amicronucleate«. Tracą one dopiero swą rolę i giną, gdy rozród wegetatywny przechodzi w generatywny.

Co się tyczy podziałów Ma, wydaje mi się niesłusznie dopatrywać się w nich elementów mitozy, podziału właściwego przy przekazywaniu cech dziedzicznych. Podział Ma jest derywatem mitozy; czasami może się

ona w nim odtwarzać. W istocie jednak podział ten stanowi jedynie równomierne przekazywanie na osobnika potomnego struktury Ma; nie jest on mitozą ale też nie jest zaprzeczeniem równomierności przekazywania substancji jądrowej. Podział ten powinien otrzymać odrębną nazwę, nie przeciwstawiającą się mitozie ale i nie zaprzeczającą równomierności.

Streszczenie

Praca dotyczy budowy Ma *Urostyla grandis* Ehrbg, przemian przedziałowych, zachodzących w Ma, w szczególności wytwarzania się i budowy wstęgi jądrowej oraz podziałów Ma. *Urostyla grandis* posiada w okresie troficznym, tj. między dwoma podziałami, liczne Ma, dochodzące do ilości stu kilkudziesięciu oraz liczne Mi. Mitoza Mi i ich rola fizjologiczna zostały omówione w części I tej pracy (H. Raabe, 1946).

W przygotowaniu do podziału wymoczka, w Ma zjawia się t. zw. wstęga jądrowa, poczym Ma skulają się i zlewają w jeden olbrzymi Ma podziałowy. Ten Ma ulega podziałom kolejnym na 2, 4, 8, 16 itd. Po podziale wymoczka odbywa się dalszy podział Ma w osobnikach potomnych.

Ma w okresie troficznym, wielkości średnio 7x3 mikronów ma budowę typowego jądra masywnego wymoczków. Stałym jego składnikiem są »ciałka kwasochłonne« (oxygranule), nazywane niejednokrotnie przez różnych autorów nukleolami, a przez Calkins'a »granules«. Ciałka te w Ma *Urostyla grandis* występują szczególnie obficie u osobników intensywnie odżywionych, mają więc one związek z procesami troficznymi wymoczka. Podczas podziałów Ma utrzymują się prawie stale, skąd wynika, że procesy troficzne zachodzą w wymoczkach prawie bez przerwy, osłabione są jednak w okresie podziału.

Wstęga jądrowa zjawia się w Ma, przystępujących do skulania się. Jej cechą charakterystyczną jest składnik kwasochłonny w postaci pasa kwasochłonnego bądź oddzielnych ciałek kwasochłonnych. Stanowi ona prawdopodobnie wodniczkę, powstałą ze zlania się licznych ciałek kwasochłonnych. Interpretacja jej, jako elementu, biorącego udział w procesach reorganizacji Ma (wg. poglądów Tittler'a 1935, Summers'a 1945 i grupy autorów amerykańskich) nie wydaje się być usprawiedliwiona. Możliwy jest jej udział w procesie skulania się Ma.

Tworzenie się wielkiego Ma podziałowego następuje drogą zlewania się wszystkich Ma skulonych i ich fragmentów, przyczym w zlewających się Ma następuje przemieszanie się substancji jądrowej, w wyniku czego Ma podziałowy ma strukturę, złożoną z drobnych ziarn chromatynowych, ułożonych wzdłużnymi, równoległymi i falistymi szeregami.

Podziały Ma wielkiego jak i wszystkich potomnych, mają cechy równomiernego rozdziału ich substancji, nie można więc ich nazywać

amitotycznymi jakkolwiek nie mają też cech mitozy. W świetle tych zjawisk Ma musiałyby być interpretowane jako jądra jednostronnie wykształcone i przystosowane do specjalnych czynności troficznych wymoczka. Interpretacja ich jako jąder zdegenerowanych (Ivanic) nie byłaby usprawiedliwiona.

Cechą podziałów Ma jest występujący częstokroć, a w innych przypadkach zatracający się synchronizm podziałów. W rezultacie podziały Ma doprowadzają do wytworzenia się kompletu Ma ostatecznych, przy czym w okresie pełnego życia troficznego Ma nie dzielą się, w przeciwieństwie do Mi dzielących się stale. Zaburzenia w synchronizmie zdają się być zależne od zmiennych warunków fizjologicznych komórki wymoczka; ostateczna zaś ich ilość od dwóch czynników: dziedzicznych właściwości wymoczka, i każdorazowych warunków fizjologicznych, w danym osobniku.

OBJAŚNIENIA TABLIC

Tab. V. *Urostyla grandis* Ehrbg. 1) Osobnik w stadium skulania się Ma_1 ; Mi w stadium profazy. 2) Osobnik w stadium zlewania się skulonych Ma_1 ; Mi w stadium metafazy. 3) Osobnik, w którym większość Ma złała się w jeden Ma wspólny; Mi w stadium metafazy. 4) Osobnik z 1 Ma podziałowym; Mi w stadium spoczynkowym albo w metafazie. Ma_1 — makronukleus skulony, Ma_2 — makronukleusy zlewające się, Ma_3 — makronukleus podziałowy, Mi — mikronukleus; per — peristomi, V — wodniczka odżywczą. $\times 150$ razy.

Tab. VI. *Urostyla grandis* Ehrbg. 1) Pierwszy podział Ma podziałowego; Mi w telofazie. 2) Cztery Ma w podziale; Mi przeważnie w stadium metafazy. 3) Oddzielające się młode osobniki. Synchronizm podziałów Ma zatracony. 4) Młody osobnik w stadium dalszych podziałów Ma ; Mi w różnych stadiach podziału. Ma — makronukleus; Mi — mikronukleus; per — peristomi. $\times 150$ razy.

Tab. VII. *Urostyla grandis* Ehrbg. Makronukleus, budowa, powstawanie wstęgi jądrowej, zlewanie się Ma i podział. Rys. aparatem Abbe'go z pod imersji Zeiss'a $1/12$. $\times 2100$ razy.

Fig. 1—10. Postacie Ma w trofozoicie. Utrw.: subl. alkoholowy zakwaszony. Fig. 1—4. Ma kształtu najczęstszego; widoczne ziarna chromatynowe i ciała kwasochłonne. Barw. metodą Manna. Fig. 5—6. Ma kształtu pałeczkowatego z obfitą chromatyną. Barw. metodą Manna. Fig. 7. Ma barwione hematoks. Delafielda i eożyną. Fig. 8—10. Ma płaciaste i wieloboczne w osobnikach silnie odżywionych. Barw. metodą Manna.

Fig. 11—20. Wstęga jądrowa w Ma . Fig. 11—15 utrwal. sublim. alkohol. zakwaszonym. Barw. metodą Manna. Fig. 16—20. Utrwal. płynem Flemminga mocnym. Barw. metodą Altmanna; skrawki. Fig. 13. Typowa budowa wstęgi jądrowej. Po jednej stronie wstęgi — chromatyna gruboziarnista z dużymi ciałkami kwasochłonnymi; po drugiej stronie — drobnoziarnista z drobnymi ciałkami kwasochłonnymi. Od strony gruboziarnistej brzeżek skupionych ziarn chromatynowych. Przez środek wstęgi przechodzi pas substancji kwasochłonnej, złożony z ciałek kwasochłonych. Fig. 16—20. Pas kwasochłonny złożony ze skupień ciałek kwasochłonych.

Fig. 21—25. Zaginanie się Ma . Utrw. sublimat alkohol. zakwaszony. Barw. metodą Manna.

Fig. 25—29. Oddzielanie się części od skulającego się Ma . Utrw. jak fig. poprzednie. 25—26 Barwienie metodą manna Fig. 27—29. Barw. triacidem Ehrl.—Biondi — Heidenhain.

Fig. 30—37. Ma skulone. Utrw. jak poprzednie, barw. metodą Manna, z wyjątkiem fig. 39, utrwalonej płynem Flemminga i barw. metodą Altmanna.

Fig. 38—40. Zlewanie się Ma w jeden wielki Ma podziałowy. Fig. 38 i 39 utr. i barw. jak fig. 33. Fig. 40 utr. subl. alkoh. zakwasz., barw. triacidem.

Fig. 41—47. Podział Ma pokolenia 6—7-go. Utrw. subl. alkoh. zakwaszonym barw., metodą Manna.

