

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

Henryk RAABE

**Aparat jądrowy *Urostyła grandis* Ehrbg.**

**L'appareil nucléaire d'*Urostyła grandis* Ehrbg.**

**Część I. Aparat jądra małego.**

**Partie I. Appareil micronucléaire.**

Materiał, który posłużył do niniejszych badań pochodził z jednego z akwariów, które od dłuższego czasu stały w pracowni Zakładu Zoologii i Anatomii Porównawczej Uniwersytetu lwowskiego. Akwarium znajdowało się w miejscu zaciemnionym, na ściankach jego rozwijało się życie o charakterze saprobiontycznym; znajdowały się tam wśród dużej ilości detritusu wrotki, nicienie, z wymioczków *Tokophrya*, *Paramecium*, *Stylonychia* i inne; w nieznacznej stosunkowo ilości występowała również *Urostyła grandis* Ehrbg z rzędu *Hypotricha*.

Pod względem taksonomicznym właściwości badanego wymoczka odpowiadały w ogólnych zarysach diagnozie podanej przez Bütschli'e g o (1889) i przez Kahl'a (1935), zarówno pod względem układu cirri i pasów rzęskowych, jak budowy aparatu gębowego oraz aparatu jądrowego i wreszcie wielkości (do 400 mikronów).

Badania przeprowadzone zostały nad klonem wyhodowanym z jednego osobnika i prowadzonym w ciągu 9 miesięcy, od marca do listopada 1940 r. *Urostyła* rozmnażała się obficie, wymagała jednak specyficznych dla siebie warunków. Kultury jej prowadzone były w szalkach Petri'ego albo na szkiełkach podstawowych w stawkach obramowanych ściankami z wazeliny chemicznie czystej. Komora wilgotna z licznymi takimi kulturami stała w miejscu zaciemnionym; wymoczki rozmnażały

się najpomyślniej w zbiornikach wodnych płytkich z obfitym detritusem; żywiły się wszelkim dostarczanym im pokarmem zwierzęcym: pobierały masowo za pomocą olbrzymiej swej gęby *Paramaecia*, *Stylonychia*, *Colpilia*, *Vorticellae*, *Tokophrya*, zarówno jak wrotki i nicienie. Gdy była odpowiednia ilość pokarmu, endoplazma ich była dosłownie wypełniona pobranymi wymoczkami; mogły też zawierać równocześnie po 3–4 wrotki albo kilkanaście nicieni.

W warunkach korzystnych *Urostyla* dzieliła się raz na 24 godziny bądź na 36 godzin. Do czynników widocznie hamujących rozród należało podniesienie się temperatury; w miesiącach letnich, szczególnie podczas dni gorących rozród był słabszy.

Do celów zamierzonej pracy robione były preparaty z pojedynczych osobników utrwalanych między szkiełkiem podstawowym a przykrywkowym oraz skrawki. Materiał na szkiełkach utrwalany był sublimatem z alkoholem absolutnym zakwaszonym (2 cz. subl. nas. + 1 cz. alk. abs. + 5% kw. oct.) oraz płynem Flemminga. Do krajania wymoczki utrwalane były tymiż samymi odczynnikami, a ponadto płynem Bouina. Krajanie przeprowadzane było w bloczkach z agaru zatopionych w parafinie.

Preparaty w całości i skrawki barwione były różnymi metodami stosowanymi w cytologii pierwotniaków, jednakże najkorzystniejsze okazały się barwienia metodą Manna, triacidem w/g Ehrlicha Biondi Heidenhaina, a po płynie Flemminga fuksyną kwaśną w/g Altmanna. Co się tyczy wymoczka w całości ważnym momentem do poznania jego struktur wewnętrznych był jego stan nakarmienia. W przypadkach, gdy endoplazma nie była przepelniona wodniczkami odżywczymi, można było otrzymać struktury jąder nadzwyczaj jasne i przejrzyste. Niepomniernie dodatnią cechą stosowanych metod barwienia była ich złożoność barwnikowa oraz możność daleko idącego różnicowania preparatu. Niestety, ze względu na pewne trudności techniczne istniejące w okresie wykonywania pracy nie można było przeprowadzić barwienia metodą feulgenowską; ten brak rekompensują w części dane, jakie istnieją co do jąder *Urostyla grandis* w zakresie tego barwienia, podane przez Tittler'a (1935) i Reichenow'a (1928).

Aparat jądrowy *Urostyla grandis* w okresie jego życia troficznego, między dwoma podziałami, składa się z licznych, drobnych jąder dużych (Ma), których ilość dochodzi do stukilkudziesięciu i z kilku do kilkunastu i więcej jąder małych (Mi). Fig. 1 na tabl. I przedstawia *Urostyla grandis* w okresie troficznym zawierającą 2 wrotki pobrane jako pokarm oraz inne jeszcze wodniczki odżywcze, liczne drobne Ma i 10 Mi. Ilość Ma zarówno jak Mi jest zmienna; zagadnienie to będzie omówione częściowo na dalszych stronach tej pracy w części II poświęconej Ma.

W momencie zbliżającego się podziału wymocзка, Ma podobnie jak Mi spływają ku środkowi komórki (Tabl. I, fig. 2) Ma po przeobrażeniach, którym ulegają, zlewają się w jedno wielkie Ma podziałowe, które ulega kolejnemu podziałowi na 2, 4, 8 i t. d. coraz mniejszych Ma. Mi dzieli się każde oddzielnie. W stadium 8 albo 16 Ma potomnych wymoczek się dzieli. Tab. I fig. 3 przedstawia przewężającą się *Urostyla grandis*, mającą 8 Ma w podziale i 10 Mi albo podzielonych albo będących w stadium telofazy bądź metafazy; jeden Mi jeszcze podziałowi nie uległ. Fig. 4 na tejże tablicy przedstawia dalszy podział Ma i podziały Mi. Ostateczny podział Ma odbywa się w osobnikach rozdzielonych.

W literaturze, szczególnie dawniejszej, znajdujemy dość liczne wzmianki o budowie aparatu jądrowego *Urostyla grandis*, wzmianki te są jedynie charakteru ogólnego. B e r g h (1889) podaje kilka rysunków ilustrujących podział Ma i Mi. Z nowszych autorów również fragmentaryczne opisy budowy i podziału jąder u *Urostyla grandis* podają: F a u r é - F r é m i e t (1911) i R e i c h e n o w (1928). Jedyną pracą bardziej wyczerpującą poświęconą podziałowi *Urostyla grandis* oraz jej jąder, encystacji i odrywającym się podczas niej procesom jądrowym jest praca T i t t l e r ' a (1935). Koniugacja u tego wymocзка nie jest opisana. Jednakże zagadnienia dotyczące aparatu jądrowego u *Urostyla grandis* i procesów wiążących się z podziałem tego aparatu w czasie rozrodu wegetatywnego, posiadają znaczną analogię z takimiż zagadnieniami dotyczącymi niektórych gatunków mających podobny układ tego aparatu i zn. wielokrotną ilość Ma i Mi. W tym zakresie istnieje dość bogata literatura i pewna rozbieżność w poglądach wśród badaczy. Do wspomnianych gatunków należą: *Blepharisma undulans* opracowana przez S t o l t e (1924), *Conchophthirus steenstrupi*, opracowany przez R o s s o l i m o i J a k i m o v i t s c h (1929), *Uroleptus halseyi* i *Uroleptus mobilis* przez C a l k i n s ' a (1919, 1930a, 1930b), *Gastrostyla steini* przez W e y e r ' a (1930); *Conchophthirus mytili* przez K i d d e r ' a (1933); *Paramaecium multimicronucleatum* przez K ö s t e r ' a (1933), częściowo *Stylonychia mytilus* przez D e m b o w s k ą (1938) i niektóre inne.

Praca tu przedstawiona dotyczy tylko budowy i podziału aparatu mikronuklearnego.

### Ilość Mi.

Mi na utrwalonych preparatach przedstawiają się jako ciała kształtu owalnego albo kulistego, często z jednej strony jakby ucięte (Tab. II, fig. 1, 2), wielkości około 4 *mi*, barwiące się bardzo intensywnie barwnikami zasadowymi; jednakże bywają odchylenia w tych zabarwieniach, do których powrócimy.

Ilość Mi w obrębie jednego klonu *Urostyla grandis* jest zmienna. W klonie, który służył do mych badań, była ona początkowo 6 — 10, potem zjawily się osobniki z ilością Mi około 20—30; po półrocznej hodowli tego samego klonu w różnych kulturach ilość Mi dochodziła do 50 a nawet więcej

Właściwości wszystkich Mi w tym samym nawet osobniku nie są jednakowe. Przede wszystkim podczas podziału wymoczka nie wszystkie Mi ulegają mitozie i przekazują się na obydwu osobniki potomne. Ilość ta jest zmienna, a w klonie obserwowanym przeze mnie wahała się przez cały czas między liczbą 5 a 15. Ustalenie jej napotyka na pewne trudności ze względu na to, że mając do czynienia z pewnym stadium podziału wymoczka i obserwując dzielące się Mi, nie mamy żadnej pewności, czy Mi będące w spoczynku nie przeszły już podziału, ewentualnie czy nie podlegną mu jeszcze (por. Tab. I).

Jak wspomnieliśmy, pewne różnice między Mi występują również w sposobie ich barwienia się. Na preparatach barwionych hematoksyliną Delafielda albo Heidenhaina, metodą Altmanna, jak również metodą Biondi Ehrlich-Heidenhaina różnice te polegają jedynie na intensywności zabarwienia. Na preparatach barwionych metodą Manna, Mi barwią się rozmaicie, począwszy od koloru silnie fioletowego czy karminowego do jasnoróżowego; częstokroć z sąsiadujące ze sobą Mi, więc takie na które działanie barwnika było jednakowe, barwią się zupełnie odmiennie. U osobników mających znacznie większą ilość Mi większość ich barwi się metodą Manna na różowo. Można jednak stwierdzić, że w osobnikach dzielących się, jądra, które ukończyły swój podział, mają zawsze zabarwienie intensywne więc fioletowe bądź karminowe. Wynikałoby z tego, że mniej intensywne zabarwienie Mi odpowiada tym jądom, które nie ulegają podziałowi podczas podziału wymoczka.

Gdy chodzi o ilość Mi, to trudna jest ona do ustalenia jeszcze dla tego, że Mi ulegają podziałowi również podczas okresu troficznego życia wymoczka. Znajdujemy w tym okresie liczne stadia podziału Mi w profazie, metafazie i telofazie. Dotyczy to szczególnie osobników młodych, które powstały z niedawnego podziału. Wszystkie te okoliczności sprawiają, że ilość Mi nie może być cechą gatunkową ani rasową (klonową) dla *Urostyla grandis*, podobnie zresztą jak dla innych gatunków mających większą ilość Mi

U *Urostyla grandis* T i t t l e r (1936) określa ilość Mi na »multiple« a w innym miejscu mówi ściślej, że stanowi ona »from 10 to more than 40 in vegetative individuals«. K a h l (1935) w swej monografii *Ciliata* podaje ich ilość na 6 — 8.

U form *Ciliata* pokrewnych budową *Urostyla grandis*, ilość Mi wszędzie waha się w dość znacznych rozmiarach. Tak więc S t o l t e

(1924) zarówno jak Calkins (1912) u *Blepharisma undulans* podają ilość Mi jako zmienną a najczęstszą 6–8; Calkins u *Uroleptus halseyi* (1919) na 1–3 a u *Uroleptus mobilis* na 2–6 (1930) Calkins a. Bowling u *Dallasia frontata* na 1, 2 albo więcej (1929); Weyer u *Gastrostyla steini* (1930) na 1–7; Stranghöner (1932), Köster (1938) i inni badacze u *Paramaecium multimicronucleatum* na 2–8; Kidder (1933) u *Conchophthirus mytili* na 2–4. Dembowska (1938) u *Stylonychia mytilus* stwierdza również zmienną ilość Mi. Zaznacza ona, że powszechnie przyjmowana jest ilość Mi u tego wymocзка na 2, gdy jednak zbadać większą ilość osobników, okazuje się, że ilość tę posiadają zaledwie »bardzo nieliczne osobniki«. Zwykle ilość Mi jest wyższa ponad 2 i dopiero bezpośrednio przed podziałem redukuje się do 2. Autorka nie czyni przypuszczeń co do tego, jak zachodzi owa redukcja, zaznacza jednak, że nigdzie nie stwierdzono dotąd zlewania się Mi, tą więc drogą redukcję trzeba uważać za nieistniejącą.

