Recherches sur le caractère chimique de la plaque cellulaire

M. J. OLSZEWSKA

Le problème du caractère chimique de la plaque cellulaire au cours de son développement demeure à l'heure actuelle assez obscur. Frey-Wyssling dans sa dernière monographie sur la membrane cellulaire (1959) considère que „Die Zellplatte lässt sich vital mit den basischen Farbstoffen Methylenblau und Neutralrot (Becker 1933) anfärben, was darauf hinweist, dass sie bereits saure Zellwandstoffe wie z. B. Pektine enthält. Es ist daher wahrscheinlich, dass sie ursprünglich tropfige Entmischung in der „Äquatorialebene des Phragmoplasten durch die Bildung von Polyuroniden bedingt ist” (p. 4).

Becker au cours de ses travaux (1932, 1933, 1934) qui ont établi l'opinion contemporaine sur la morphologie de la plaque cellulaire en voie de formation ne s'est pas attaché à résoudre l'aspect chimique de ce processus.

La présence de protéines et de polysaccharides dans la plaque cellulaire fut constatée par Shimamura et ôta (1956) au cours de leurs recherches cytochimiques sur le phragmoplaste.

La possibilité d'existence de lipides dans les membranes cellulaires a été supposée par Hansteen-Cranner (1919), mais c'est Idelman (1958) qui a démontré que la cloison est formée de granulations lipoprotéiques contenant des groupements SH liés aux protéines. Suivant cet auteur, la lame moyenne également renfermerait des lipides. Buva et Puissant (1958) ont observé au microscope électronique que dans le plan équatorial du phragmoplaste, les structures ergastoplasmiques sont noyées dans un substrat plus osmophile qu'ailleurs.

Les recherches présentes ont pour but de suivre le caractère chimique de la plaque cellulaire, dès le début de sa différenciation, c'est à dire dès l'apparition des premières structures granulaires dans la zone équatoriale du phragmoplaste, jusqu'au moment où la jeune cloison atteint la membrane de la cellule maternelle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel choisi est le méristème radiculaire d'*Allium cepa* (matériel fixé, coupes à la paraffine d'une épaisseur de 8μ) ainsi que les poils staminaux et les jeunes pétales de *Tradescantia virginiana* et *T. bracteata* (matériel frais).

Les réactions cytochimiques ont été effectuées suivant les indications fournies par Pearse (1957), ou suivant les méthodes décrites dans les travaux originaux.

Pour la démonstration des lipides et lipoprotéides, le Soudan noir B (solution saturée dans de l'éthanol à 70°) a été utilisé. Ce colorant a été employé soit sur le matériel frais, soit sur le matériel fixé suivant la méthode de McManus.

Les lipides neutres ont été mis en évidence à l'aide du mélange de Soudan III et IV (solution saturée dans de l'éthanol à 70°), ainsi qu'à l'aide de oil red dissous dans de l'isopropanol. Ces réactions n'ont été effectuées que sur le matériel frais. Pour obtenir une localisation des lipides neutres dans le méristème radiculaire d'oignon, le matériel fixé dans un mélange formol-calcium de Baker a été coloré par le bleu de Nil (solution à 1‰ à 60°C).

Pour caractériser les acides gras la méthode de Fischler (Pearse 1957) ainsi que la méthode de Borolier et Suchowsky (1958) ont été utilisées sur le matériel frais.

Les phospholipides ont été décelés suivant la méthode de Baker (Pearse 1957) dans le méristème radiculaire d'*Allium cepa*.

Les méthodes qui viennent d'être indiquées ont été appliquées avant ou après délipidation. Les lipides des coupes fixées dans le liquide de Bouin ont été extraits par la pyridine; les acides gras ont été éliminés du matériel non fixé par le mélange éthanol absolu-éther.

Pour constater la présence de protéines, la réaction avec le bleu de bromophénol (Mazia, Brewer, Alfert 1953) sur le méristème radiculaire d'oignon traité par les fixateurs de Carnoy, Bouin et Baker a été exécutée.

Les groupements SH ont été démontrés, dans le méristème radiculaire, par le test de Frédéric et Chèvremont (Pearse 1957) ainsi que par celui de Bennett (Pearse 1957).

Certaines coupes, après fixation dans le liquide de Carnoy, de Bouin, de McManus ou de Baker, ont été traitées soit par la trypsine (0,1 mg/ml dans le tampon phosphate 0,05 M) pendant 1 heure à 37°C , soit par la pepsine (2 mg/ml dans HCl 0,02 N) pendant 2 heures à la même température. Ces coupes ont été collées sur les lames par le liquide d'Ulrich.