Fig. 48—56. Podział Ma pokolenia 8—9-go. Utrw. płynem Flemminga, barw. metodą Altmanna.

Fig. 57—61. Podział Ma jak fig. 48—56. Utrw. i barwione jak fig. 42—47.

Henryk Raabe

Appareil nucléaire d'*Urostyla grandis* Ehrbg.

Partie II. Appareil macronucléaire.

Le travail présent renferme les recherches sur l'appareil macronucléaire d'*Urostyla grandis*. Comme il a été dit dans la partie I (H. Raabe 1946), l'appareil nucléaire de cet Infusoire se compose, chez la forme adulte, d'une centaine ou plus de Ma et de quelques — uns jusqu'à plus de 10 Mi.

Pendant la période trophique de la vie de l'individu, c. à d. entre deux divisions consécutives, des petits Ma, d'environ $7 \times 3 \text{ mi}$ sont disséminés dans tout le corps de l'individu, surtout dans l'ectoplasme.

A l'approchement de la division, les Ma subissant des transformations internes, s'arrondissent en des petites boules et se fusionnent dans cette forme en un Ma géant, dit «divisoire». Pendant que le corps de l'Infusoire se retrécit dans sa partie médiane, ce Ma géant se partage successivement en 2, 4, 8 Ma et c'est en ce moment que survient d'habitude la division de l'individu. Dans chacun des deux Infusoire — filles se produisent des divisions ultérieures des Ma, à la suite desquelles le nombre normal de ces noyaux se reconstitue dans chacun de ces deux individus. Les divisions concomitantes des Mi ont été étudiées dans la partie I. Il y ont été décrites aussi les cultures d'*Urostyla grandis*.

On ne trouve dans la littérature que des données fragmentaires sur l'appareil nucléaire d'*Urostyla grandis* dans les travaux de Bergh (1889), Fauré — Frémiet (1911) et de Tittler (1935). Reichenow (1928) donne quelques renseignements sur les noyaux d'une espèce voisine, à savoir d'*Urostyla weissei*. Or, les résultats de mes recherches, comme on verra dans la suite ne coïncident pas d'une façon parfaite avec ceux de mes prédécesseurs.

On trouve en outre dans la littérature un nombre de travaux, concernant l'appareil nucléaire des formes à structure proche de celle d'*Urostyla grandis*, c. à d. pourvus de nombreux Ma et comprenant

dans le développement des Ma le stade de l'ainsi dit ruban nucléaire. La liste de ces travaux a été donnée dans la partie I; ceux qui concernent le ruban nucléaire sont cités aux endroits du travail présent où il est question de ce ruban.

Structure des Ma.

Les Ma d'*Urostyla grandis*, à la période trophique de sa vie, se présentent dans le matériel fixé d'un même individu donné comme des corpuscules habituellement d'une même forme, qui est le plus souvent celle d'un ovoïde (table VI, fig. 1-2). Il existe toutefois des individus ayant les Ma allongés en batonnets ou d'une forme transitoire entre les deux formes mentionnées; mais il est remarquable que les formes ainsi modifiées des Ma apparaissent d'ordinaire en groupes assez considérables dans certaines régions du corps de l'individu. Ce fait exprime peut être une dépendance entre la forme des Ma et les conditions locales spéciales ou physiologique du sujet. C'est ainsi que dans les individus fortement alimentés et contenant beaucoup de vacuoles nutritives, les Ma sont très souvent d'une forme lobée ou polyédrique (table VII, fig. 8-10).

La structure interne des Ma, indépendamment de leur forme, est en principe la même. Nous distinguons dans le Ma, comme dans d'autres noyaux de type «massif»: les grains chromatiques, en suspension dans la substance fondamentale homogène, la karyolymphe ou le suc nucléaire; puis, les corpuscules se colorant nettement par des colorants acides et méritant par suite le nom de grains acidophiles ou oxygranules; enfin la membrane nucléaire (table VII, fig. 1-10).

Les grains chromatiques sont d'ordinaire, dans un même Ma, de la même taille; dans les trophozoïdes, leur taille dans les Ma distincts est différente; en particulier, dans les Ma en batonnet, les grains chromatiques sont volumineux et accumulés en des amas très denses. Au cours des divers stades qui précèdent ou accompagnent la division de l'Infusoïre, la structure de la chromatine subit des modifications profondes.

Les corpuscules acidophiles constituent un élément constant des Ma, présent pendant toute la période trophique de la vie de l'individu et s'atrophiant partiellement pendant les processus de la division. Ils ont la forme de globules, entourées d'un clair halo qui ne se colore pas; le halo est parfois en défaut. Leur taille, dans un même Ma, peut être différente (table VII, fig. 1-10). La plus fréquente est celle de 0,5 jusqu'à 1,5 *mi*. Dans les Ma polyédriques ou lobés des individus abondamment nourris (table VII, fig. 8-10), les corpuscules acidophiles sont

particulièrement volumineux, le plus souvent avec des gros halos incolores et fréquemment avec une lacune incolore au milieu.

Les corpuscules acidophiles se colorent d'une façon intense à l'aide des colorants acides; par la méthode de Mann il prennent donc le teint rouge, pendant que la chromatine se colore en bleu foncé, et par la méthode d'Ehrlich - Biondi - Heidenhain ils se colorent aussi en rouge, alors que la chromatine prend la couleur verte. Sur les préparations colorées à l'hématoxyline de Delafield et différenciées à l'alcool acidifié et l'éosine, ils ne se colorent pas par l'éosine, mais leur fond se colore légèrement par l'hématoxyline (table VI, fig. 7). L'hématoxyline de Heidenhain les noircit plus fort que de la chromatine; pourtant sur les préparations différenciées non pas à l'alun, mais à l'alcool, ces corpuscules s'effacent. Après la fixation par la méthode de Flemming et la colorations par la fuchsine acide, les corpuscules acidophiles sont visibles comme des globules rouges vifs pendant que la chromatine se colore en rouge-brique.

Tittler a démontré que, appliquée à ses corpuscules, la méthode de Feulgen donne des résultats négatifs. Reichenow (1928) l'a montré aussi chez *Urostyla waissei*.

Ces corpuscules acidophiles sont connus dans les Ma de maints Ciliés, ainsi que dans les noyaux des autres Protozoaires, sous le nom de nucléoles et ont été identifiés aux nucléoles des nombreuses cellules des Métazoaires et des Plantes. Une série des auteurs, comme Meier (1920), Kijenski (1925), Kazanzeff (1928), Studisky (1932) et autres, leur attribuent une grande importance dans les processus végétatifs de la cellule. Meier considère les nucléoles comme des réservoirs de substances participant aux processus de la nutrition de l'organisme. Hofender (1930) leur assigne un rôle sécrétoire, à savoir celui de sécréter, entre autres, les ferments digestifs; il décrit et dessine chez *Ceratium hirundinella* les traînées de la substance nucléaire s'écoulant des nucléoles du noyau vers la nourriture absorbée.

Calkins (1930) décrit dans le Ma d'*Uroleptus halseyi* les corpuscules analogues, dont la coloration et les autres propriétés répondent tout à fait à celles signalées par moi, et introduit pour elles le terme »granules X«. Cette dénomination a été acceptée par une série d'auteurs qui s'occupent des Ma chez les espèces voisines; Tittler l'emploie aussi chez *Urostyla grandis*.

L'abandon du nom de »nucléole« me semble être tout à fait justifié, il embrasse, en effet, des formations bien diverses et, en partie, distinctes chez les Plantes, les Métazoaires et les Protistes. Aussi leurs propriétés coloratives ne peuvent pas être considérées partout comme identiques. Mais la définition »granules X« n'en donne, par elle-même,

aucune caractérisation. Comme les plus caractéristiques de ces granules, sont, à considérer les traits suivants: la coloration intense par les colorants acides et l'absence de la réaction de Feulgen. Or, le nom d' »oxygranules« ou »corpuscules acidophiles« contient en lui cette caractérisation.

Néanmoins, on ne peut pas regarder les oxygranules comme homogènes. Leur composant basophile, s'y oppose également non chromatique qui se révèle à la coloration par l'hématoxyline de Delafield (table VII, fig. 7). Au point de vue physique, les oxygranules semblent être des gouttes d'une substance libuide, comme l'indique le halo incolore qui les entoure. Parfois cependant leur constitution est plus épaisse, puisqu'ils apparaissent sous la forme des grains dépourvus d'halo. Dans d'autres cas, leur structure est encore plus complexe puisque nous voyons dans leur intérieur une vacuole de volume assez considérable. La variabilité des propriétés de ces »nucleoles« a été étudiée en détails par Poljansky (1934) chez *Bursaria truncatella*.