Praca Dembowskiej pierwszy raz wskazuje na redukcję ilości Mi u wymocзка, mającego ich kilka, podczas jego podziału do liczby stałej dla danego gatunku, w tym przypadku do 2. Jak przedstawia się ta sprawa u wymoczków mających ich większą ilość, nie mamy dotąd żadnych danych w literaturze.

Wiemy jedynie, że w pewnych przypadkach może zachodzić u wymoczków redukcja Mi drogą resorpcji ich przez plazmę. Tak dzieje się podczas koniugacji i bezpośrednio po nich, jak również w cystach reorganizacyjnych podczas opisywanych w nich endomiksji. Poliansky u *Bursaria truncatella* opisuje degenerację Mi (1934), dalej Calkins (1930) u *Uroleptus halseyi* opisuje Mi w »degeneracji«. Znajduje je u osobników, które przeszły już długi okres rozrodu wegetatywnego po koniugacji—jak je nazywa, »starych«. U takich osobników w Mi, które początkowo stanowiły utwory zupełnie »hemogenous« i u których nie można było wykazać żadnego zróżnicowania w strukturze, zjawiają się ziarnistości a często chromatyna gromadzi się na jednym z biegunów lub z jednego boku jądra. Jądra te dzielą się też w nieco odmienny, uproszczony sposób (por. też u mnie Tab. III, fig. 49–53). Zjawisko to uważa za dezorganizację aparatu jądrowego u starych osobników »obvious signs of disorganization of the nuclear complex in old individuals« (str. 55). Podczas koniugacji w/g Calkins'a ów »nuclear complex« odtwarza się, ale gdy dezorganizacja dojdzie bardzo daleko, tak że Mi zanikają zupełnie »that the micronuclei have entirely disappeared from the cell« koniugacje u takich ras »amicronucleate« już nie zachodzi.

Rasy »amicronucleate« znamy u wielu wymoczków, między innymi Woodruff (1921) prowadził wśród swojej hodowli ras bez małego

jądra takąż rasę *Urostyla gigas* w ciągu 158 pokoleń. Ogólnie zdaje się być stwierdzone, że rasy takie, mogące się rozmnażać bardzo długi czas drogą podziału osobnika, nie koniugują

Na podstawie posiadanych dzisiaj faktów można, zdaje się, przyjąć za pewne, że w ciągu życia troficznego osobnika resorbcja Mi istotnie zachodzi.

Czy zjawisko to zachodzi u *Urostyla grandis*? Wiele danych zdaje się przemawiać za tym, a przede wszystkim mniejsza ilość Mi dzielących się podczas podziału wymocзка, niż jest ich w osobniku wegetatywnym; mniej intensywne barwienie się znacznej części Mi w przypadkach, gdy jest ich znaczna ilość; podziały Mi odpowiadające ściśle takimże podziałom określanym przez Calkins'a jako »degeneracyjne«, a wreszcie występowanie Mi w zwiększonej ilości w kulturach starych i to właśnie Mi barwiących się nietypowo.

Wszystkie te obserwacje nad zmianą ilości Mi u *Urostyla* i nad zmiennością ich właściwości zdają się wskazywać, że Mi jest organem, który nie zachowuje się biernie w okresie troficznym życia osobnika.

W pracy Horwath'a nad *Kahlia simplex* (1936) znajdujemy obserwacje, wskazujące na udział Mi w procesach morfogenetycznych wymocзка w okresie ostatecznego kształtowania się osobnika po podziale. Być może więc, że wyjście Mi ze stanu spoczynkowego w okresie życia troficznego osobnika wiąże się, jeżeli nie z procesami morfogenetycznymi, to regulacyjnymi, jakie zachodzić muszą w tym okresie. Wyjście to niezawsze kończy się degeneracją Mi; wiele mitoz Mi w osobniku niedzielącym się mało się różni od mitoz podczas podziału; jednakże w pewnych stanach kultury procesy degeneracyjne Mi stają się częste. Również obserwacje Dogiel'a (1928, 1930) nad odmiennym sposobem podziału Mi w tak zwanym prakoniugantach u *Holotricha*, pasożytujących w jelicie konia i obserwacje Daÿn (1930) nad *Cryptochilum echini* z jeżowców wskazują na wrażliwość tego organu na stan fizjologiczny wymocзка. W tem oświetleniu Mi byłby organem, który, poza rolą jaką spełnia przy przenoszeniu elementu dziedziczenia podczas podziału wymocзка i w procesach płciowych, brałby też czynny udział w pewnych procesach z okresu wegetatywnego jego życia.

### Podział Mi.

W stadium spoczynkowym Mi przedstawia się jako jednorodne ciało, silnie chromatynowane (Tab. II fig. 1, 2); zazwyczaj nie można wyróżnić w nim żadnej struktury; w niektórych przypadkach wyróżniamy na powierzchni warstwę mocnej barwiącą się, niż część środkowa. Calkins u *Uroleptus halseyi* stwierdza, że Mi w stanie spoczynkowym ma strukturę zupełnie »homogenous« i daje reakcję pozytywną

z metodą Feulgena. Weyer u *Gastrostyla steini* znajduje w Mi spoczynkowym pokrycie zewnętrzne silnie barwiące się chromatynowo, a część wewnętrzną barwiącą się słabiej.

Tittler (1936), jak wspomnieliśmy jedyny autor, który przeprowadził gruntowniejsze studia nad aparatem jądrowym *Urostyla grandis* a w tem krótko opisał podział Mi, dając rysunek Mi spoczynkowego (fig. 7 A str. 200) potraktowanego metodą Feulgena, przedstawia skupianie się chromatyny na powierzchni i przeświecającą wewnątrz wodniczkę. Reichenow (1928) w swych studiach nad stosowaniem metody Feulgena do pierwotniaków, rysuje Mi u *Urostyla weissei* jako ciało barwiące się zupełnie jednorodnie.

Te różnice w podawanych opisach wydają się być związane ze stanem fizjologicznym Mi, w którym wraz ze zbliżeniem się podziału następuje wyjście ze stanu gelu a więc i pewne przejaśnienie części środkowej. Pierwszym objawem wyraźnym zbliżającego się podziału Mi jest zwiększenie się jego objętości oraz wyraźna zmiana w barwieniu się (Tab. II fig. 3). Mi staje się kuliste, barwi się metodą Manna na kolor mocno niebieski prawie jednostajnie, na powierzchni jego stają się widoczne grudki chromatynowe, ułożone w regularnych odstępach. Wraz z dalszym zwiększeniem się jądra, grudki chromatynowe stają się coraz wyraźniejsze, a wewnętrzna struktura Mi staje się przejrzysta (Tab. II, fig. 4). Grudki te ułożone są wyraźną linią spiralną.

Ta struktura Mi ulega dalszym przeobrażeniom. Powstaje nić spiralna, która kilkoma skrętami obejmuje wewnętrzną powierzchnię jądra (Tab. II, fig. 5-7). W niektórych przypadkach w nici tej nie można wyróżnić poszczególnych składających ją grudek (fig. 7); przypomina ona wtedy w nadzwyczaj dokładny sposób, »spiremy« opisane i rysowane u wielu *Metazoa* i ameb wśród pierwotniaków. Podobne »spiremy« opisują również u form zbliżonych do *Urostyla*: Weyer (1930) u *Gastrostyla steini* oraz Calkins (1930) u *Uroleptus halseyi* i inni.

Znajdujemy jednak przypadki, kiedy w nici tej, mającej ze względu na jej szerokość bardziej charakter wstążki, można wyróżnić układ licznych drobnych ziarenek bądź grudek i pałeczek chromatynowych (Tab. II, fig. 5-7).

Przemiany te prowadzą w rezultacie do wytworzenia wyraźniej wstęgi spiralnie skręconej (fig. 8 i 9). Brzegi wstęgi na preparatach dobrze zróżnicowanych posiadają po jednym szeregu drobnych ziarn chromatynowych.

Dalszą przemianą, która zachodzi w Mi jest przesuwanie się wstęgi spiralnej w ten sposób, że skręty jej zaczynają układać się równolegle w kierunku powstałej osi biegunowej jądra (Tab. II, fig. 8).

Jądro przechodzi w tym okresie z kształtów kulistych w owalne, a biegunowe załamania się wstęgi schodzą się coraz bardziej (Tab. II, fig. 10, 11). Tak powstałe odcinki wstęgi spiralnej układają się łukowato pod błoną jądrową od jednego bieguna do drugiego. Stadia te spotykają się dość często; trzeba więc sądzić, że na tych stadiach przebieg mitozy zatrzymuje się nieco dłużej.

Na preparatach, barwionych różnymi metodami i szczęśliwie zróżnicowanych można stwierdzić szczegółową budowę odcinków wstęgi spiralnej. Mianowicie odcinki te, tak samo zresztą jak cała wstęga w momencie poprzednim, nie barwią się jednorodnie: brzegi ich pochłaniają barwiki zasadowe, podczas gdy środek bardziej kwaśnie. Szczególnie dobrze staje się widoczna ta struktura na preparatach barwionych metodą Manna, gdzie środek odcinków barwi się na różowo, a na brzegach, barwiących się na granatowo, widoczny jest szereg ziarenek chromatynowych ułożonych z każdego brzegu jednym szeregiem (Tab. II, fig. 10, 12, 13).

Analogiczne obrazy otrzymuje się innymi barwnikami po utrwalaczach sublimatowych i w barwieniu fuksyną po Flemmingu. Na preparatach źle zróżnicowanych odcinki wstęgi posiadają zabarwienie jednolite (fig. 11).

Tittler z okresu omówionego – wczesnej profazy Mi podaje dwa stadia na swych rysunkach C, D. Rysunek C przedstawia szereg nici złożonych z ziarenek chromatynowych przebiegających równolegle między dwoma biegunami jądra. Preparat utrwalony był płynem Bouina i barwiony hematoksyliną. Rysunek ten muszę uważać za odpowiadający mojej fig. 10 na tab. II z tą różnicą, że oddaje tylko łańcuszki ziarenek chromatynowych, przebiegających na brzegach odcinków wstęgi, zarówno z przedniej jak z tylnej strony jądra. Rysunek D Tittler'a odpowiada mojej fig. 11 gdzie odcinki wstęgi nie zostały zróżnicowane. Natomiast Fauré-Frémiet (1911) podaje z budowy Mi *Urostyla grandis* i z jego podziału tylko kilka stadiów i rysuje jako »pełną profazę« skręconą wstęgę z ziarnami chromatynowymi na brzegach, zupełnie analogiczną do podanej przeze mnie. Śród mitoz Mi, opisanych u wymoczków, zbliżonych swą budową do *Urostyla* znajdujemy podobne postacie profazy, tłumaczone jednak w dość rozmaity sposób.

Tak więc Weyer (1930) u *Gastrostyla steini* rysuje stadia analogiczne do podanych przeze mnie fig. 10–15, jednak zamiast moich »odcinków wstęgi obramowanej« widzi prątki barwiące się albo jednolicie albo złożone z jednego szeregu ziarn chromatynowych.