L'action des protéases a été suivie soit de la réaction au bleu de bromo-

phénol, soit des réactions caractéristiques des groupements SH, soit de la coloration au Soudan noir B.

Pour l'ARN la technique de Brachet a été employée (Pearse 1957). Une série de coupes a été traitée par la ribonucléase cristalline (Armour, 0,1 mg/ml) pendant 2 h. à 37°C.

Les polysaccharides ont été révélés par la réaction PAS selon Hotchiss (Pearse 1957) dans le méristème racinaire d'*Allium cepa* fixé au Bouin. Une série de coupes témoins a subi le double traitement recommandé par McManus et Cason (Pearse 1957).

Pour la détection de la cellulose le matériel fixé a été coloré au chlorure de zinc iodé.

La présence de pectines dans le méristème racinaire fixé par différentes méthodes, ainsi que dans les poils staminaux *in vivo*, a été démontrée par le rouge de ruthénium.

La plasmolyse a été produite dans les poils staminaux de *Tradescantia* par KNO_3 0,5 M suivant Becker (1934).

Les figures, réalisées avec l'appareil à dessiner d'Abbé, ont été à dessein schématisées pour mettre en évidence la localisation des réactions cytochimiques. Toutes les observations ont été exécutées au microscope Lumipan-Zeiss.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Les granulations, qui apparaissent vers la zone moyenne du phragmoplaste, et qui constituent les structures les plus primitives de la plaque cellulaire, sont colorées sur le matériel frais par le Soudan III et IV ou

Fig. 1. Poils staminaux de *Tradescantia virginiana*. Les structures granuleuses dans la partie la plus jeune de la plaque sont colorées par le Soudan III et IV

par oil red (fig. 1 A). Sur le matériel fixé dans un mélange de Baker, les mêmes grains prennent une coloration rouge avec le bleu de Nil. Ces

résultats prouvent que les granulations en question renferment des lipides neutres. Pendant la télophase plus avancée, lorsque la plaque atteint les membranes de la cellule maternelle, on voit très nettement que les lipides neutres donnent une réaction uniquement dans les parties les plus jeunes de la plaque cellulaire (fig. 1 B). Au cours de la même période de la télophase, c'est près de la surface supérieure de la cellule maternelle que ces globules sont les plus évidents.

Ces granulations sont colorées par le Soudan noir B dans les coupes fixées (méthode de McManus) ainsi que dans le matériel frais (fig. 2 B).

Fig. 2. Méristème racinaire d'*Allium cepa*. Fixation et coloration par le Soudan noir B selon McManus. Les parties les plus jeunes, ainsi que les parties jeunes de la plaque donnent une réaction positive

Néanmoins, au cours de la télophase plus avancée, le Soudan noir colore plus de grains que les réactifs décelant les lipides neutres (fig. 2 C). Le Soudan noir donne une réaction positive même dans la partie plus âgée de la plaque, là où elle semble être déjà continue (fig. 2 E).

La région interzonale, ainsi que le phragmoplaste pendant toute la télophase, sont presque entièrement privés de granules cytoplasmiques montrant une réaction positive avec le Soudan noir, tandis que les autres territoires en contiennent une grande quantité. Les granules présents dans le phragmoplaste sont des microsomes — c'est à dire des sphérosomes d'après la terminologie actuelle — dont l'existence dans cet organe avait été constatée par Bělař (1930).

Le fait que le Soudan noir colore plus largement la plaque que les réactifs révélant les lipides neutres, nous a conduit à conclure que la plaque plus âgée contient également des corps gras; cependant, ces derniers sont différents des lipides neutres. Les secteurs considérés de la plaque sont colorés en bleu par le bleu de Nil, mais on sait que cette coloration n'est spécifique ni des lipoides, ni des acides gras.

La recherche des acides gras a confirmé leur présence dans les parties un peu plus âgées de la plaque cellulaire, là où le Soudan noir montre encore une réaction positive. L'aspect des concrections contenant les acides

gras dépend du traitement subi par le matériel. La méthode de Fischer montre dans la plaque une ligne de bâtonnets, rarement un chapelet de granulations (fig. 3 A), tandis que la technique de Borolier et Suchowsky ne noircit que des petites grains (fig. 3 B, C). Les acides gras se trouvent dans ces parties de la plaque qui sont déjà presque entièrement privées de lipides neutres.