Quant aux fonction des oxygranules, le matériel d'*Urostyla grandis* permet de juger que leur existence y est intimement liée avec des processus nutritifs. Il en témoigne leur apparition en quantité la plus considérable et en formes les plus volumineuses durant la période où l'Infusoire se nourrit le plus abondamment et mène une vie trophique intense. Cela concerne, comme nous l'avons mentionné, tout particulièrement les Ma chez les sujets bien alimentés. D'autre part, au cours des processus conduisant à la division du Ma et pendant la division même, le nombre d'oxygranules se réduit ou ils disparaît complètement. Dans certains cas, il est difficile d'en établir l'existence; ils se présentent alors comme des corpuscules se colorant très faiblement et à peine visible. Ce fait témoignerait aussi de l'inconstance de leur structure chimique.

L'insistance sur l'acidophilie de ces corpuscules a une autre signification encore: c'est qu'on décrit aussi sous les même nom de »nucleoles« les composants chromatiques du noyau des Infusoires, secrétés, dans certains cas, dans le protoplasme.

La membrane nucléaire du Ma d'*Urostyla grandis* est un élément constant de sa structure. Elle se dissout pendant la fusion des Ma arrondis et se reconstruit alors de leur union en un Ma géant. Sur les préparations bien différenciées et colorées par la méthode de Mann, elle prend la même couleur au triacide.

Le ruban nucléaire

Le premier signe d'une proche division de l'Infusoire est une série des modifications qui se produisent dans les Ma. Ces modifications

conduisent à l'arrondissement des Ma distincts, qui se fusionnent ensuite en un Ma géant, dit «divisoire».

La modification la plus caractéristique en est l'apparition dans le Ma de l'ainsi dit ruban ou fente nucléaire. («Kernspalte» des auteurs allemands, «nuclear cleff» de Calkins, 1919, «reorganization bands» de Yocom, 1918, et Summers 1935, «reconstruction bands» de Griffin 1910).

C'est une bande d'espace, située transversalement, le plus souvent dans la partie médiane du noyau, moins souvent plus près de l'un de ses bouts, ne se colorant pas à l'aide des colorants basiques et dont une partie considérable ne se colore pas aucun colorant. La largeur de ce ruban, conformément à l'expression de Tittler se rapportant à *Urostyla grandis*, est égale à peu près à la moitié de celle du Ma à l'endroit où le ruban le traverse. Dans plusieurs Ma on trouve ce ruban placé au bout du noyau; il peut avoir alors la forme plutôt d'une boule ou d'un vésicule que d'une bande. Le ruban est des deux côtés nettement séparé des parties chromatiques du Ma; en outre il est d'ordinaire nettement limité d'un côté par une zone qui se colore chromatiquement (table VII, fig. 11 et autres). Cette dernière peut pourtant être quelquefois en défaut (table VII, fig. 15, 16) et, sur les préparations fixées par la méthode de Flemming, on peut constater que, souvent, elle n'est pas homogène, mais peut se composer de granules chromatiques distincts (table VII, fig. 17).

Dans le ruban même, sur le fond qui ne se colore par aucun colorant, on voit toujours, dans le Ma d'*Urostyla grandis*, une zone qui le traverse au milieu et qui se colore par les colorants acides, ou même un groupe de grains distincts se colorant ainsi (table VII, fig. 11-14).

Le ruban nucléaire est connu de Ma des nombreux Hypotriches ou Pérित्रiches. Certains auteurs le considèrent comme un caractère constant de Ma; or, selon les observations de la plupart des auteurs, il apparait à la période qui précède la division de l'Infusoire. Il en est de même chez *Urostyla grandis*, où l'on n'en voit guère dans les Ma des trophozoïdes.

Le ruban nucléaire a été étudié plus minutieusement par Calkins chez les espèces: *Uroleptus mobilis* (1919) et *Uroleptus halseyi* (1930), par Kidder (1933) chez *Conchophthirus mytili*, par Maxwell (1928) chez *Pleurotrichia lanceolata*. Reichenow (1928) a décrit sa structure chez *Urostyla weissei*. A une étude particulièrement précise l'a soumise une pléiade d'auteurs américains, comme Griffin (1910) chez *Euplotes worcesteri*; Yocom (1918) et Turner (1930) chez *Euplotes patella*, Summers (1935) chez *Aspidisca lynceus*, *Diophrys appendiculata* et *Stylonychia pustulata*, et enfin Tittler (1935) chez *Urostyla grandis*.

Ce groupe d'auteurs a fini par faire accepter une interprétation commune de la structure du ruban nucléaire et de son rôle dans la reconstruction de l'appareil macronucléaire avant la division. Or, les résultats des observations exposées ici ne semblent pas coïncider complètement avec les opinions de ces auteurs.

Tittler donne dans son mémoire sur *Urostyla grandis* une description du ruban nucléaire qu'il appelle, en se conformant à ses prédécesseurs, »reorganization band«. Il en mentionne comme éléments: la partie ne se colorant pas, qu'il appelle avec les autres auteurs »reconstruction plane«, puis la zone marginale basophile, le »solution plane« et enfin, dans la partie incolore, au voisinage de la zone basophile, l'espace occupé par une agglomération subtile de granules chromatiques très fins. La zone acidophile n'est pas mentionnée; il n'en note ou dessine que des grains acidophiles distincts qui traversent la partie incolore.

Entre mes observations et celle de Tittler il y a une série de différences. La plus importante concerne l'omission par cet auteur de la zone acidophile dans la partie incolore, qui est, par contre, constante sur mes préparations, colorées par la méthode de Mann ou au triacide (table VII, fig. 11-26). Je suis contraint d'en voir la seule cause dans ce fait que l'auteur opérait principalement sur des préparations, colorées à l'hématoxyline de Mayer ou par la méthode de Feulgen, qui ne décèlent pas les éléments acidophiles.

Quant à la couche de fins granules chromatiques au voisinage de la zone basophile, je n'ai pas réussi de la constater sur mes préparations — et c'est la deuxième différence. Enfin, la troisième concerne le »solution plane« qui présente toujours, selon Tittler, le caractère d'une couche homogène fortement basophile, pendant que, selon mes recherches, il peut se composer de grains chromatiques distincts.

Parmi les travaux des autres auteurs américains précités, c'est dans celui de Summers (1935) que se trouve une description du ruban nucléaire du Ma chez *Aspidisca lynceus* la plus proche de la mienne.

Cet auteur y dit notamment que la »reorganization band« chez l'*Aspidisca lynceus* se compose d'une partie incolore, le »reconstruction plane« et d'une zone marginale colorable, le »solution plane«; le »reconstruction plane« est traversé par une zone, nommée par l'auteur »intermediate plane« et qui est, selon lui, homogène. La présence de cette zone acidophile répond exactement aux faits observés par moi chez *Urosyla grandis*; l'auteur l'a obtenue par la méthode de Borell, où elle se colore en rouge au picro — indigo — carmin.

Les autres détails des observations de Summers coïncident avec les données de Tittler. Il y a toutefois une différence dans la description de la zone acidophile entre Summers et moi; selon lui,

elle constitue une bande homogène ou plutôt un disque (à la vue du sommet du noyau), pendant que selon mes observations il se compose de grains individuels, parfois fusionnés.

Les différences envisagées entre les descriptions du ruban nucléaire, données d'une part par Summers et Tittler et d'autre part par moi, conduisent en conséquence aux interprétations un peu divergentes de la structure et du rôle de ce stade du Ma, préambule de la division.

En se basant sur leurs observations, le groupe de ces auteurs est parvenu à l'hypothèse suivante, pour expliquer le rôle du ruban nucléaire.

Ce ruban surgit, selon eux, à l'un des bouts du Ma, se déplace ensuite à travers toute sa longueur et disparaît à l'autre bout. Durant ce déplacement, une reconstruction du Ma a lieu, de sorte que le noyau après avoir été parcouru par le »reorganization band« possède une autre structure qu'auparavant.