Calkins (1930) u *Uroleptus halseyi* podaje w spiremie wstęgę analogiczną do podanej przeze mnie na moim rysunku 10 (rys. 12 u Calkinsa) strukturę jej przedstawia jednak jako ziarnistą. Cal-



k i n s a. B o w l i n g (1929) rysują u *Dalasia frontata* zupełnie analogiczną wstęgę spiralną w mitozie Mi. Tak więc, główną różnicą między stadium profazy podanym przeze mnie a przez innych autorów, zarówno u *Urostyla*, jak u form podobnych, polega na tym, że jedynie w/g mojej obserwacji (oraz w/g rysunku podanego przez F a u r é - F r é m i e t) wstęga spiralna i jej »odcinki« posiadają z każdego brzegu jeden szereg ziarn chromatynowych, podczas gdy przez innych autorów przedstawiana jest ona jako barwiąca się jednolicie, albo jako złożona z jednego szeregu prążków chromatycznych.

Przejdźmy obecnie do dalszego przebiegu mitozy. Po ułożeniu się prawie równoległym odcinków wstęgi, zaczynają się one skracać przez zgęszczenie ku równikowi jądra (Tab. II fig. 12, 13, 15). Fig. 14 oddająca to stadium z jednego bieguna, pozwala ustalić liczbę odcinków na 12. Równocześnie staje się widoczne w częściach biegunowych wrzecionko achromatyczne (fig. 15). Skracanie odcinków odbywa się dalej, aż dochodzi do wytworzenia z nich pasa, obejmującego około  $\frac{1}{3}$  wysokości Mi (fig. 16—18). Pas ten ulega podziałowi na dwie części, które przesuwać się ku biegunom jądra. Fig. 18 przedstawia moment największego skondensowania się odcinków. Widzimy na niej, że odcinki barwią się na brzegach intensywniej, niż w części środkowej, jednak wykazanie ziarnistości napotyka tu na trudności. Fig. 19 przedstawia rozejście się dwóch połów, przyczym obie połowy połączone są jeszcze smugami chromatynowymi, zalegającymi łączące je nitki wrzecionka.

Mielibyśmy tu do czynienia ze stadiami metafazy ew. wczesnej anafazy.

T i t t l e r na swej tablicy podaje analogiczne stadia metafazy na rys. D, E, F. Elementy w niej, nazywane przeze mnie »odcinkami wstążki« nazywa »chromosomami« i liczy ich 14. Uważa, że w stadium tym »chromosomy« dzielą się poprzecznie i tworzą w ten sposób dwie płytki siostrzane. »Chromosomy« T i t t l e r a różnią się od moich »odcinków« tym, że w przeciwieństwie do nich stanowią jednolicie barwiące się, o strukturze ziarnistej, prążki chromatynowe.

Analogiczne stadia u wspomnianych już poprzednio niektórych wymoczków, zbliżonych budową do *Urostyla* tłumaczą opisujący je autorzy w sposób nie zupełnie jednakowy. C a l k i n s u *Uroleptus halseyi* (1930) widzi w tych stadiach chromosomy i uważa, że dzielą się one poprzecznie; ilość ich podaje na 24, więc podwójną niż zaobserwowana przeze mnie u *Urostyla grandis*. M a n w e l l (1928) u *Pleurotricha lanceolata* widzi odcinki wstęgi analogiczne do opisanych przeze mnie, nazywa je chromosomami i uważa, że dzielą się podłużnie. W e y e r (1939) u *Gastrostyla steini* nazywa je również chromosomami, utrzymując że podział ich jest wzdłużny. K i d d e r (1938) u *Conchophthirus mytili* uwa-

zając je również za chromosomy, nie decyduje się na interpretacje ich podziału w kierunku poprzecznym czy podłużnym i pozostawia tę sprawę otwartą. Na podstawie mojego materiału wydaje mi się, że można w dość pewny sposób wyjaśnić istniejące tutaj wątpliwości.

Pierwszą rzeczą, która zwraca uwagę, jest zachowanie się w skondensowanych i skróconych odcinkach wstęgi spiralnej zasadniczej ich struktury. Co prawda, brzegi odcinków barwią się jednolicie, ale wobec skrócenia się odcinków prawie do  $\frac{1}{3}$  ich długości, może to być tłumaczone zbliżeniem się ziarn do siebie ew. zlanieniem się ich w jednolitą brzezną listewkę chromatynową. Środkowa część odcinków barwi się nadal znacznie słabiej.

Drugą cechą tego stadium jest, że nitki wrzecionka ułożone są parami, przyczym każda para stanowi podstawę dla dwóch brzegów odcinka. Wskutek tego, że odcinki są węższe, niż odstępy między nimi, nitki wrzecionka biegną również w odstępach nie równych.

Z drugiej strony, gdy rzucimy okiem na dalsze stadia mitozy Mi dotyczące anafazy, a oddane na tablicy II fig. 20–25, stwierdzamy z łatwością, że odcinki zniknęły a nitki wrzecionka ułożone są w równych odstępach; na nich spoczywają szeregami ziarna chromatyny.

Wydaje mi się słusznym przyjęcie, że jedynym procesem, który tu mógł zajść, było oddzielenie się w każdym odcinku szeregów brzeżnych ziarenek chromatynowych i przesunięcie się ich ku dwom biegunom jądra w ten sposób, że gdy jeden szereg brzeżny przesuwa się ku jednemu biegunowi, drugi szereg tego samego odcinka przesuwa się ku biegunowi przeciwnemu. Uważam, że stadium przedstawione na tab. II rys. 19, które się spotyka dość często, usprawiedliwia taki wniosek i przedstawia właśnie moment rozsuwania się ku dwom biegunom brzeżnych łańcuszków ziarn chromatynowych, ew. utworzonych z nich listewek chromatynowych. Na preparacie bardziej zróżnicowanym, a przedstawionym tu na tab. II fig. 20 widzimy również przesuwanie się ziarn chromatynowych wzdłuż nici wrzecionka. To samo widzimy na tablicy II fig. 21–23.

Podobnie interpretowałbym stadium F u Tittlera, odrysowane z preparatu feulgenowskiego, gdzie również rozchodzące się połówki połączone są wyraźnymi mostkami chromatynowymi wzdłuż nici wrzecionka.

W ten sposób obserwacje moje podtrzymywałyby zasadniczy punkt widzenia Wejera, dotyczący wzdłużnego rozszczepiania się »chromosomów« w mitozie Mi u *Gastrostyla steini*. Jednakże sprawa samych »chromosomów« wymaga jeszcze dyskusji.

Istnieje pewna analogia między »odcinkami« z mitozy Mi u *Urosstyla grandis* a chromosomami zwierząt wyższych i roślin oraz niektó-

rych pierwotniaków. Wiemy, że w wielu mitozach chromosom w metafazie składa się z dwóch równoległych chromatynowych połówek i jest już chromosomem zdwojonym. Częstość także zdwojenie chromosomów stwierdzamy już w profazie a nawet w kłębkach luźnym. Śród pierwotniaków B é l a r (1926) stwierdza u *Radiolaria* zdwojenie wzdłużne nitkowatych chromosomów w profazie; w ostatnich czasach P i e k a r s k i (1939) u *Colpoda steini* stwierdza w stanowczy sposób rozszczepianie się wzdłużne chromosomów również w tym samym wczesnym stadium. We wszystkich tych przypadkach samo rozejście się dwóch połówek chromosomów do gwiazd potomnych następuje dopiero w tzw. »metafazie«.

Analogicznie do tego, odcinki wstążki spiralnej *Urostyla grandis* posiadają zdwojone elementy chromatynowe już na stadium profazy, kłębka (Tab. II fig. 5, 6) a być może, że są one już zdwojone i wcześniej.

Pomimo tego, wydaje się wątpliwym, czy słuszne jest utrzymywanie nazwy »chromosomów« dla odcinków wstęgi. Z pojęciem chromosomów nieodłącznie jest związana pewna stała ich budowa zewnętrzna i wewnętrzna i ich indywidualność. Takiej budowy nie mają skupienia brzeżne ziarenek chromatynowych z odcinków u *Urostyla*; o chromozomach, jak również o ich indywidualności możnaby tu mówić jedynie w czysto spekulacyjny sposób, szczególnie, że w stadiach dalszych anafazy i telofazy (Tab. II, fig. 20 i nast.) widzimy już tylko na nitkach wrzecionka — oddzielne ziarenka,

Dlatego wydaje mi się słusznym mówić tu zamiast o chromosomach i ich zdwajaniu się, prędzej o przekazywanych w mitozie ziarnach chromatynowych i ich zdwajaniu się, skoro w istocie sprawa tak się przedstawia.

Pozostaje obecnie rozpatrzenie stadiów anafazy i telofazy.

W anafazie (oddanej u mnie na tab. II fig. 20-28) uderza, jak było już wspomniane, zanik odcinków wstążki. Równocześnie nitki wrzecionka układają się w równych odstępach; wzdłuż tych nitek rozchodzą się szeregi ziarn chromatynowych. T i t t l e r na swym rys. G (feulgenowskim) podaje »chromosomy«, utrzymujące się w anafazie. Preparaty moje, robione różnymi metodami, wykazują jednak bez żadnych trudności i wątpliwości układ ziarenkowy w anafazie, tak że muszę uważać moją interpretację za słusniejszą. Stadium to, zarówno jak telofaza trafia się bardzo obficie tak, że dokładne obserwacje nad nim nie natrafiają na trudności.

Analogiczną również budowę stadiów anafazy Mi podaje W e y e r u *Gastrostyla steini*; również tam widzimy wyraźny układ ziarenkowy chromatynowy na nitkach wrzecionka.

W stadium anafazy uzewnętrznia się wreszcie właściwość mitozy Mi, znana zresztą z mitoz Mi niektórych innych *Ciliata*, polegająca na spiralnym skręceniu całego wrzecionka w miejscu rozdziału jego na 2 połowy (Tab. II fig. 26, 27). Wobec tego, że w telofazie Mi potomne rozchodzą się od siebie bardzo daleko, często na odległość dwóch biegunów wymoczka, to skręcenie miałyby może znaczenie przy ruchu rozchodzących się Mi i ułatwiałoby ich rozdzielenie się. Jest jednak rzeczą znamioną, że skręt wrzecionka rozpoczyna się już w stadium profazy. Fig. 10, 12, 13, 15 z tab. II oddaje zaledwie w części skośny układ odcinków wstążki spiralnej. Bardziej jest to widoczne na fig. 16–18. W »mitozie degeneracyjnej« (Tab. III, fig. 47–53) widzimy również to przygotowujące się skręcenie wrzecionka.

W stadium anafazy można się również spotkać z występowaniem wyraźnych »ziarenek« na obu biegunach wrzecionka. Widzimy je na tab. II, fig. 24, 27. Tittler rysuje podobne »ziarenka« w stadium metafazy (Fig. E), nazywając je »polar granules«. Ze względu na ich barwienie się achromatynowe musimy je uważać za utwory związane z wrzecionkiem. Przebieg telofazy przedstawiają na tab. II, fig 29 – 36. Rozchodzące się połowy wrzecionka połączone są długą nicią powstałą ze zlania się nici wrzecionka (fig. 29). Na końcach wrzecionka zjawiają się półkuliste zgrubienia o średnicy szerszej, niż wrzecionka. Te zgrubienia występują zawsze we wszystkich wypadkach telofazy Mi u *Urostyla grandis*. Widzimy je na tab. I na biegunach wszystkich telofaz dzielących się Mi. Nie zwrócił na nie uwagi Tittler podając na swym rys. 4 już tylko końcowe stadium ich dalszych przeobrażeń. Nie podają ich również Calkins ani Weyer u badanych przez siebie form.

Fig. 52–53 z tab. III, dotycząca telofazy w mitozie uproszczonej, daje wyraźną wskazówkę co do ich pochodzenia. Widzimy tam najwyraźniej, że znajdują się one w obrębie substancji achromatynowej wrzecionka; substancja ta obleka wewnątrz zgrubienia końcowe, przechodząc dalej w nitki wrzecionka. Wynika z tego, że udział protoplazmy w powstawaniu tych elementów musi być wyłączony. Występują one czasami już w stadium anafazy (Tab. II, fig. 22), co jednak zdarza się rzadko.