Dans les secteurs les plus jeunes de la plaque, il n'y a pas de phospholipides. Par contre, nous avons pu constater leur présence — sous forme

Fig. 3. *Tradescantia virginiana*. Résultats des réactions caractérisant les acides gras. A — selon Fischer sur les pétales; on remarque une réaction positive dans les parties jeunes de la plaque sous forme de bâtonnets et granulations. B, C, D — selon Borolier et Suchowsky sur les poils staminaux. Les figures C et D représentent une même cellule observée à deux niveaux différents: C — près de la surface supérieure, D — sur le plan médian; la localisation de la réaction est la même que sur la fig. A, mais elle montre uniquement des granulations

de petits globules — dans les parties de la plaque qui contiennent des acides gras (fig. 4). Exception faite de la région la plus jeune de la plaque, l'hématéine acide colore les mêmes structures que le Soudan noir, il en est de même en ce qui concerne les granulations cytoplasmiques. Néanmoins, les grains de la plaque colorés par le Soudan noir sont beaucoup plus grands que ceux colorés par l'hématéine acide.

A partir de la télophase moyenne on voit sur les chromosomes de nom-

breux corpuscules colorés par l'hématéine acide (fig. 4 B, C). Les nucléoles des noyaux en repos contiennent aussi des substances colorées par l'hématéine acide. Ces observations ressemblent — au point de vue morphologique — à celles de Rattenbury et Serra (1952) suivant lesquelles la substance nucléolaire, chez certaines plantes, apparaît d'abord

Fig. 4. Méristème racinaire d'*Allium cepa* fixé dans le mélange formol-calcium de Baker, coloré par l'hématéine acide. Une réaction positive dans les parties jeunes de la plaque sous forme de petites granulations

sous la forme de gouttelettes dispersées à la surface des chromosomes („droplet type”). Selon ces auteurs, ces gouttelettes sont ensuite accumulées au niveau des organisateurs nucléolaires, puis transformées en nucléoles.

Nous n'avons jamais constaté de réaction positive avec le Soudan noir B, ni avec le bleu de Nil, non plus qu'avec l'hématéine acide de Baker, sur les préparations traitées préalablement par la pyridine.

La partie la plus jeune de la plaque, constituée par les lipides neutres, ne contient jamais de protéines (fig. 5 B, D). Les protéines ne se laissent démontrer qu'à la périphérie des secteurs colorables par le Soudan noir.

Fig. 5. Méristème racinaire d'*Allium cepa* fixé au Carnoy. L'intensité de la coloration après la réaction avec le bleu de bromophénol selon Mazia et coll. est montrée. Les parties les plus jeunes de la plaque sont privées de protéines (B), les parties plus âgées en contiennent

Pendant la télophase plus avancée toute la partie continue de la plaque renferme des protéines. Cependant, dans les cellules larges, on voit que les parties les plus âgées en sont privées (fig. 6).

Sur les préparations prétraitées à la pyridine et ensuite colorées par le bleu de bromophénol, on distingue des taches incolores correspondant aux parties les plus jeunes de la plaque (fig. 6).

Les coupes soumises à l'action des protéases ne montrent qu'une couleur bleue très pâle.

Les protéines présentes dans la plaque et dans le phragmoplaste se caractérisent par des groupement SH, ce qui fut constaté par Idelman (1958). La plaque dans sa partie protéique donne une réaction fortement

Fig. 6. Méristème radiculaire d'*Allium cepa* fixé au Bouin, extraction des lipides par la pyridine; le résultat de la coloration par le bleu de bromophénol est marqué simplement au niveau du phragmoplaste et de la plaque. On voit les places incolores correspondant aux parties les plus jeunes de la plaque et qui étaient occupées par les lipides extraits

positive avec le test de Frédéric et Chèvremont, ainsi qu'avec celui de Benett. Dans les coupes prétraitées par les protéases le résultat de ces réactions est presque négatif.

Pour savoir si les parties les plus âgées de la plaque, qui ne se colorent plus par le Soudan noir, ne renferment pas de lipides masqués liés aux

Fig. 7. Méristème radiculaire d'*Allium cepa* fixé au Bouin. Localisation des polysaccharides après la réaction PAS. Les polysaccharides sont présents dans la plaque à partir de la télophase moyenne

protéines, on a traité à la pepsine et à la trypsine le matériel fixé par des méthodes préservant les corps gras (Mc Manus, Baker). Les coupes soumises à la digestion enzymatique ont été ensuite colorées par le

Soudan noir. En ce qui concerne la plaque cellulaire, les images obtenues ressemblaient à celles des coupes non digérées, bien que de nombreux globules graisseux soient apparus dans le cytoplasme et notamment tout près du noyau. Cette expérience prouve que la plaque est dépourvue de lipides masqués indécélables par le Soudan noir.