En quoi consiste cette réorganisation, c'est ce qu'on peut constater en comparant les deux parties du Ma situées des deux côtés du ruban. Selon ces auteurs, on voit du côté »non réorganisé« des grains chromatiques et, parmi eux, les »granules X« se dessiner sur le fond d'une substance nucléaire homogène, c. à d. de la karyolymphe. La chromatine formerait ici un »finely granular reticulum«. Du côté »réorganisé« la chromatine se présente, par contre, comme une masse non granuleuse »a spongelike reticulum«, et la karyolymphe se trouve amassée dans ses mailles.

L'un de ces auteurs, Turner (1930), explique ces transformations de la manière suivante, que les autres auteurs précités admettent également: on serait en présence d'un changement des phases du colloïde nucléaire; la phase continue du noyau non réorganisé, que constitue ici la chromatine, passe, dans la partie réorganisée, en phase dispersée et, réciproquement, la phase dispersée de la partie non réorganisée, à savoir la karyolymphe, est devenue maintenant une phase continue, et nous la voyons sous l'aspect des alvéoles formées dans la masse de la chromatine.

Ces processus ont lieu durant le passage de la »reorganized band«; l'incolorabilité d'une partie considérable du ruban denonce ici, selon ces auteurs, la perte par la chromatine de son aptitude aux réactions colorantes; la zone basophile fortement colorable, serait précisément le lieu où s'opère la transformation de sa structure. En outre, l'espace faiblement colorable au delà du »solution plane«, tracé sur les figures de Tittler et de Summers constituerait l'endroit où la chromatine s'accuse encore partiellement. Quant aux »granules X«, ils chemineraient

directement à travers la »reorganized band«; c'est pourquoi nous les retrouvons dans le »reconstruction plane«, et Tittler en dessine le passage chez *Urostyla grandis*.

Or, confrontées avec mes observations, ces explications ne sont pas toutes également acceptables.

En premier lieu, s'il s'agit des différences de la structure du Ma entre ses parties situées de part et d'autre du ruban nucléaire, ces différences existent bien selon mes observations, mais consistent uniquement en ce que, dans la partie non réorganisée du Ma, la chromatine se précipite sous la forme des grains plus volumineux: elle y est donc — comme nous disons — macrogranuleuse, tandis que dans la partie réorganisée elle se précipite sous la forme des grains très fins: elle y est par conséquent microgranuleuse. En même temps, les oxygranules du côté non réorganisé sont de taille ordinaire, tandis que ceux du côté réorganisé sont beaucoup plus fins et leur substance se trouve souvent plus concentrée, puisqu'on ne voit pas de halo incolore autour d'eux.

Telle est l'image que donnent les préparations colorées par la méthode de Mann ou au triacide, ainsi que par la fuchsine après la fixation à l'aide du liquide de Flemming (table VII, fig. 13 et 17 et autres). La coloration par l'hématoxyline de Delafield avec une différenciation par l'alcool acidifié fournit des résultats analogues mais — il faut l'avouer — seulement dans les cas d'une différenciation fort heureuse; dans d'autres cas, on en peut obtenir une masse chromatique homogène avec des alvéoles des oxygranules restées incolores. Ainsi, la différence entre les deux parties du Ma consisterait non pas dans le changement du colloïde nucléaire, mais uniquement dans celui du degré de consistance de la chromatine.

Parmi les auteurs qui s'occupent des processus accompagnant dans les Ma la formation du ruban nucléaire, il y a qui n'aperçoivent pas de changement aussi profond dans l'état de la substance chromatique comme le signalent Summers et Tittler.

Ainsi, Calkins (1919), en décrivant le Ma chez *Uroleptus mobilis* et, en particulier, le »nuclear cless« qui le traverse, trouve des deux côtés de cette fente la chromatine dans la forme granuleuse. Il écrit: »The two portions of each macronucleus, separated by the nuclear cleff, are apparently different in chromatin make-up, one portion being less dense than the other« (p. 300). Il constate de même chez *Uroleptus halseyi* que les grains sont d'un côté du ruban moins nombreux et plus grands, et de Ma chez *Pleurotricha lanceolata*, après le passage du ruban nucléaire, comme granuleuse. Pareillement, dans de

nombreux travaux sur les transformations des Ma dans les kystes réorganisatrices. dans les cas où les Ma possèdent un ruban nucléaire, les auteurs définissent la structure des Ma »reorganisés« comme granuleuse. Ainsi, Weyer (1930) voit toujours chez *Gastrostyla steini* dans les 4 Ma, qui tous possèdent le ruban nucléaire, la structure microgranuleuse de la chromatine. Kidder (1938), en décrivant le curieux processus de la réorganisation du Ma dans les *Paraclevelandia simplex* enkystés, signale la même structure de la chromatine dans le Ma réorganisé. D'ailleurs, les auteurs américains précités ne voient le changement des phases dans la structure des Ma qu'au stade du ruban nucléaire ou, tout au plus, à celui du noyau arrondi (Tittler chez *Urostyla grandis*), tandis que dans le noyau fusionné ou entrant en division, ils voient se reconstituer la structure microgranuleuse de la chromatine. Mes observations des Ma arrondis et de fusionnés montrent que, dans des deux stades, on peut mettre facilement en évidence la structure granuleuse de la chromatine. Ainsi, les fig. 34 - 37 de la table VII représentent les Ma arrondis après avoir subi la période du ruban nucléaire.

Nous y voyons sans peine la substance chromatique dans la forme macrogranuleuse, et les oxygranules en nombre de 1 à 3, de taille et de forme comme dans des Ma trophiques. Pareillement, la structure des Ma géants chez *Urostyla grandis* est nettement microgranuleuse.

La différence entre les deux parties du Ma est donc effective, mais l'explication d'après laquelle il se produirait ici un changement des phases ne semble pas être justifiée, pas plus que bien saisir l'essentiel du processus qui a lieu ici.

La deuxième divergence entre mes observations sur le ruban nucléaire et celles de Tittler et des auteurs en question porte sur la »zone acidophile«.

Comme il a été dit, Tittler ne distingue pas cette zone chez *Urostyla grandis* et ne voit dans le »reconstruction plane« que les »granules X« isolés qu'il traverse. Il constate aussi à cet endroit leur expulsion au dehors. Summers, qui aperçoit la zone acidophile chez *Aspidisca lynceus* (1935), ne lui attribue pas d'importance notable et ne s'en occupe pas davantage. En ce qui concerne la substance acidophile, il croit qu'une partie en est expulsée du noyau pendant la migration du ruban et qu'une autre partie s'en élimine par voie des transformations chimiques et physiques: »The changes attendant upon the migration of the bands through the nucleus include the partial or complete reduction of the various achromatin sphaeres or droplets« (p. 199).

Or, selon mes observations »la zone acidophile« constitue une agglomération des grains qu'il est impossible de distinguer des oxygra-

nules. Nous voyons sur les fig. 13 – 26 de la table VII différents stades d'accumulation ou de fusionnement des tels oxygranules; on les met en évidence avec une netteté particulière par le procédé de Mann ou par la triacide. Les oxygranules ne contiennent pas ici de substance fondamentale basophile. Nous avons vu cette dernière dans les oxygranules après la coloration par l'hématoxyline de Delafield (voir la table VII, fig. 7). C'est pourquoi nous ne voyons point d'oxygranules sur les préparations colorées à l'hématoxyline de Delafield. On comprend aussi que Tittler devait les omettre, ses préparations étant colorées en majeure partie à l'hémalun et par la méthode de Feulgen. Les oxygranules constituent ici la substance même de ces éléments, éliminée de la matière fondamentale basophile.

Dans cette interprétation, la partie incolorable du ruban (»reconstruction plane«) constituerait des vésicules d'oxygranules en fusion; le ruban serait donc une vacuole formée à la suite de la précipitation de leur substance en globules. Dans ces conditions, la zone basophile marginale, qui se trouve d'un côté du ruban en forme d'une couche homogène où de grains chromatiques distincts (»solution plane«), serait une agglomération de grains chromatiques à l'une des faces de la vacuole. Elle n'est visible que de côté inaltéré du Ma, parce que c'est ici seulement que l'ancienne structure macrogranuleuse du Ma se trouve conservée.