Charakter ich tłumaczą do pewnego stopnia również dalsze końcowe stadia telofazy (Tab. II, fig. 30–36). Widzimy stopniowe zwiększanie się tych zakończeń związane ze spływaniem do nich ziarn chromatynowych z wrzecionka. Na fig. 32 – 34 widzimy już tylko resztki ziarn chromatynowych poza zgrubieniem końcowym. Fig. 35 i 36 przedstawiają zrekonstruowany już Mi, od którego jeszcze przez dłuższy czas odchodzi zanikające wrzecionko. Niejednokrotnie można stwierdzić, że

zrekonstruowany Mi posiada jeden biegun spłaszczony (fig. 37) od strony gdzie odchodziły nitki wrzecionka. Zgrubienia te zawierają niewątpliwie centr podziału jądra, jego »czynnik lokomotoryczny« (Hartmann); stanowią one też ośrodek ku któremu spływa chromatyna po mitozie. Intensywne ich barwienie się już od samego zjawienia się, można zapewne w części wytłumaczyć gromadzeniem się w nich chromatyny.

### Uproszczone podziały Mi.

Oprócz opisanego podziału Mi, który odnosi się głównie do mitoz zachodzących podczas podziału wymoczka, a bardzo rzadko występuje w okresie troficznym osobnika, znajdujemy przebieg mitozy Mi w odmianach, które możnaby nazwać podziałami uproszczonymi, a częściowo degeneracyjnymi. Spotykamy je niemal z reguły w okresie troficznym życia wymoczka, między dwoma jego podziałami, a wyjątkowo podczas samego podziału.

Szereg stadiów, przedstawionych na tab. III, fig. 38–40, różni się od opisanych poprzednio większą kondensacją »odcinków wstążki« już w stadium profazy (fig. 38), tak że strukturę ziarenkową brzegów odcinków wykazać tu trudno. Podobnie w anafazie i metafazie (fig. 39, 40) ziarenkowa budowa nie ujawnia się i otrzymuje się pozór występowania litych chromosomów. Charakterystyczną cechą tego przebiegu mitozy jest zachowanie się owalnego kształtu jądra aż do telofazy. W związku z tym końcowy przebieg telofazy i rozejście się Mi potomnych następuje przez nieznaczne wydłużenie się jądra i przewężenie się jego na dwie części. Tego rodzaju przebieg mitozy spotyka się jeszcze podczas podziału wymoczka. Na fig. 40 widzimy jednak najwyraźniej rozchodzenie się ku dwóm biegunom poszczególnych listewek chromatynowych, co jeszcze raz wskazuje na wzdłużne rozczepienie się odcinków wstążki. Szereg przedstawiony na tab. III, fig. 41–46 stanowi powszechnie spotykane stadia profazy, metafazy i anafazy w osobnikach, które przeszły niedawno podział. Chromatyna występuje tu pod postacią nieregularnych skupień, rozsianych na wrzecionku całego jądra i kondensujących się następnie w okolicach dwóch jego biegunów. Nie znajdujemy tu ani wstążki spiralnej, ani formowania się odcinków tej wstążki, ani »chromosomów«. W niektórych wypadkach można stwierdzić występowanie dwóch pierścieni (Tab. III, fig. 43–46) złożonych z ziarenek chromatynowych, rozchodzących się ku biegunom.

Trzeci szereg stadiów (Tab. III, fig. 47–53) przedstawia podziały Mi, o których wspominaliśmy już poprzednio, jako o podziałach typowo degeneracyjnych. Występuje on często u osobników starych, t. j. oddalonych od momentu podziału, a ponadto u osobników mających bar-

dzo wielką ilość Mi. Preparaty, dotyczące tego podziału, utrwalone zostały płynem Flemminga i barwione na skrawkach fuksyną wedł. metody Altmanna. Pomimo tak precyzyjnej dla utrwalenia i zabarwienia chromatyny metody, nie widzimy tutaj odcinków wstążki spiralnej ani typowej metafazy. Na wrzecionku, okręcającym się spiralnie, rozrzucone są ziarna chromatyny, które przekazują się na Mi potomne, bez wyraźnego rozdziału równomiernego.

Calkins (1930 tab. 4, fig. 17 – 21) u *Uroleptus halseyi* rysuje stadia analogiczne do podanych tu przeze mnie, szczególnie dotyczące stadiów anafazy i telofazy. Nazywa on ten podział (str. 54) typem podziału, charakterystycznym dla osobników starych, rozumiejąc pod tym określeniem osobniki odległe od przebytej koniugacji. Jako jego cechę charakterystyczną podaje »Here there is no formality of prophasic stages, chromosome formation or chromosome division, but the process of division comes amazingly close to direct or amitotic division«.

Jakkolwiek w przypadku podanym tu u *Urostyla grandis* redukcja cech mitozy nie jest doprowadzona tak daleko, jest rzeczą charakterystyczną, że podział ten, tak uproszczony, dotyczy podziałów późnych w osobnikach, które już dawno przeszły podział albo w osobnikach o bardzo znacznej ilości Mi, więc wyraźnie nietypowych.

Przyczynę różnic w mitozie u młodych i starych form *Uroleptus halseyi* widzi Calkins w stopniowym osłabieniu czynnika kierującego podziałem: »The history of mitosis in young and old forms *Uroleptus halseyi* may indicate a progressive weakening of the controlling factors, whatever they may be, of division«.

Zgadzam się najzupełniej z Calkinsem w tym, że podział ten ma cechy degeneracyjne, jednak może przyczynę jego występowania trzeba by widzieć bardziej ogólnie w naruszeniu równowagi fizjologicznej całego wymoczka.

### Streszczenie.

*Urostyla grandis* Ehrb. jest wymoczkiem z rzędu *Hypotricha*, posiadającym w okresie troficznym życia osobnika stokilkadziesiąt Ma i kilka do kilkudziesięciu Mi. Praca zajmuje się wyłącznie aparatem mikronuklearnym tego wymoczka.

I. Zagadnienie zmienności ilości Mi nastęrcza następujące uwagi. Ilość Mi zwiększa się w miarę trwania kultury i może przekraczać liczbę 50. Zwiększanie się ilości Mi następuje wskutek ich podziałów w okresie życia troficznego wymoczka, między dwoma jego podziałami. Mi spoczynkowe barwią się chromatynowo, lecz z różną intensywnością; w osobnikach z bardzo licznymi Mi większość ich barwi się b. słabo.

Podczas podziału wymoczek dzieli się i przekazuje na osobniki potomne tylko nieznaczna i również zmienna (od 6 do 15) część Mi. Zagadnienie więc pewnej określonej ilości Mi w okresie wegetatywnym życia *Urostyla grandis* jest rzeczą nierealną. Zdaje się być słusznym wniosek, że ilość Mi, zarówno jak ich właściwości w okresie życia troficznego osobnika i podczas całego okresu wegetatywnego w życiu klonu, są zmienne i zależnie od jego stanu fizjologicznego. Mi spoczynkowe reaguje na zmieniające się warunki wewnętrzne w osobniku przez podział, przyczym w wielu przypadkach mitozą Mi ma cechy degeneracyjne, analogiczne do wykazanych przez Calkins'a (1930) u *Uroleptus halseyi*. Jest rzeczą możliwą, że wystąpienie Mi ze stanu spoczynkowego i przejście w stan podziału może się wiązać z procesami regulacyjnymi, jakie zachodzą w wymoczkach w zmiennych warunkach jego bytu.

II. Podział Mi, wiążący się z podziałem osobnika, wykazuje pewne cechy, mało dotąd obserwowane w mitozach Mi *Urostyla* i innych wymoczków. W stadium kłębka występuje wyraźna szeroka wstęga, ułożona z ziarn chromatynowych, skrzyta pod powierzchnią jądra. Wstęga ta przeobraża się w ten sposób, że ziarna chromatynowe układają się jednym szeregiem z każdego jej brzegu. Wstęgę tą u *Urostyla grandis* podał jedynie na swym rysunku profazy Mi, Faure - Frémiet (1911).

W dalszym ciągu profazy ze wstęgi tworzą się »odcinki«, które w ilości 12 układają się pałkowato w kierunku osi głównej Mi na niciach powstałego wrzecionka. »Odcinki wstęgi« ulegają kondensacji i tworzą dookoła jądra pas, obejmujący prawie  $\frac{1}{3}$  długości Mi. Następuje przesunięcie brzeżnych szeregów ziarn chromatynowych z każdego odcinka ku dwóm przeciwległym biegunom mitozy. Szeregi te nie tworzą jednak uformowanych i zindywidualizowanych jednostek, tak że utrzymanie dla nich terminu »chromosomy« napotyka na trudności. Składające się na nie ziarna stanowią jednak chromosomalne elementy chromatynowe, których zdwojenie, jak wskazuje budowa, i powstanie »wstęgi spiralnej« musiało nastąpić we wczesnej profazie, ew. w stadium kłębka.

W anafazie i w telofazie »odcinki« już nie występują; widoczne są tylko ziarna chromatynowe, rozłożone wzdłuż nici wrzecionka. W telofazie wrzecionko ulega spiralnemu skręceniu a na biegunach dwóch jego połów zjawiają się półkuliste rozszerzenia, w obrębie których skupia się spływająca ku nim chromatyna. Rozszerzenia te znajdują się w obrębie końcowych części wrzecionka – są więc achromatynowego pochodzenia.

III. Podziały Mi »uproszczone« polegają na tym, że w niektórych przypadkach, odcinki wstęgi są skondensowane tak, że przedstawiają się

jak lite »chromosomy«. W stadium telofazy następuje nie tyle rozciąg-  
nięcie jądra, ile przewężenie go na dwie połowy.

W innych przypadkach podział przybiera cechy degeneracyjne: odcinki wstążki nie powstają zupełnie, a chromatyna jest rozłożona na wrzecionku pod postacią większych skupień albo grudek. Jądro prze-  
węża się bez wytworzenia stadium, któreby odpowiadało metafazie.



## OBJASNIENIA TABLIC

**Tab. I.** *Urostyla grandis* E h r b g. w całości. Utrwalanie: sublimat alkoh zakwaszony; Barwienie metodą Manna.  $\times 150$ .

Fig. 1. Trophozoid; liczne Ma; 10 Mi.

Fig. 2-4. Osobniki przygotowujące się do podziału. Fig. 2. Jeden Ma powstały ze zlania się Ma drobnych; Mi częściowo w stanie spoczynku, częściowo w meta- i anafazie. Fig. 3. Ma w 4-tym podziale; Mi częściowo w meta- ana- i telofazie; jeden Mi jeszcze w stanie spoczynkowym. Fig. 4. Ma częściowo w 4-tym, częściowo w 5-tym podziale; Mi w telofazie i w stadium spoczynkowym. Ma - Macronucleus; Mi - Micronucleus. Per. - peristom; V - wodniczka odżywcza.

**Tab. II.** Podział Mi *Urostyla grandis* E h r b g. Utrwal: subl. alkohol. zakwaszony. Barwienie: fig. 8, 10, 16-18, 24-25, 27, 30-37 triacidem Ehrb-B- Heidenhaina. Pozostałe fig. metodą Manna. Rys. aparatem Abbe'go i pod immersją Zeiss'a  $1/2 \times 2100$ .

Fig. 1-2. Mi spoczynkowe.

Fig. 3-7. Stadium kłębka. Na fig. 4 ziarna chromatynowe ułożone pojedynczo. Na fig. 5-6 tworzenie się wstęgi spiralnej.

Fig. 8-15. Profaza. Fig. 8-9: wstążka spiralna skręcona wielokrotnie, ziarna chromatynowe ułożone na jej brzegach. Fig. 10-15: układanie się 12 odcinków wstążki w kierunku osi głównej jądra wzdłuż tworzącego się wrzecionka. Na brzegach odcinków widoczne szeregi ziarn chromatynowych. Fig. 11. Preparat niedość zróżnicowany. Fig. 14. Widok na odcinek z jednego bieguna.

Fig. 16-19. Kondensacja odcinków. Metafaza. Wskutek kondensacji odcinków ziarenkowa struktura boczna niewidoczna. Fig. 19. Rozchodzenie się ku biegunom bocznych linii ziarenkowych.

Fig. 20-25. Wczesna anafaza. Ziarna chromatynowe rozchodzą się ku biegunom wzdłuż nici wrzecionka.

Fig. 26-28. Późna anafaza. Fig. 27 widoczne spiralne skręcenie wrzecionka; na biegunach ciała biegunowe.

Fig. 29-37. Telofaza i rekonstrukcja Mi. Na końcach wrzecionka zgrubienia achromatynowe. Fig. 30-34 stopniowe skupienie się ziarn chromatynowych w obrębie zgrubienia końcowego. Fig. 35-37: Mi zrekonstruowane; widoczna reszta wrzecionka.

**Tab. III.** Podziały Mi *Urostyla grandis* E h r b g. uproszczone i degeneracyjne. Utrwalone: Fig. 47-53 płynem Flemminga i barwione na skrawkach fuksyną kw. wedł. Altmanna. Pozostałe - subl. alkoholowy zakwaszony; barwione Mannem. Rys. i pow. jak tab. II.

Fig. 38-40. Podział uproszczony; podczas metafazy ziarenka chromatynowe nie są widoczne.

Fig. 41-46. Podział występujący w trophozoitach.

Fig. 47-53. Podział degeneracyjny.

Henryk Raabe.

L'appareil nucléaire d'*Urostyla grandis* Ehrbg.

Partie I. Appareil micronucléaire.

Le matériel qui m'a servi pour ces recherches provenait de l'un des aquariums, qui se trouvaient depuis longtemps au laboratoire de l'Institut de la Zoologie et de l'Anatomie Comparée de l'Université de Lwów.

Les recherches portaient sur un kclone cultivé à partir d'un seul individu au cours de 9 mois, depuis le mois de mars jusqu'au mois de novembre de 1940.

L'appareil nucléaire d'*Urostyla grandis*, à la période de sa vie trophique entre deux divisions successives, se compose de nombreux Macronucleus (Ma), de petite taille et dont le nombre atteint cent ou plus, et de plusieurs Micronucleus (Mi), dont le nombre peut dépasser une dizaine et plus que cela. La figure 1 de la table I représente un *Urostyla grandis* à la période trophique, contenant deux Rotifères absorbés comme nourriture et quelques autres vacuoles nutritives, de nombreux Ma et 10 Mi. Le nombre de Ma, ainsi que celui de Mi, est variable: ce problème sera discuté partiellement dans la suite de la I partie et aussi dans la partie II, consacrée aux Ma.

Au moment où s'approche la division de l'Infusoire, tous les Ma, aussi bien que les Mi, affluent vers le centre de la cellule (Table II, fig. 2). Les Ma, après les transformations qu'ils subissent, se confondent en un seul Ma géant, le »Ma de division«, qui subit 2, 4, 8 etc. divisions successives en Ma de plus en plus petits. Les Mi se divisent chacun séparément. L'Infusoire se partage lui-même en deux dans le stade de 8 ou 16 Ma-filles.

La fig. 3 de la table I représente un *Urostyla grandis* se rétrécissant et qui a 8 Ma au cours de la division et 10 Mi, soit divisés, soit au cours du stade de télophase ou métaphase; un Mi n'a pas encore subi la division.

La fig. 4 de la même table nous montre la suite de la division des Ma et les divisions des Mi. La multiplication définitive des Ma se passe dans les individus déjà séparés.

Dans la littérature, surtout dans la plus ancienne, nous trouvons des mentions assez nombreuses sur la structure de l'appareil nucléaire d'*Urostyla grandis*; ces mentions sont toutefois de nature très générale. Bergh R. S. (1889) donne quelques dessins illustrant la division des Ma et des Mi. Parmi les auteurs plus récents, ce sont: Faure-Fremiét (1911) et Reichenow (1928) qui donnent des descriptions, également fragmentaires, de la structure et de la division des noyaux d'*Urostyla grandis*.

Le seul travail plus complet, consacré à la division d'*Urostyla grandis* et à celle de ses noyaux, à l'enkystement et aux processus nucléaires qui l'accompagnent, est dû à Tittler (1935). La conjugaison de cet Infusoire n'y est pas décrite.

Cependant les problèmes concernant la structure de l'appareil nucléaire d'*Urostyla grandis* et les processus liés à la division de cet appareil au cours de la reproduction végétative présentent une analogie considérable avec les mêmes problèmes concernant les autres espèces des Infusoires pourvus d'une structure semblable de cet appareil, c. à d. des Ma et Mi multiples. Il existe dans ce domaine une littérature assez riche, et une certaine divergence d'opinions parmi les auteurs. Aux espèces mentionnées appartiennent: *Blepharisma undulans*, étudiée par Stolte (1924), *Conchophthirus steenstrupi* par Rossolimo et Jakimovitsch (1929); *Uroleptus halseyi* et *Uroleptus mobilis* — par Calkins (1919, 1930a, 1930b); *Gastrostyla steini* — par Weyer (1930); *Conchophthirus mytili* — par Kieder (1933); *Paramaecium multimicronucleatum* — par Köster (1933); *Stylonychia mytilus* étudiée partiellement par Dembowska (1938), et quelques autres.

La 1<sup>e</sup> partie du travail présent concerne uniquement la structure et la division de l'appareil micronucléaire d'*Urostyla grandis* Ehrbg.

### Nombre des Mi.

Les Mi se présentent sur les préparations fixées comme des corpuscules de forme ovoïde ou sphérique, quelquefois comme tronqués d'un côté (Table II, fig. 1, 2) de taille ayant à peu près 4 *mi* de longueur, se colorant d'une façon très intense par des réactifs basiques; pourtant il y existe des déviations sur lesquelles nous reviendrons encore.

Le nombre des Mi parmi les individus d'un même kclone est variable. Dans le kclone qui a servi à mes recherches, il a été au début de 6 à 10; puis, ont apparu des individus ayant de 20 à 30 Mi; après 6

mois de culture du même kclone dans de différents passages, le nombre des Mi atteignait et même dépassait 50.

Les propriétés de tous les Mi dans un même individu donné ne sont pas les mêmes. En premier lieu, pendant la division de l'Infusoire, les Mi ne sont pas tous sujets à la mitose et transmis aux deux descendants. Le nombre des Mi intéressés par la mitose varie: dans le kclone étudié par moi, il oscillait tout le temps entre 5 et 15. Les tentatives de le fixer se heurtent à quelques difficultés, car lorsqu'on examine les Mi en division dans un stade donné de celle de l'Infusoire, on n'a pas la certitude, si les Mi au repos n'ont pas subi déjà leur division ou ne la subiront pas encore (comp. Table I).

Comme il vient d'être mentionné, quelques différences entre les Mi se manifestent aussi dans leur mode de coloration. Dans les préparations colorées à l'hématoxyline de Delafield ou de Heidenhain, par la méthode d'Altmann, ainsi que par celle de Biondi - Ehrlich - Heidenhain, ces différences ne portent que sur l'intensité de la coloration. Dans les préparations colorées par la méthode de Mann, c'est le teint même qui varie, à savoir de violet intense ou carmin jusqu'au rose pâle, et souvent deux Mi voisins, sur lesquels par conséquent l'action du colorant a été la même, se colorent d'une manière tout à fait différente. Chez les individus pourvus des Mi plus nombreux, la plupart se colore par la méthode de Mann en rose. On peut constater toutefois, que chez les individus en division, les noyaux qui ont achevé leur division prennent toujours un teint très intense, donc violet ou carmin. Il en résulterait que la coloration moins intense des Mi correspond aux noyaux exempts de la division au cours de celle de l'Infusoire.

En outre, le nombre des Mi est difficile à fixer, pour la simple raison qu'ils se divisent aussi pendant la période trophique de la vie de l'Infusoire. Nous trouvons durant cette période de nombreux stades de la division des Mi en prophase, métaphase ou télophase. Il en est ainsi tout particulièrement chez les individus jeunes, provenant d'une division récente.

Toutes ces circonstances montrent que le nombre des Mi ne peut pas être considéré comme un caractère spécifique ni même racial (klonique) de l'*Urostyla grandis*, pas plus d'ailleurs que des autres espèces au grand nombre des Mi.

Tittler (1935) définit pour *Urostyla grandis* le nombre des Mi comme »multiple« et il en dit, plus précisément, à un autre endroit de son étude, que ce nombre varie »from 10 to more than 40 in vegetative individuals«. Kahl (1935) l'indique dans sa monographie des Ciliés comme égal à 6-8.

Chez les Ciliées qui ont la structure rapprochée de celle d'*Urostyla grandis*, le nombre des Mi oscille toujours dans des limites assez larges. Ainsi Stolte (1924) aussi bien que Calkins (1912), décrit chez *Blepharisma undulans* le nombre des Mi comme variable et en indique 6 à 8 comme le plus fréquent; Calkins signale chez *Uroleptus halseyi* (1919) 1 - 3 et chez *Uroleptus mobilis* 2 - 5 Mi (1930), Calkins et Bowling chez *Dallasia frontata* (1929) 1 - 2 Mi ou plus, Weyer chez *Gastrostyla steini* 1-7, Stranghøner (1932), Köster (1933) et les autres attribuent à *Paramaecium multimicronucleatum* 2-8, Kiddle (1933) à *Conchophthirus mytili* 2-4 Mi.

Dembowska (1938) a constaté chez *Stylonychia mytilus* également un nombre variable des Mi. Elle fait observer qu'on admet en général chez cet Infusoire le nombre des Mi égal à 2, mais qu'en examinant une quantité plus considérable d'individus, on ne constate ce nombre que chez «les individus très peu nombreux». D'ordinaire, le nombre des Mi chez cet Infusoire dépasserait 2 et ce n'est qu'immédiatement avant la division qu'il se réduirait à 2. Elle ne fait aucune hypothèse sur le mode de cette réduction, mais elle fait remarquer qu'on a jamais constaté jusqu'à présent une fusion des Mi, de sorte qu'il faut considérer ce mode de réduction comme inexistant. L'étude de Dembowska signale, pour la première fois la réduction du nombre de Mi chez un Infusoire en division à celui constant pour son espèce, dans le cas considéré à 2. Il n'y a pas dans la littérature des données sur cette question en ce qui concerne les Infusoires ayant un nombre plus considérable des Mi. Nous savons seulement que, dans certains cas, il peut se produire chez les Infusoires une réduction des Mi par leur résorption dans le protoplasme. C'est ainsi que les choses se passent pendant et immédiatement après les processus de la conjugaison, ainsi que dans les kystes «réorganisatrices» pendant les endomixies, qui y ont été décrites.

Ainsi Poliansky (1934) décrit chez *Bursaria truncatella* une dégénérescence des Mi. Calkins décrit chez *Uroleptus halseyi* (1930) les Mi «en dégénérescence». Il les trouve chez les individus qui ont passé déjà une longue période de reproduction végétative après la conjugaison; il les appelle «vieux». Chez de tels individus, dans les Mi qui étaient jusqu'alors tout à fait «homogènes» et dans la structure desquels on ne pouvait mettre en évidence aucune différenciation, apparaissent des granulations et la chromatine s'accumule très souvent sur l'un des pôles ou des côtés du Mi. Aussi ces Mi se divisent ils d'une manière un peu différente et simplifiée. (V. aussi table III, fig. 49 - 53 du présent travail). Calkins considère ce phénomène comme signe d'une désorganisation de l'appareil nucléaire chez des in-

dividus vieux: »obvious signs of desorganisation of the nuclear complex in old individual« (p. 55). Pendant la conjugaison, ce »nuclear complex« se reconstruit d'après Calkins à nouveau; mais quand la désorganisation est très avancée, jusqu'à l'évanouissement complet des Mi (»that the micronuclei have entirely disappeared from the cell«), la conjugaison chez ces races »amicronucleate« ne se produit plus. Nous connaissons les races »amicronucleate« chez des nombreuses Ciliées. Entre autres Woodruff (1921) a cultivé, parmi ces races dépourvues de Mi, 158 générations d'une race d'*Urostyla gigas*. Il semble avoir constaté d'une façon générale que les races pareilles, qui peuvent d'ailleurs se multiplier longtemps par voie de division des individus, ne conjuguent plus.