Il semble aussi que le seul endroit d'où les oxygranules ont été éliminés peut être la partie »réorganisée«. En relation avec l'élimination des oxygranules, aussi sa structure chromatique s'est modifiée; la chromatine s'y est précipitée sous la forme microgranuleuse, et la substance acidophile, soit résiduelle, soit formée à nouveau, s'est accumulée dans des petites vacuoles à colorabilité faible.

Les auteurs américains précités mettent les changements survenant dans les Ma pendant la »réorganisation« décrite en relation avec le rajeunissement de la cellule avant la division. Summers (1935) écrit que ce processus »have à rejuvenating effect upon the cell«. Ce serait donc un passage du Ma de l'état trophique à celui de division.

Néanmoins, aussi bien mes observations que celles de Tittler montrent que dans le Ma »réorganisé«, de même que dans les Ma arrondis, se trouvant donc sûrement dans la stade préparatoire à la division, les oxygranules sont présents (table VII, fig. 34 – 37), de sorte que les processus trophiques ne peuvent pas être regardés alors comme complètement abolis. Ce fait s'oppose aussi à l'interprétation des phénomènes qui se passent ici, comme ceux d'un processus de réorganisation.

La question de la réorganisation des Ma avant la division à une littérature fort étendue. Ainsi Calkins (1930) voit chez *Uroleptus*

halseyi (p. 162) une «purification» des Ma distincts avant leur fusion, et qui consisterait dans l'élimination des «granules X» et dans la transformation de la chromatine en l'état microgranuleux. Plusieurs auteurs décrivent, comme processus réorganisateur dans les Ma avant leur division, l'élimination d'une partie de la chromatine, dite «residual» ou «extrusion chromatine» (Kidder chez *Conchophthirus mytili* — 1933, *Ancistruma mytili* — 1933 et *Colpoda cucullus* — 1938, Rossolimo et Jakimowitsch chez *Conchophthirus steenstrupi* — 1929, Haas chez *Ichthyophthirius multifiliis* — 1933 et autres).

Or, sans présumer ici telle ou autre solution du problème de la réorganisation des Ma avant la division, il faut que nous attirions l'attention sur la possibilité d'un certain rôle mécanique que le ruban nucléaire semble jouer dans le processus même de la transformation des Ma en sphères et de leur union en un Ma géant.

Les fig. 21-24 de la table VII présentent les Ma qui s'arrondissent. Ce processus suit partout la même marche: le Ma s'infléchit des deux bouts, le ruban nucléaire avec les oxygranules suspendus dans lui demeurant dans la courbure de l'inflexion. Ce phénomène est bien particulièrement visible sur les fig. 22 et 24. Si le ruban passe par le milieu du Ma, les deux parties qui s'infléchissent sont presque égales; par contre elles sont visiblement inégales, quand il se trouve à la périphérie du Ma.

La marche ultérieure de la transformation du Ma en sphère consiste dans le rapprochement des deux parties infléchies et dans leur union. A cette période la vacuole se réduit ou même disparaît complètement. Les oxygranules subsistent d'habitude, bien qu'en quantité réduite (table VII, fig. 30-33).

Ce processus peut s'expliquer de façon que la disparition de la vacuole, soit par voie de résorption, soit par celle de rupture, devient un facteur qui rend possible l'union de deux parties infléchies du Ma et, portant, son arrondissement en sphère. Il est donc admissible que l'ainsi dit «ruban nucléaire» joue ici le rôle d'un agent mécanique permettant au Ma de prendre la forme sphérique.

Quant à la réduction du nombre d'oxygranules, Tittler et Summers observent aussi, comme il a été mentionné, qu'ils (les «granules X») sont éliminés en partie pendant la migration du ruban nucléaire.

Dans un Ma complètement arrondi, on ne voit plus la vacuole, et parmi les grains de chromatine se font voir des oxygranules nouveaux, se colorant bien fort (table VII, fig. 36 et 37).

C'est de cette période que Tittler tire son dessin du Ma qui se blottit, avec une vacuole au milieu, d'après une préparation fixée par le liquide de Gilson — Carnoy et colorée à l'hémalun de Mayer; il n'y reproduit donc pas les oxygranules et présente la structure de la chromatine comme spongieuse («spongelike»). Aussi, il ne suppose pas l'existence d'une relation mécanique entre l'arrondissement du noyau et le passage du ruban nucléaire.

Il est caractéristique que le ruban nucléaire apparaît d'une façon générale chez les Infussoires chez lesquels la division des Ma est précédée par un profond changement de la forme avec tendance de s'arrondir ou de se fusionner avec les autres Ma en un seul.

Ainsi, chez *Pleurotricha lanceolata* (Mannell 1928) chacun de ses deux Ma passe par le stade du ruban nucléaire et, l'ayant passé, se blottit pour devenir sphérique. Chez *Aspidisca lynceus* (Summers 1935) le Ma, qui est dans ce cas solitaire et en fer-à-cheval, se transforme en un corps oval. Weyer (1930) signale que chez *Gastrostyla steini*, possédant 4 Ma, l'inflexion des Ma, avant leur fusion en un seul Ma divisoire, s'accompagne de celle de la fente nucléaire. Il écrit: «...in jedem Macronucleus rückt der Kernspalt gegen einen beliebigen Kernpol vor und ist jetzt nicht mehr gerade, sondern gebogen und geknickt».

Sous un autre rapport encore le ruban nucléaire du Ma chez *Urostyla grandis* semble jouer le rôle d'agent mécanique. On voit, en effet très souvent des Ma qui, avant de se blottir, laissent des petits fragments se détacher. Nous le voyons sur les fig. 25–29 de la table VII. Cette séparation a lieu dans les Ma dans lesquels le ruban nucléaire est situé au bout; la vacuole qui forme ce ruban éclate (fig. 26) et la partie du Ma, séparée par elle, se détache sous forme d'un fragment sphérique. Une pareille fragmentation des Ma dans les processus précédant la division est connue aussi chez d'autres Infussoires. Ainsi Summers (1935) a vu chez *Diophrys appendiculata* des cas dans lesquels le Ma contenant un ruban nucléaire se morcelaient en plusieurs parties; quelquefois la partie «réorganisée» du Ma se partageait de la sorte en 2 ou 3 fragments. Il constate ensuite que les fragments du Ma ne demeuraient jamais libres dans le protoplasme pendant que les parties distinctes se fusionnaient en une masse unique (page 185). On peut constater le même phénomène chez *Urostyla grandis*; sans doute, tous ces fragments d'un Ma s'y fusionnent ensuite aussi.

Dans l'*Urostyla grandis* chez lequel tous les Ma, de même que tous les fragments qui s'en sont détachés, viennent de se blottir (table V, fig. 1–4), commence leur union progressive. La fig. 38 de la table VII représente 2 Ma arrondis qui s'unissent; la fig. 39 en représente plu-

sieurs déjà unis. Nous y voyons que, dans les Ma unis, les grains chromatiques s'allongent et se disposent en rangées. Cela prouve que la fusion des Ma s'accompagne de la formation des courants dans lesquels se mélange la substance des noyaux distincts. Nous voyons les mêmes courants sur des agglomérations plus considérables des Ma (table VII, fig. 40). Finalement, tous les éléments des Ma se trouvent unis en un seul Ma divisoire qui se place au milieu de l'individu suivant son axe longitudinal. Ce n'est qu'à ce moment que la structure chromatique du noyau se modifie en passant de la macrogranuleuse en microgranuleuse.

La substance des oxygranules persiste assez longtemps pendant tous ces processus sous la forme de globules sphériques bien nets se colorant toutefois de plus en plus faiblement. Dans le noyau fusionné on ne peut plus la mettre en évidence dans la plupart des cas. Dans quelques cas cependant les traces des oxygranules restent aussi dans le «noyau divisoire» sous forme de globules se colorant faiblement par les colorants. Il en reste encore pendant la division du noyau fusionné et ils se transmettent aux noyaux filles.

Au moment de l'union des Ma arrondis, la membrane nucléaire subit une résorption progressive; ensuite elle se reconstitue de nouveau.

En réfléchissant sur les transformations que subissent les oxygranules dans les Ma à la période du ruban nucléaire, du blottissement des Ma, de leur fusion et, ensuite, dans le noyau de la division même, nous sommes contraints d'admettre que l'apparition et la disparition des oxygranules est en relation avec l'abolition et la reprise des fonctions trophiques de l'Infusoire, en premier lieu de celles du métabolisme et de l'assimilation. Ce n'est qu'au moment même de la division du Ma que ces fonctions semblent, dans la plupart des cas, s'arrêter complètement.