En se basant sur les faits connus en ce moment, on peut admettre comme certain qu'au cours de la vie trophique d'un individu la résorption des Mi a en effet lieu.

Ce phénomène a-t-il lieu chez *Urostyla grandis*? Bien des données semblent témoigner en faveur de cette supposition; en premier lieu le fait que le nombre des Mi se divisant pendant la division de l'Infusoire est inférieur à celui des Mi de sa période végétative; puis, la coloration moins intense d'une partie des Mi dans les cas où il y en a un grand nombre; la présence des divisions des Mi correspondant exactement à celles décrites par Calkins comme »dégénératives«; enfin l'augmentation du nombre des Mi dans les cultures vieilles et notamment de ceux qui se colorent atypiquement.

Toutes ces observations de l'instabilité du nombre des Mi chez *Urostyla gigas* et de l'inconstance de leurs propriétés paraissent démontrer que le Mi n'est pas un organe se comportant d'une manière passive pendant la période de la vie trophique de l'individu. Le signe en est que, pendant cette période il sort de son état de repos et se divise.

Dans le travail de Horwath sur *Kahlia simplex* (1936), on trouve des observations indiquant la participation des Mi aux processus morphogénétiques de l'Infusoire, notamment dans le stade de sa formation définitive après une division. Il est donc possible que la sortie des Mi de l'état de repos au cours de la période trophique est liée, sinon aux processus morphogénétiques, du moins à ceux régulateurs, qui doivent avoir lieu durant cette période. Cette sortie du repos n'aboutit pas toujours à la régénérescence du Mi: beaucoup de mitoses dans un individu au stade trophique ne diffèrent presque pas de celles au stade de la division; néanmoins, dans certains états de la culture, les processus dégénératifs deviennent plus fréquents. Les observations de Dogiel (1938, 1930) sur un mode différent de la divi-

sion des Mi dans les ainsi dits »préconjugants« chez les Holotriches parasites de l'intestin du cheval, ainsi que les données de D a i n concernant *Cryptochilum echini* (1930), parasite des Oursins, montrent la sensibilité de cet organe envers l'état physiologique de l'Infusoire.

Au jour de ces faits, le Mi serait un organe qui en dehors du rôle qu'il joue dans la transmission des éléments héréditaires pendant la division de l'Infusoire et dans les processus sexuels, prendrait aussi une part active dans certains processus de période végétative de sa vie.

### Division du Mi.

A l'état de repos, le Mi se présente comme un corpuscule homogène, fortement chromatique (Table II, fig. 1, 2). D'ordinaire, on ne peut distinguer dans lui aucune structure; quelquefois on distingue à sa surface une couche se colorant plus fort que la partie intérieure. C a l k i n s constate chez *Uroleptus halseyi* que le Mi à l'état de repos présente une structure complètement »homogenous« et donne une réaction positive de Feulgen. W e y e r trouve chez *Gastrostyla steini* dans le Mi au repos la couche extérieure se colorant aussi fortement que la chromatine et la partie intérieure qui se colore plus faiblement.

T i t t l e r (1936), qui est le seul auteur — comme nous l'avons déjà mentionné — ayant étudié plus profondément l'appareil nucléaire d'*Urostyla grandis*, décrit brièvement la division de ses Mi et donne une figure du Mi au repos (fig. 7A, page 200), traité par la méthode de Feulgen. Il y représente l'agglomération chromatique à la surface du Mi et une vacuole intérieure miroitant à travers la surface.

R e i c h e n o w (1928), dans ses études sur l'application de la méthode de Feulgen aux Protozoaires, dessine le Mi d'*Urostyla weissei* comme un corpuscule se colorant d'une manière complètement homogène. Ces différences dans les descriptions citées, paraissant être liées à l'état physiologique des Mi: en effet, lorsque le moment de sa division s'approche, le Mi sort de son état de gèle et sa partie intérieure s'éclaire à un certain degré.

Le premier signe net d'une division imminente d'un Mi est l'augmentation du volume et le changement bien marqué de manière dont il se colore (Table II, fig. 3). Le Mi devient sphérique et se colore par la méthode de Mann presque uniformément en bleu intense, à sa surface se font voir des amas chromatiques, disposées à des distances régulières. A mesure que le noyau augmente, les amas chromatiques deviennent de plus en plus nets et la structure intérieure du Mi se clarifie (Table II, fig. 4); les amas se rangent en une ligne nettement spirale.

Cette structure du Mi va subir des transformations ultérieures. Il s'y forme un filament spiral qui contourne plusieurs fois la surface

intérieure du noyau. (Table II, fig. 5-7). Dans certains cas, il devient impossible de distinguer dans ce filament les amas individuels qui le composent (fig. 7); il rappelle alors d'une manière extrêmement précise les »spirèmes« décrits et dessinés chez de nombreux Métazoaires et Amibes. De tels »spirèmes« ont été décrits aussi chez des formes proches d'*Urostyla*, à savoir par Weyer (1930) chez *Gastrostyla steini*, par Calkins (1930) chez *Uroleptus halseyi*, et par d'autres.

Il arrive pourtant que l'on peut distinguer dans le filament d'*Urostyla grandis* un arrangement soit de nombreux grains minuscules, soit de petits amas ou baguettes chromatiques (Table II, fig. 5-6); à cause de sa largeur, le filament a alors plutôt l'aspect d'un ruban que d'un fil.

Les transformations décrites conduisent finalement à la formation d'un véritable ruban roulé en spirale (fig. 8 et 9). Sur les préparations bien différenciées, on voit deux rangées des granules chromatiques, chacune sur l'un des bords du ruban.

La transformation suivante que subit le Mi consiste en un déplacement du ruban spiral de façon que ses circuits viennent se ranger, dans le noyau, parallèlement à la direction de l'axe polaire qui s'y forme (Table II, fig. 8).

Le noyau passe alors de la forme sphérique à celle ovoïde et les replis polaires du ruban s'approchent de plus en plus l'un de l'autre (Table II, fig. 10, 11); les segments du ruban spiral, ainsi formés, se disposent en arcs sous la membrane nucléaire entre les deux pôles. Ces stades se rencontrent souvent: il faut donc supposer que le processus de la mitose s'y arrête un peu plus longtemps. Sur des préparations colorées par diverses méthodes et différenciées heureusement, on peut observer la structure détaillée des segments du ruban, qui, tout comme le ruban entier dans le stade précédent, ne se colorent guère d'une façon uniforme. En particulier, leurs bords absorbent les colorants plus basiques, tandis que la partie moyenne — ceux plus acides. Cette structure devient particulièrement bien visible sur les préparations colorées par le procédé de Mann, où la partie moyenne des segments se colore en rose et dont les bords, qui se colorent en bleu foncé, portent chacun une rangée des granules chromatiques (Table II, fig. 10, 12, 13).

Des images analogues s'obtiennent à l'aide des autres colorants après les fixateurs au sublimé et aussi à l'aide de la fuchsine après le Flemming. Sur les préparations mal différenciées, les segments du ruban prennent un teint uniforme (fig. 11). Tittler reproduit, sur les dessins C et D, deux stades de la prophase précoce du Mi. Son dessin C représente une série des filaments composés de granules chromatiques et tendus parallèlement entre deux régions polaires du noyau.



La préparation a été fixée par le liquide de Bouin et colorée à l'hématoxyline. Je dois regarder ce dessin comme correspondant à ma figure 10 de la table II, à cette différence près qu'il en reproduit seulement les chaînes des grains chromatiques disposés sur les bords des segments du ruban, aussi bien à la face antérieure qu'à la face postérieure du noyau. Le dessin D de Tittler répond à ma figure 11, où les segments du ruban n'ont pas été différenciés.

D'autre part, Fauré-Frémiet (1911), qui ne donne de la structure du Mi chez *Urostyla grandis* et de sa division que quelques stades, dessine comme »prophase tardive« un ruban spiral avec des grains chromatiques sur les bords, tout à fait analogue à celui que je viens de signaler.

On trouve des formes semblables de prophases parmi les mitoses des Mi décrites chez des Infusoires à structure proche de celle d'*Urostyla*, mais on les a interprétées d'une manière assez variée.

Ainsi, Weyer (1930) dessine chez *Gastrostyla steini* des stades analogues aux miens des figures 10—15, mais au lieu de mes »segments du ruban bordé« il y voit des baguettes se colorant soit uniformément, soit composées d'une seule rangée de grains chromatiques.

Calkins (1930) signale dans la spirème chez *Uroleptus halseyi* un ruban analogue au mien de la fig. 10 (cf. fig. 12 de Calkins), mais en représente la structure comme granuleuse. Calkins & Bowling (1929) dessinent chez *Dollasia frontana* dans la mitose des Mi un ruban spiral, tout à fait analogue au mien. Ainsi, la différence principale entre le stade de la prophase décrit par moi et celui décrit par les autres auteurs, aussi bien chez *Urostyla* que chez les formes voisines, consiste en ce que, d'après mes observations (et selon le dessin de Fauré-Frémiet) seulement, le »ruban spiral« et ses »segments« possèdent sur chacun des deux bords un cordon formé de grains chromatiques, tandis que les autres auteurs le représentent comme prenant une coloration uniforme, ou bien composé d'une seule rangée des baguettes chromatiques.

Passons aux stades suivants de la mitose. Dès que les segments du ruban sont disposés presque parallèlement, ils commencent à se raccourcir par voie de condensation vers l'équateur de noyau (Table II, fig. 12, 13, 15). La fig. 14, qui représente ce stade vu d'un des pôles du noyau, permet de fixer le nombre des segments à 12. En même temps, le fuseau chromatique se fait voir dans les parties polaires (fig. 15) du noyau. Le raccourcissement des segments continue jusqu'au moment où il s'en forme une zone occupant à peu près  $\frac{1}{3}$  de la hauteur du Mi (fig. 16, 18). Cette zone subit une division horizontale en deux moitiés qui commencent à se dépla-

cer vers les pôles opposés du noyau. La fig. 18 représente le moment de la plus grande condensation des segments. Nous y voyons que les segments se colorent plus fort aux bords que dans leur partie moyenne, mais les granulations sont ici difficiles à constater. La fig. 19 nous montre la séparation des deux moitiés, unies encore par des trainées chromatiques couvrant les filaments du fuseau.

Nous serions donc en présence des stades de métaphase ou d'anaphase précoce.

Tittler donne dans sa table les stades analogues de la métaphase sur les dessins D, E et F. Les éléments nommés par moi »segment du ruban« y sont appelés »chromosomes« et leur nombre est évalué à 14. De son avis, les »chromosomes« en ce stade se divisent transversalement et forment ainsi deux plaques jumelles. Les »chromosomes« de Tittler diffèrent de mes »segments« en ce qu'ils présentent des baguettes chromatiques se colorant uniformément et ayant une structure granuleuse.

Les stades analogues chez les Infusoires déjà mentionnés, se rapprochant par leur structure à *Urostyla*, sont interprétés de manière quelque peu divergente par les auteurs qui les décrivent.