Division du Ma.

Le noyau «divisoir» est d'une forme ovale ou allongée, parfois un peu irrégulière (table V, fig. 4 et la partie I-re table I). A l'instant de la division, il s'étire dans la direction de l'axe longitudinal de l'Infusoire, s'arrondit aux pôles et devient concave au milieu. Sa structure interne devient nettement microgranuleuse et les grains de chromatine se rangent en des files parallèles, minces et ondulées. On ne peut constater de rayons achromatiques quelconques. Le noyau est entouré de la membrane nucléaire.

La structure microgranuleuse des Ma divisaires a été constatée d'une façon générale par les observations portant aussi bien sur les

Infusoires à un seul noyau que sur ceux qui possèdent le nombreux Ma se fusionnant avant la division. Elle a été observée par Calkins (1919, 1930) chez *Uroleptus mobilis* et chez *Uroleptus halseyi*, par Richenow (1928) chez *Urostyla weissei*, Weyer (1930) chez *Gastrostyla steini*, Kidder (1938) chez *Paraclevelandia simplex* ainsi que chez *Ancistruma mytili*, et par les autres.

Tittler présente également la structure du «fusing Ma» (Ma divisoire) chez *Urostyla grandis* comme celle d'un «noyau divisoire granulé qui paraît parfaitement homogène» («granular division nucleus, which appears perfectly homogenous»), et dans lequel «l'évidence de l'arrangement linéaire des grains de chromatine est perdue» («evidence of the linear arrangement of the chromatin granules are lost») (p. 198).

Ce noyau subit une division en 2 noyaux files (table VI, fig. 1) Dans cette division, on ne trouve pas d'éléments qui en permettraient de constater l'équité ou la non-équité; on ne peut non plus mettre en évidence aucun réseau achromatique. Ce n'est que la marche des divisions subséquentes des noyaux engendrés qui montre que la division du noyau fusionné ne peut pas être regardée comme non-équitable.

Les noyaux issus de la première division, se divisent d'une façon analogue en 4, ceux-là en 8, 16 etc. Ces divisions se succèdent rapidement, l'une l'autre, et souvent de manière que les noyaux, avant de se séparer, se divisent de nouveau. Parfois, il se forment ainsi des chaînes, qui unissent 3 ou 4 Ma-filles. Très souvent les divisions des Ma s'accompagnent de l'inflexion de l'axe de division, donnant lieu à des figures en haltères (table VI, fig. 2 et 3, 1-re partie).

Les premières divisions des Ma files sont d'ordinaire synchrones (table VI, fig. 2 et 1-re partie, table I); pourtant, on rencontre également ici des cas d'arrêt de la division d'un quelconques des noyaux. Au stade de 4 ou 8 Ma en division survient d'habitude la division de l'individu. Les divisions ultérieure s'effectuent déjà dans les individus qui viennent d'être engendrés; d'ordinaire, le synchronisme se détruit ici complètement. Mais, lorsque les Ma qui se divisent atteignent leurs dimensions définitives, le synchronisme se reconstitue presque entièrement; on rencontre des individus, dans lesquels presque tous les Ma se trouvent à l'état de dédoublement et possèdent la même taille (table VI, fig. 4). Or, il y a des difficultés considérables à constater, si l'aptitude des Ma à se diviser admet des limites et s'ils épuisent cette aptitude. En tous cas, chez un sujet qui vit déjà entièrement sa vie trophique, on ne rencontre plus de Ma en division (par opposition aux Mi, qui se divisent pendant la période entière de la vie trophique de l'individu; v. partie I). Il semble donc possible de supposer que le nombre de divisions que subit le Ma géant, dépend de deux facteurs, à savoir des propriétés

héréditaires du Ma, qui se sont développées au cours de son histoire, et des conditions physiologiques du sujet au moment donné; pratiquement ce nombre serait donc variable, mais dans des limites relativement restreintes.

On trouve également une certaine variabilité du nombre de Ma chez les espèces qui n'en ont que quelques-uns. Il est vrai que *Conchophthirus steenstrupi* possède d'une façon constante 7 Ma (Rossolimo et Jakimowitsch 1929), *Gastrostyla steinii* (Weyer 1930) 4 Ma, mais *Stylonychia mytilus* (Dembowska 1938) en a »d'habitude« 8 et *Uroleptus halseyi* (Calkins 1930) en admet d'ordinaire 8, il lui arrive d'avoir 16 et quelquefois 24 ou 28. Studitsky (1930) évalue chez *Dileptus gigas* le nombre des Ma à 180 jusqu'à 400.

Les premières divisions du Ma géant ne permettent pas de constater plus de détails dans la structure du noyau en division, outre l'arrangement déjà mentionné de la chromatine en grains minuscules, disposés en rangées longitudinales et ondulées. La division a le caractère équitable et sa marche est très rapide. Dans les divisions de Ma de taille inférieure, p. ex. de ceux de la 6-ème ou 7-ème générations (table VII, fig. 41 — 47) les grains chromatiques sont plus grands, et dans la zone de rétrécissement l'on voit des grains chromatiques tout-à-fait nets qui se dirigent vers les deux Ma-filles. Dans les Ma plus petits encore, on peut constater des grains chromatiques peu nombreux et un arrangement de ces grains le long des lignes qui parcourent le noyau (table VII, fig. 48—56) La disposition de ces lignes semble indiquer la présence de l'élément achromatique, cependant les tentatives de l'établir par voie de coloration se heurtent à des difficultés. Ici on voit également le passage des grains dans la zone rétrécié.

Sur les préparations colorées par la méthode de Mann et portant sur les divisions ultérieures des Ma (table VII, fig. 58 — 61), on peut constater sans peine l'apparition des oxygranules dans la structure du noyau divisé et leur transmission en quantité variable aux noyaux-filles. La présence des oxygranules dans ces divisions indique qu'elles ont lieu déjà à la période de la vie trophique intense du jeune sujet.

Le problème de la division des Ma occupe dans la littérature récente une place assez étendue.

Une approbation assez générale a été gagnée par l'opinion suivant laquelle la notion d'amitose ne convient pas à la nature de la division en question. Cette division ne se présente pas comme un morcellement désordonné du noyau. Les divisions des Ma chez *Urostyla grandis* paraissent confirmer cette conception.

Quelques auteurs ont décrit, dans les divisions des Ma chez les Infusoires, les éléments de la karyokinèse et les chromosomes. Ainsi,

Rossolimo et Jakimowitsch (1929) décrivent chez *Conchophthirus steenstrupi* une division »non amitotique« de Ma, s'accompagnant de la formation du fuseau et des agglomérations de la chromatine, analogues — selon eux — aux plaques-filles qui se séparent. Swarczewsky (1928) constate chez *Spirochona elegans* une promitose complète au cours de la division végétative du Ma. Un peu plus s'avance Piekarski (1939), qui, dans son travail sur *Colpoda steini*, trouve chez cet Infusoire pendant la division des Ma des éléments chromatiques qu'il qualifie »Chromosomenaggregate«, quoiqu'il n'y constate ni la plaque équatoriale, ni les chromosomes typiques.

Enfin, Mamcilo Ivanić signale dans ses travaux sur *Chilodon uncinatus* (1924 — 1938), pendant la division des Ma chez les individus enkystés et subissant leur multiplication dans les kystes, une »promitose« avec les chromosomes bien nets, leur dédoublement, le fuseau achromatique (de linine) et les plaques pôlaires; cependant, chez les sujets vivant en liberté il ne voit que l'amitose des Ma.

Les divisions des Ma chez *Urostyla grandis* ne fournissent pas de raisons à les considérer comme mitotiques; même dans les divisions où l'on voit clairement les grains chromatiques dans les noyaux s'étirant, il n'y a pas de raisons pour identifier ces grains avec des chromosomes ou leurs éléments (table VII, fig 41-56). A la suite de ses recherches, Ivanić parvient à la conclusion que les Ma sont des noyaux plus ou moins pathologiquement altérés et qui se divisent d'ordinaire pathologiquement par l'amitose, mais qu'il se rencontre parfois parmi les Ma pathologiquement modifiés un »normales Grosskern« qui se divise par la mitose ou accuse des éléments de ce mode de division. Or, il n'attribue aux Ma aucune propriété physiologique spéciale, en disant: »...die Grosskerne bei Ciliaten keine physiologisch besonderen, somatischen Kerne darstellen, sondern dass wir es hier vielmehr mit mehr oder minder pathologischen... Kernen zu tun haben« (1938, page 67)

Cette opinion d'Ivanić paraît illégitime. Les Ma ne sont pas de tout des noyaux pathologiques, mais seulement adaptés plus particulièrement aux fonctions de la période trophique de la vie de l'Infusoire. D'une façon analogue Calkins (1930), en envisageant le rôle des Ma chez les Infusoires, en particulier chez *Uroleptus halseyi*, fait observer que l'absence de la figure mitotique et des chromosomes bien caractérisés ne contredit pas leur importance en tant qu'un organe cellulaire: »are warding has led to neglect of this important cell-organ«.

Le moment génératif ne joue dans eux aucun rôle. Leur rôle physiologique peut persister dans une série presque infinie des générations, prenant naissance des divisions végétatives, comme p.ex. dans les races

«amicronucleate». Ils ne perdent leur rôle et ne disparaissent que lors du passage de la reproduction végétative à celle générative.

Quant au mode de division des Ma, il me semble inexact d'y chercher à voir les éléments d'une véritable mitose, comme du mode de division propre à transmettre les caractères héréditaires. La division des Ma est une dérivée de la mitose, qui peut parfois renaître en elle. Mais en réalité ce mode de division ne constitue qu'une transmission équitable de la structure de Ma aux individus-filles; il n'est pas une mitose, mais il n'est non plus la négation d'une transmission équitable de substance nucléaire. Ce mode de division devrait donc recevoir un nom à part, ne l'opposant pas à la mitose, mais en même temps n'en contredisant pas l'équité de la transmission.

LÉGENDE DES TABLES

Table V. *Urostyla grandis* Ehrbg. 1) Un individu au stade d'arrondissement des Ma; Mi en prophase. 2) Un individu au stade de fusion des Ma arrondis; Mi en métaphase. 3) Un individu dans lequel la majorité des Ma vient de se fusionner en un seul Ma géant; les Mi en métaphase. 4) Un individu a 1 Ma géant; les Mi au repos ou en métaphase.

Ma₁ — macronucleus arrondis, Ma₂ — macronucleus confluent, Ma₃ — macronucleus géant dit «divisoire», v — la vacuole nutritive. Gross: 150 fois.

Table VI. *Urostyla grandis* Ehrbg. 1) Première division du Ma géant; Mi en télophase. 2) 4 Ma en division; Mi en métaphase prédominant. 3) Jeunes individus qui se séparent. Le synchronisme des divisions des Ma est détruit. 4) Jeune individu au stade des divisions ultérieures des Ma; les Mi en divers stades de la division. Gross: 150 fois.

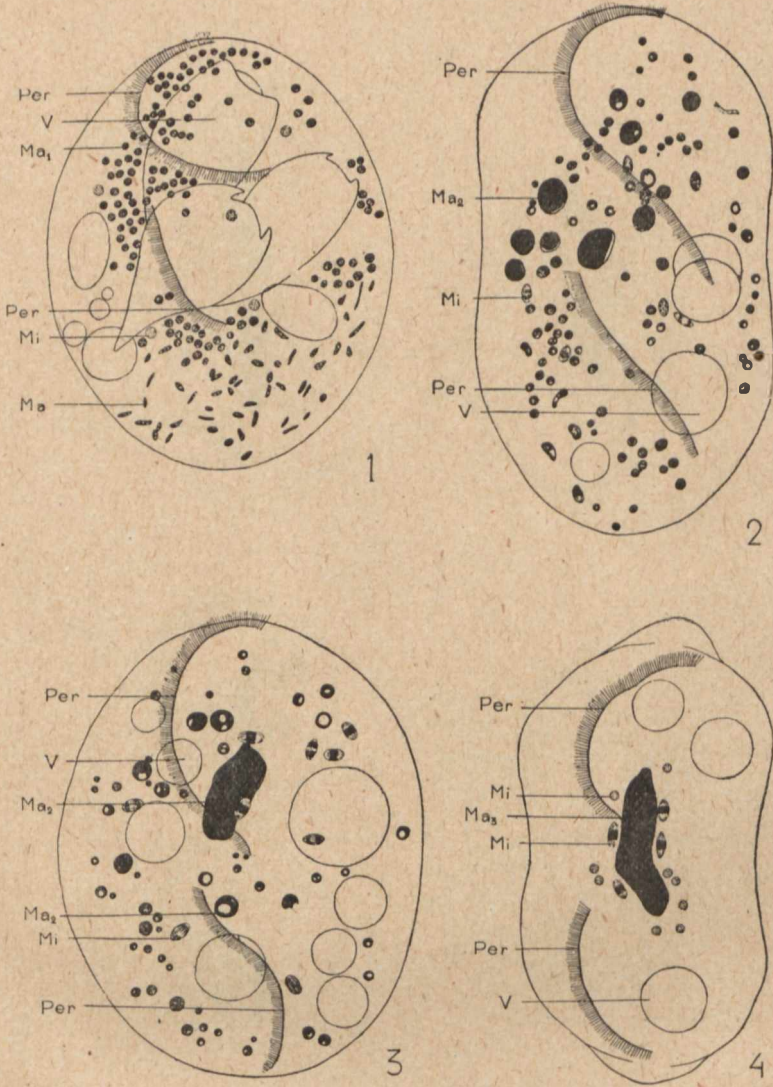
Table VII. *Urostyla grandis* Ehrbg. Macronucleus, sa structure, formation du ruban nucléaire, fusion des Ma et leur division. Dessiné à l'aide de l'appareil d'Abbé de l'immersion de Zeiss 1/12. Gross 2100 fois.

- Fig. 1-10. Formes des Ma dans le trophozoïde. Fixation: sublimé alcoolique acidifié.
- Fig. 1-4. Ma de forme la plus fréquente; grains chromatiques et oxygranules visibles. Coloration: méthode de Mann.
- Fig. 5, 6. Ma de forme en bâtonnet, avec chromatine abondante. Coloration: méthode de Mann.
- Fig. 7. Ma coloré à l'hématoxyline de Delatfield et l'éosine.
- Fig. 8-10. Ma lobés et polyédriques dans les individus fortement alimentés. Coloration: méthode de Mann.
- Fig. 11-20. Le ruban nucléaire du Ma. Fig. 11-15. Fixation: sublimé alcoolique acidifié. Coloration: méthode de Mann. Fig. 16-20. Fixation: liquide de Flemming à forte concentration. Coloration: méthode d'Altmann. Coupes.
- Fig. 13. Structure typique du ruban nucléaire. D'un côté du ruban la chromatine macrogranuleuse avec oxygranules volumineux; de l'autre côté microgranuleuse avec oxygranules fins. Du côté de la chromatine macrogranuleuse la zone de grains chromatiques agglomérés. Par le milieu du ruban passe la zone de substance acidophile, composée d'oxygranules.
- Fig. 16-20. La zone acidophile composée d'agglomérations des oxygranules.
- Fig. 21-25. L'inflexion des Ma. Fixation: sublimé alcoolique acidifié. Coloration: méthode de Mann.
- Fig. 25-29. Séparations de fragments du Ma s'arrondissant. Fixation: comme figures précédentes. Fig. 25-26. Coloration: méthode de Mann. Fig. 27-29. Coloration triacide Ehrlich-Piondi-Heidehain.
- Fig. 30-37. Ma devenu sphérique. Fixation: comme auparavant. Coloration: méthode de Mann sauf fig. 33, fixée par le liquide de Flemming et colorée par la méthode d'Altmann.
- Fig. 38-40. Fusion des Ma en Ma géant (Ma divisoire). Fig. 38 et 39 fixées et colorées comme fig. 33. Fig. 40: fixation sublimé alcoolique acidifié, coloration triacide.
- Fig. 41-47. Division des Ma de la 6-ème et 7-ème génération. Fixation et coloration: sublimé alcoolique acidifié et méthode de Mann.
- Fig. 48-56. Division des Ma de la 8-ème et 9-ème générations. Fixation: liquide de Flemming. Coloration: méthode d'Altmann.
- Fig. 57-61. Division des Ma comme celle des fig. 48-56. Fixation et coloration comme fig. 42-47.