Calkins (1930) voit dans ces stades chez *Uroleptus halseyi* les »chromosomes« et pense qu'ils se divisent transversalement; il évalue leur nombre à 24, c'est-à-dire le double de celui que j'ai observé chez *Urostyla grandis*. Manwell (1928) voit chez *Pleurotricha lanceolata* des segments du ruban, analogues à ceux décrits par moi, et il les appelle »chromosomes«, en estimant toutefois qu'ils se scindent longitudinalement. Il en est exactement de même de l'attitude de Weyer (1930) en ce qui concerne le *Gastrostyla steini*. Kiddy (1938) les considère chez *Conchophthirus mytili* également comme des chromosomes, mais ne se résout à interpréter leur division ni comme transversale, ni comme longitudinale, en laissant cette question ouverte. Or, en me basant sur mon matériel d'observation, il me semble possible de donner une explication assez plausible de toutes les doutes que comporte cette question.

La première chose qui attire l'attention est la persistance dans les segments du ruban spiral, condensés et raccourcis, de leur structure fondamentale. Il est vrai que les bords des segments se colorent uniformément, mais étant donnée la contraction de ces segments presque à  $\frac{1}{3}$  de leur longueur, le fait peut s'expliquer par le rapprochement des grains l'un à l'autre ou même par leur fusion en une bordure chromatique homogène. La partie moyenne des segments continue à se colorer d'une façon beaucoup plus faible.

Le deuxième trait caractéristique de ce stade consiste dans l'arrangement des filaments du fuseau par couples, chaque couple servant de base aux deux bords d'un segment. Comme les segments sont plus minces que les écarts entre eux, les filaments du fuseau parcourent aussi à des distances inégales l'un de l'autre, d'où l'effet d'accouplement.

D'autre part, un coup d'oeil sur les fig. 20-25 de la table II, qui représentent les stades ultérieurs de la mitose des Mi appartenant à l'anaphase, permet de constater facilement la disparition des segments et la disposition des filaments à des distances égales; sur eux reposent à présent les chapelets des grains de chromatine.

Il me semble donc légitime d'admettre que le seul processus qui puisse se produire ici consiste dans la séparation — de chaque segment — des rangées marginales des grains chromatiques et dans leur déplacement vers les pôles opposés du noyau de façon que toutes les rangées droites vont rejoindre l'autre.

A mon avis, le stade représenté sur la fig. 19 de la table II et qui se rencontre assez souvent justifie cette conception et présente précisément le moment où les chaînes marginales des grains chromatiques, ou bien les bordures chromatiques qui en sont formées se trouvent en mouvement vers les pôles de noyau. Sur une préparation plus différenciée, représentée ici par la fig. 20 de la table II, nous voyons également la translocation des grains chromatiques le long des filaments du fuseau. Nous la voyons encore sur les fig. 21-23 de la table II.

J'interpréteraï de même le stade F de Tittler, reproduit par lui d'après une préparation Feulguenienne, où les deux moitiés en voie de séparation sont également reliées par des petits ponticules chromatiques bien nets, disposés le long des filaments du fuseau.

Ainsi, mes observations soutiendraient le point de vue de Weyer sur la dissociation longitudinale des »chromosomes« en deux parties dans la mitose des Mi chez *Gastrostyla steini*.

Cependant, la question des »chromosomes« eux-mêmes exige quelque discussion.

Il y a une analogie entre les »segments« de la mitose des Mi chez *Urostyla grandis* et les chromosomes des animaux supérieurs, des plantes ainsi que de quelques Protozoaires. On sait que, dans de nombreuses mitoses, le chromosome en métaphase se compose de deux moitiés chromatiques parallèles et présente déjà un chromosome dédoublé. On constate souvent un tel dédoublement des chromosomes déjà

en prophase et même dans le spirème. Ainsi, Belar (1926) constate chez les Radiolaires le dédoublement longitudinal des chromosomes filiformes en prophase. Piekarski (1939) l'établit catégoriquement chez *Colpoda steini* dans le même stade précoce. Dans tous ces cas, la séparation proprement dite de deux moitiés du chromosome et leur déplacement vers les «astres-filles» n'a lieu qu'en ainsi dite «métaphase».

D'une façon analogue, les segments du ruban spiral chez *Urostyla grandis* possèdent des éléments chromatiques dédoublés déjà au stade de prophase, de peloton (Table II, fig. 5, 6), et, peut-être, plus tôt encore. Malgré cela, il paraît douteux qu'il soit légitime de garder la dénomination de «chromosomes» aussi pour les segments du ruban.

Avec l'idée de chromosome est intimement liée celle d'une structure extérieure et intérieure stable et d'une individualité bien définie. Or, une telle structure fait défaut dans les agglomérations marginales des grains chromatiques des segments chez *Urostyla grandis*: aussi on ne saurait y parler des «chromosomes» et de leur individualité que dans un sens purement spéculatif, d'autant plus que dans les stades ultérieures d'anaphase et de télophase (Table II, fig. 20 et suivantes) l'on n'en voit sur les filaments du fuseau que des grains distincts.

En conséquence, il me semble plausible de parler ici, au lieu des chromosomes et de leur dédoublement, plutôt des grains chromatiques qui se transmettent pendant la mitose et de leur dédoublement — ce qui est plus conforme à la réalité visible.

Restent à envisager les stades d'anaphase et de télophase. Dans l'anaphase, reproduite ici sur les fig. 20—28 de la table II, vient nous frapper avant tout la disparition déjà mentionnée des segments du ruban. En même temps, les filaments du fuseau se placent à des distances égales et, le long de ces filaments, se déplacent dans deux directions opposées les chaînes de grains chromatiques. Tittler représente sur son dessin G (Feulgenien) les «chromosomes» qui demeurent en anaphase. Cependant, mes préparations obtenues par diverses méthodes montrent sans peine et hors de doute possible un arrangement granuleux dans l'anaphase; je dois donc considérer mon interprétation comme plus adéquate à la réalité. Ce stade, tout comme celui de télophase, est très fréquent de sorte que les observations précises n'en comportent pas de difficultés.

Une structure analogue des stades d'anaphase du *Mi* a été signalée par Weyer chez *Gastrostyla steini*; nous y voyons également un arrangement granuleux bien net de la chromatine sur les filaments du fuseau. Enfin, il se manifeste au stade d'anaphase la propriété de la mitose du *Mi*, connue d'ailleurs chez quelques autres Ciliées, et qui consiste en

une torsion spirale du fuseau entier à l'endroit de sa division en 2 moitiés (Table II, fig. 26, 27). Comme les Mi-filles s'éloignent en télophase très fort l'un de l'autre, parfois jusqu'à la distance de deux pôles du Cilié, cette torsion jouerait peut-être un rôle pendant le mouvement d'écartement des Mi, en facilitant leur séparation. Il est toutefois remarquable que la torsion du fuseau débute déjà au stade de prophase. Les fig. 10, 12, 13, 15 de la table II ne rendent que partiellement l'arrangement oblique des segments du ruban spiral. On le voit mieux sur les fig. 16-18. La torsion naissante du fuseau s'observe aussi nettement dans la mitose »dégénérative« du noyau (v. la table III).

Dans le stade d'anaphase, on peut rencontrer aussi les »grains« bien nets aux deux pôles du fuseau. Nous les voyons sur les fig. 24 et 27 de la table II. Tittler dessine les »grains« semblables dans le stade de métaphase (fig. E), en les nommant »polar granules«. En raison de leur coloration achromatique, nous devons les regarder comme des formations appartenant au fuseau.

La marche de la t é l o p h a s e est représentée sur les fig. 29-36, table II. Les deux moitiés du fuseau qui se repoussent sont unies par un long fil provenant de la fusion des filaments du fuseau. (Fig 29). Aux deux bouts du fuseau l'on y voit apparaître des épaississements en forme de calottes, plus large que le fuseau. Ces épaississements apparaissent dans tous les cas dans la télophase des Mi chez *Urostyla grandis*; nous les voyons sur la table I aux pôles de tous les Mi en télophase. Tittler ne leur prêta pas l'attention, ne donnant sur son dessin H que le stade final de leurs transformations ultérieures. Ils n'ont été signalés non plus ni par Calkins, ni par Weyer chez les formes étudiées par eux.

Les fig. 52-53 de la table III, qui représentent le stade de télophase dans la mitose »simplifiée«, fournissent une indication sur leur provenance. Nous y voyons au plus clair qu'ils se trouvent au sein de la substance achromatique du fuseau; cette substance enveloppe du dehors les épaississements finaux et se prolonge par les filaments du fuseau. Il en résulte que la participation du protoplasme à la genèse de ces éléments doit être exclue. Ces derniers apparaissent quelquefois déjà au stade d'anaphase (fig. 22 de la table 2), mais c'est bien plus rare.

Leur nature s'explique jusqu'à certain point aussi par les stades ultérieurs et finaux de la télophase (Table II, fig. 30-36). Nous y observons une croissance graduelle de ces terminaisons, que à la confluence vers eux des grains chromatiques le long du fuseau. Sur les fig. 32-34 on ne voit, en dehors d'eux que les restes des grains chromatiques en mouvement. Les fig. 35 et 36 représentent le Mi déjà recon-

stitué d'où sort longtemps encore le fuseau disparaissant. On peut constater parfois que le Mi reconstitué a un pôle applati (fig. 37) du côté d'où partaient les filaments du fuseau.

Les épaissements en question contiennent incontestablement le centre de division du noyau, son »agent locomoteur« (Hartmann); ils constituent en même temps le point vers lequel conflue la chromatine après la mitose. Leur coloration intense dans le moment de leur apparition peut s'expliquer du moins partiellement, par la concentration de la chromatine.

### Divisions simplifiées des Mi.

En dehors de la division qui vient d'être décrite et qui concerne surtout les mitoses des Mi survenant au cours de la division de l'Infusoire, ou exceptionnellement pendant la période de sa vie trophique, on rencontre certaines variétés des mitoses des Mi qui pourraient être nommées *divisions simplifiées* ou, en partie, *divisions dégénératives*. On les trouve de règle durant la période trophique de la vie de l'Infusoire, c. à d. entre ses deux divisions successives et, à titre d'exception, au cours de la division même.

La série des stades représentés aux fig. 38-40 de la table III diffère de ceux décrits auparavant par la condensation plus prononcée des »segments du ruban« déjà au stade de prophase (fig. 38), de sorte qu'il est difficile d'en mettre en évidence la structure granuleuse des bords. Cette structure ne se manifeste non plus ni dans l'anaphase, ni dans la métaphase (fig. 39, 40), d'où l'apparence des chromosomes massifs. Le trait caractéristique de cette marche de la mitose est la conservation de la forme ovale du noyau jusqu'à la télophase. Par suite, la marche des stades finaux de la télophase et la séparation des Mi filles s'effectue par voie d'allongement peu accentué du noyau et de son rétrécissement médian. Une telle marche de la mitose se rencontre encore pendant la division de l'Infusoire. Pourtant nous voyons nettement sur la fig. 40 la migration de deux bordures chromatiques vers les deux pôles du noyau, ce qui confirme encore une fois la dissociation longitudinale des segments du ruban.

La série représentée sur les fig. 41-46 de la table III constitue les stades notablement observés de la prophase, de la métaphase et de l'anaphase chez les sujets qui viennent de subir une division. La chromatine se présente ici sous la forme d'agglomérations irrégulières, disséminées sur le fuseau occupant le noyau entier et qui se rassemblent plus tard aux environs des deux pôles. Nous ne trouvons ici ni le ruban spiral, ni la formation des segments de ce ruban, pas plus que les »chromosomes«. Dans certains cas, on peut y consta-

ter l'apparition de deux anneaux (Table III, fig. 43-46) composés de grains chromatiques et qui se déplacent vers les pôles.