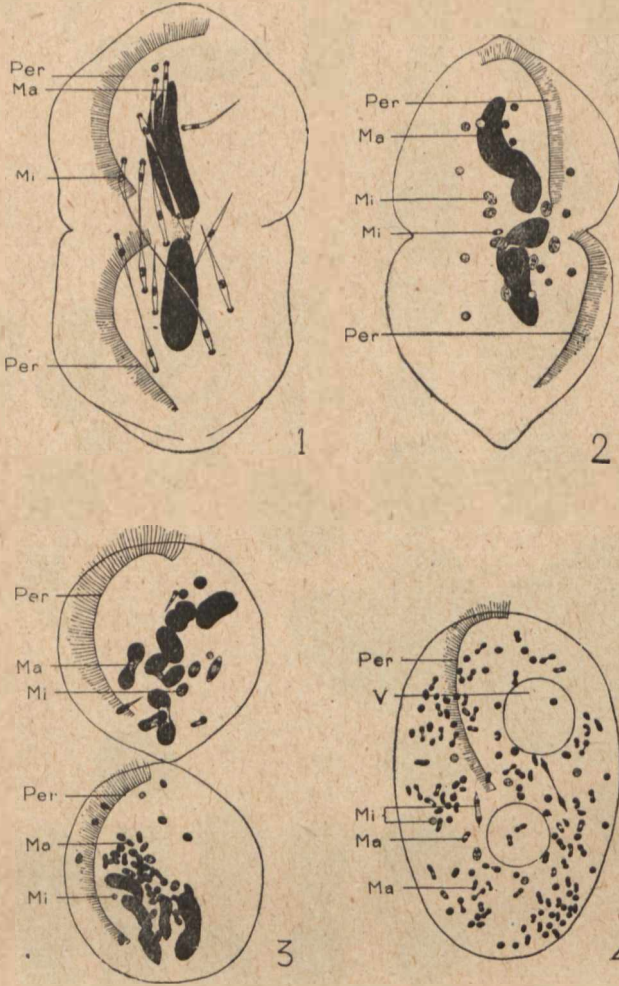
BIBLIOGRAPHIE.

1. Bergh R. S. Recherches sur les noyaux de l'*Urostyla grandis* et de l'*Urostyla intermedia* n. sp. Arch. de Biologie, IX, 1889.
2. Calkins G. N. *Uroleptus mobilis* Englm. I. History of the nuclei during division and conjugation. Journ. exper. Zool., 27, 1919.
3. Calkins G. N. *Uroleptus halseyi* Calkins II. The origin and fate of the macronuclear Chromatin. Arch. Protist., Jena, 69, 1930.
4. Calkins G. N. *Uroleptus halseyi* Calkins. III. The kinetic Elements and the Micronucleus. Arch. Protist., Jena, 72, 1930.
5. Dembowska W. S. Körperorganisation von *Stylonychia mytilus* beim Hunger. Arch. Protist., Jena, 91, 1938.
6. Fauré-Frémiet. Appareil nucléaire, chromidiens, mitochondries. Arch. Protist., Jena, 21, 1911.
7. Griffin L. E. *Euplotes worcesteri* sp. nov. II. Division. Philippine Journ. Sci., 5, 1910.
8. Haas G. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie von *Ichthyophthirus multifiliis* Toug Arch. Protist., Jena, 61, 1933.
9. Hofender H. Ueber die animalische Ernährung von *Ceratium hirudinnella* O. F. Müller und über die Rolle des Kernes bei dieser Zellfunktion. Arch. Protist., Jena 71, 1930.
10. Ivanič M. Ueber die primitotische Teilung des Synkaryons der Exconjuganten von *Chilodon cucullus*. Arch. Protist., Jena, 49, 1924.
11. Ivanič M. Ueber die mit den parthenogenetischen Reorganisationsprocessen des Kernapparates verbundenen Vermehrungscysten von *Chilodon uncinatus* Ehrbg. Arch. Protist., Jena, 61, 1928.
12. Ivanič M. Ueber die mit der Enzystierung verbundene Entstehung der kleinkernlosen Stämme, nebst einem Beitrage zur Entstehung der grosskernlosen Stämme bei *Stylonychia pustulata* Ehrbg. Arch. Protist., Jena, 74, 1931.
13. Ivanič M. Neue Beiträge zur Kenntnis der mit den Reorganisationsprocessen des Kernapparates verbundenen Vermehrungsruehstadien von *Chilodon uncinatus* Ehrbg. Arch. Protist., Jena 79, 1933.
14. Ivanič M. Ueber die mit der Chromosomenbildung verbundenen primitotischen Grosskernteilung bei den Vermehrungsruehstadien von *Chilodon uncinatus* Ehrbg. Arch. Protist., Jena, 91, 1938.
15. Kasanzeff W. Beitrag zur Kenntnis der Grosskerne der Cillaten. Trav. Lab. Zool. Ac. Sci. U. R. S. S., Leningrad, 1928 (2).
16. Kidder G. W. Studies on *Conchophthirus mytili* De Morgan. I. Morphology and division. Arch. Protist., Jena, 79, 1933.
17. Kidder G. W. On the Genus *Ancistruma* Strand (*Ancistrum* Maupas). Biol. Bull., Lancaster, 64, 1933.

18. Kidder G. W. Nuclear reorganisation without cell division in *Paraclevelandia simplex*, an endocommensal ciliate of the woodfeeding roach, *Parasthia*. Arch. Protist., Jena, **91**, 1938.
19. Kidder G. W. & Mc Claff. Cytological investigations of *Colpoda cucullus*. Biol. Bull., Lancaster, **74**, 1938.
20. Kijenski G. Contributions to the amitotic division in the *Infusoria Discophrya planariarum* Siebold. Mem. Soc. Roy. Sci. Bohême, Praha, **2**, 1925.
21. Kahl A. Protozoa. »Die Tierwelt Deutschlands«, Jena, 1930-1935.
22. Menzies R. D. Conjugation, division and encystment in *Pleurotricha lanceolata*. Biol. Bull., Lancaster, **54**, 1928.
23. Piekarski G. Cytologische Untersuchungen an einem normalen und einem Micronucleuslosen Stamm von *Colpoda steini* M. Arch. Protist., Jena, **92**, 1939.
24. Poliansky G. Geschlechtsprozesse bei *Bursaria truncatella*. Arch. Protist., Jena, **81**, 1934.
25. Raabe Henryk. L'appareil nucleaire d'*Urostyla grandis* Ehrbg. Part I. Appareil micronucleaire. Annal. Univ. M. Curie-Sklodowska, Sectio C, Lublin, **1**, **1**, 1946.
26. Reichenow E. Ergebnisse mit der Nuclearfärbung bei Protozoen. Arch. Protist., Jena, **61**, 1928.
27. Rossolimo L. L. u. Jakimowitsch K. Die Kernteilung von *Conchophthirus steenstrupi*. Zool. Anz., **84**, 1934.
28. Studitsky A. Materialien zur Morphologie von *Dileptus gigas* Stein. Arch. Protist., Jena, **70**, 1930.
29. Studitsky A. N. Ueber die Morphologie, Cytologie, und Systematik von *Ptychostomum chattoni* Rossolimo. Arch. Protist., Jena, **76**, 1932.
30. Swarczewsky B. Beobachtungen über *Spirochona elegans*. Arch. Protist., Jena **61**, 1928.
31. Summers F. M. The division and reorganisation of the macronucleus of *Aspidisca lynceus* Müller, *Diophrys appendiculata* Stein und *Stylonychia pustulata* Ehrbg. Arch. Protist., Jena, **85**, 1935.
32. Tittler I. A. Division, encystment and endomixis in *Urostyla grandis* with an account of an amiconucleate race. La Cellule, **44**, 1935.
33. Turner J. P. Division and conjugation in *Euplotes patella* Ehr. with special reference to the nuclear phenomene. Univ. Calif. Publ. Zool., Berkeley, **19**, 1920.
34. Weyer G. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der *Gastrostyla steini* Eng. Arch. Protist., Jena, **71**, 1930.
35. Yokom H. B. The neuromotorapp. of *Euplotes patella*. Univ. Calif. Publ. Zool. Berkeley, **18**, 1918.



Henryk Raabe
auctor del.



Henryk Raabe
auctor del.