La troisième série des stades (Table III, fig. 47-53) concerne les divisions des Mi qui ont été déjà mentionnées comme divisions typiquement dégénératives. Ce mode de division des Mi se présente souvent chez les individus »vieux« c. à d. longtemps après la division subie et, en outre, chez ceux qui sont porteurs d'un grand nombre de Mi. Mes préparations se rapportant à ce mode de division ont été fixées par le liquide de Flemming, les coupes en étant colorées à la fuchsine selon la méthode d'Altmann. Malgré l'emploi d'un procédé si délicat de fixation et de coloration de la chromatine, on n'y voit ni les segments du ruban spiral, ni une métaphase typique. Sur le fuseau spiralement tordu, sont disséminés les grains chromatiques qui se transmettent aux Mi-filles sans que leur répartition soit nettement égale.

Calkins (1930, table 4, fig. 17-21) dessine pour *Uroleptus halseyi* les stades analogues à ceux signalés ici par moi, plus particulièrement les stades d'anaphase et de télophase. Il appelle ce mode de division (page 54) le type caractéristique pour les individus »vieux«, en entendant par ce terme les sujets longtemps après la conjugaison subie. Il signale comme propriété caractéristique de cette division suivante: »Here there is no formality of prophasic stages, chromosome formation or chromosome division, and the process of division comes amazingly close to direct or amitotic division«. Quoique dans le cas d'*Urostyla grandis*, discuté ici, la réduction des caractères de la mitose ne soit pas aussi loin poussée, il n'en reste pas moins ce trait caractéristique des divisions des Mi ainsi simplifiées, que ce sont tantôt les divisions tardives, survenant au sein des individus ayant subi il y a longtemps leur division, tantôt les divisions se produisant dans les individus porteurs d'un grand nombre des Mi, donc nettement atypiques.

Calkins voit la cause des différences entre les mitoses des formes jeunes et vieilles d'*Uroleptus halseyi* dans l'affaiblissement graduel de l'agent qui dirige la division: »The history of mitosis in young and old forms of *Uroleptus halseyi* may indicate a progressive weakening of the controlling factors, whatever they may be, of division«.

Je suis d'accord avec Calkins en ce que cette division présente des traits dégénératifs, mais je crois que la cause en puisse résider, plus généralement dans l'altération de l'équilibre physiologique de l'In-fusoire tout entier.

## LÉGENDE DES TABLES.

**Table I.** *Urostyla grandis* Ehrb. en totalité. Fixation: sublimé saturé alcoolique acidifié. Coloration: méthode de Mann. Gross: 200 fois.

Fig. 1: Trophozoïde; nombreux Ma; 10 Mi.

Fig. 2-4: Individus se préparant à la division. Fig. 2: Un Ma géant formé par la fusion des petits Ma; les Mi en partie à l'état de repos, en partie en méta- et anaphase.

Fig. 3: Les Ma en 4-ème division; les Mi en partie en méta- et télophase, un d'eux encore à l'état de repos. Fig. 4: Les Ma en partie en 4-ème et en partie en 5-ème division; les Mi en télophase et au repos.

Ma — macronucleus; Mi — micronucleus; Per — péristome; v — vacuole nutritive.

**Table II.** Division des Mi chez *Urostyla grandis* Ehrb. Fixation: sublimé saturé alcool. acidifié. Coloration: fig. 8, 10, 16-18, 24, 25, 27, 30-37; triacide d'Ehlich-Blondi-Heidenhain. Autres figures: méthode de Mann. Dessin: appareil d'Abbé à l'immersion de Zeiss. Gross: 2100 fois.

Fig. 1-2: Mi au repos.

Fig. 3-7: Stade de spirème. Fig. 4: grains de la chromatine disposés un à un. Fig. 5-6: formation du ruban spiral.

Fig. 8-15: Prophase. Fig. 8-9: ruban spiral à circuits multiples; grains chromatiques rangés sur ses bords. Fig. 10-15: les 12 segments du ruban se rangent dans la direction de l'axe principal du noyau, le long du fuseau en voie de formation. Sur les bords des segments les chapelets des grains chromatiques visibles. Fig. 11: préparation insuffisamment différenciée. Fig. 14: vue des segments de l'un des pôles.

Fig. 16-19: Condensation des segments. La métaphase. Par suite de la condensation des segments, la structure granuleuse marginale est invisible. Fig. 19: déplacement des lignées granuleuses marginales vers les pôles.

Fig. 20-25: Anaphase précoce. Les grains chromatiques se déplaçant vers les pôles le long des filaments du fuseau.

Fig. 26-28: Anaphase tardive. Fig. 27: torsion spirale du fuseau: aux pôles les corpuscules polaires.

Fig. 29-37: Télophase et reconstitution du Mi aux bouts du fuseau épaisissements achromatiques. Fig. 30-34: accumulation graduelle des grains chromatiques au sein de l'épaississement terminal. Fig. 35-37: le Mi reconstitué; les restes visibles du fuseau.

**Table III.** Divisions simplifiées et dégénératives des Mi chez *Urostyla grandis* Ehrb. Fixation: fig. 47-53: liquide de Flemming; autres figures: sublimé alcoolique acidifié. Coloration: fig. 47-53: fuchsine acide selon Altmann (sur les coupes); autres figures: méthode de Mann. Dessin et gross: comme table II.

Fig. 38-40: Division simplifiée: grains chromatiques invisibles au cours de la métaphase.

Fig. 41-46: Divisions survenant dans les trophozoïdes.

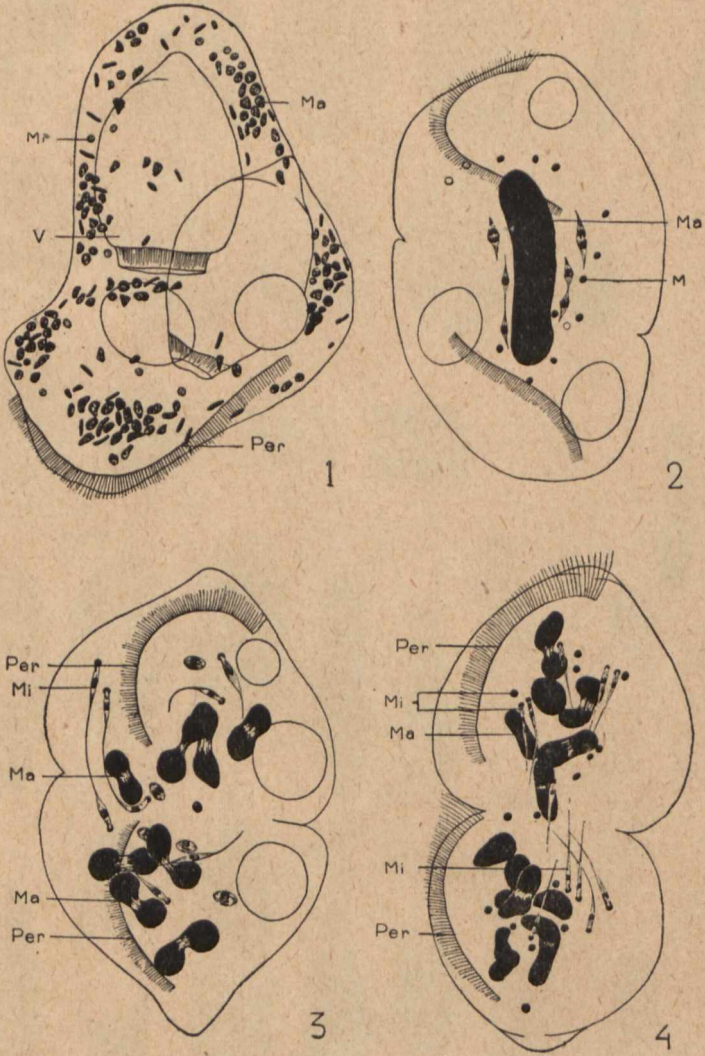
Fig. 47-53: Division dégénérative.



## BIBLIOGRAFIA.

1. Bélar K. Der Formwechsel der Protistenkerne. *Ergebn. u. Fortschr. Zool.*, Jena, 6, 1926.
2. Bergh R. S. Recherches sur les noyaux de l'*Urostyla grandis* et de l'*Urostyla intermedia* n. sp. *Arch. de Biologie*, 1889.
3. Bütschli O. *Protozoa*, Bronn's-Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 1887-89.
4. Calkins G. N. The pedogamous conjugation of *Blepharisma undulans*. *Journ. of Morph.*, 23, 1912.
5. Calkins G. N. *Uroleptus mobilis* Englm. I. History of the nuclei during division and conjugation. *Jour. exper. Zool.*, 27, 1919.
6. Calkins G. N. *Uroleptus halseyi* Calkins. II. The origin and fate of the macronuclear Chromatin. *Arch. Protist.*, Jena, 69, 1930.
7. Calkins G. N. *Uroleptus halseyi* Calkins. III. The kinetic elements and the micronucleus. *Arch. Protist.*, Jena, 72, 1930.
8. Calkins G. N. & Bowling. Studies on *Dallasia fronta* a Stokes. II. Cytology, Gametogamy and Conjugation. *Arch. Protist.*, Jena, 66, 1929.
9. Daïn L. Die Conjugation von *Cryptochilum echini* Maupas. *Arch. Protist.*, Jena, 70, 1930.
10. Dembowska W. S. Körperorganisation von *Stylonychia mytilus* beim Hunger. *Arch. Protist.*, Jena, 91, 1938.
11. Dogiel V. A. Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien (speziell bei den *Ophryoscoleciden*). Neue Tatsache und theoretische Erwägungen. *Arch. Protist.*, Jena, 90, 1938.
12. Dogiel V. A. Die prospective Potenz der Synkaryonderivate an der Conjugation von *Paraisotricha* erläutert. *Arch. Protist.*, Jena, 70, 1930.
13. Fauré-Frémiet. Appareil nucléaire chromidiens, mitochondries. *Arch. Protist.*, Jena, 27, 1911.
14. Horwath J. Beitrag zur Physiologie von *Kahlla simplex*. *Arch. Protist.*, Jena, 86, 1934.
15. Kahl A. *Protozoa*. »Die Tierwelt Deutschlands«. Jena, 1930, 1935.
16. Kidder G. W. Studies on *Conchophthirus mytili* De Morgan. I. Morphology and division. *Arch. Protist.*, Jena, 79, 1933.
17. Köster W. Teilung und Conjugation bei *Paramecium multimicronucleatum*. *Arch. Protist.*, Jena, 80, 1933.
18. Maxwell R. D. Conjugation, division and encystment in *Pleurotricha lanceolata*. *Biol. Bull.*, Lancaster, 54, 1928.
19. PiekarSKI G. Cytologische Untersuchungen an einem normalen und einem Micronucleuslosen Stamm von *Colpoda steini*. *Arch. Protist.*, Jena, 92, 1939.

20. Poliansky G. Geschlechtsprozesse bei *Bursaria truncatella*. Arch. Protist., Jena, 92, 1939.
21. Reichenow E. Ergebnisse mit der Nuclearfärbung bei Protozoen. Arch. Protist., Jena, 61, 1928.
22. Rossolimo L. L. u. Jakimowitsch K. Die Kernteilung von *Conchophthirus steenstrupi*. Zool. Anz., Leipzig, 84, 1929.
23. Stolte H. A. Morphologische und physiologische Untersuchungen an *Blepharisma undulans* St. Arch. Protist., Jena, 70, 1930.
24. Stranghöner E. Teilungsrate und Kernreorganisationsprozess bei *Paramecium multimicronucleatum*. Arch. Protist., Jena, 78, 1932.
25. Tittler J. A. Division, encystement and endomixis in *Urostyla grandis* with an account of an amiconucleate race. La Cellule, 44, 1935.
26. Weyer G. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der *Gastrostyla steini* Engm. Arch. Protist., Jena, 71, 1930.
27. Woodruff L. L. The present status of long continued pedigree culture of *Paramecium aurelia*. Proc. Nat. Ac. Sci., 7, 1921.



Henryk Raabe  
*auctor del.*





Henryk Raabe, auctor del.