La réaction caractérisant l'ARN a toujours été négative dans la plaque. Les mêmes résultats furent obtenus par Shimamura et ôta (1956).

Les polysaccharides apparaissent dans la plaque cellulaire en même temps que les protéines (fig. 7) et restent comme un élément intégrant dans les parties de la plaque les plus âgées, privées de protéines, ainsi que dans les membranes des cellules adultes.

Nous n'avons pu réussir la coloration avec le chlorure de zinc iodé. Les membranes des cellules en repos étaient colorées en violet-clair, mais il n'était pas possible de distinguer avec certitude cette couleur dans la plaque cellulaire.

Pendant toute la télophase, la réaction avec le rouge de ruthénium est négative *in vivo* ainsi que dans le matériel fixé. *In vivo* les pectines n'apparaissent que 30 à 40 min. après la fin de la cytokinèse; de ré-

Fig. 8. Télaphase dans le méristème racinaire d'*Allium cepa*. A — fixation selon Baker, coloration par le bleu de Nil; télaphase précoce, dans le zone équatorial du phragmoplaste les gouttelettes de lipides neutres sont évidentes. B — fixation selon McManus, coloration par le Soudan noir; télaphase moyenne, toute la plaque donne une réaction positive. C — fixation au Bouin, extraction par la pyridine, coloration par le Soudan noir; télaphase moyenne, au niveau de la plaque le résultat de la réaction est négatif

sultats analogues ont été observés sur le matériel fixé. La couleur rouge est évidente en premier lieu dans la partie centrale (partie la plus âgée), et ensuite gagne en 10 à 20 min. env., la totalité de la nouvelle membrane. Ces observations concordent avec celles de Becker (1934) faites sur le même matériel (les poils staminaux de *Tradescantia*).

Nous avons repris les expériences de Bělař (1930) et de Becker (1932, 1934) concernant la plasmolyse des cellules au cours des différentes étapes de la télophase. Notre but étant de déterminer à quel moment les cellules-filles sont complètement individualisées au cours de l'évolution de la plaque, nous avons coloré par le Soudan noir les cellules plasmo-

Fig. 9. Schéma montrant le caractère chimique de la plaque cellulaire au cours de son développement suivant les résultats obtenus dans cette étude. À droite — le milieu de la cellule maternelle, à l'extrême gauche — la membrane limitante. À gauche — les parties les plus jeunes de la plaque sont montrées sur le phragmoplaste

lysées. Nous avons établi, que dans les cellules séparées par une plaque contenant des lipides dans ses parties les plus jeunes (ces parties étant contigües à la membrane de la cellule maternelle), les protoplastes-fils ne se décolent pas de la plaque. Les cellules plasmolysables sont toujours séparées par une cloison dépourvue de lipides.

DISCUSSION

Les résultats des recherches cytochimiques décrites ci-dessus permettent d'établir une évolution de la nature chimique de la plaque cellulaire au cours du temps. Toutes les étapes représentées sur le schéma (fig. 9) peuvent être nettement suivies dans les cellules larges, c'est à dire dans les cellules du méristème racinaire d'*Allium cepa* qui seront transformées en vaisseaux de métaxylème.

Ce sont les lipides neutres qui constituent les éléments les plus primitifs de la plaque cellulaire. Bientôt on y trouve des acides gras à côté des phospholipides. Il faut noter que les phospholipides, après la réaction

de Baker, se présentent sous forme de globules beaucoup plus petits que ceux donnant une réaction positive avec le Soudan noir dans les mêmes parties de la plaque. Deux possibilités peuvent donc exister: 1) La méthode de fixation employée entraîne la perte d'une partie des phospholipides; La Cour, Chayen et Gahan (1958) ont prouvé par chromatographie que le liquide de Baker, malgré ses qualités, extrait une certaine quantité des phospholipides des méristèmes radiculaires d'oignon. 2) Des lipides, de caractère chimique indéterminé peuvent être présents à côté des phospholipides.

En comparant la longueur de la partie de la plaque qui se colore par le Soudan noir avec la longueur de celle qui donne une réaction positive avec le bleu de bromophénol, on peut supposer que la plaque, pendant une certaine étape de son développement, peut contenir également des lipoprotéides.

Les polysaccharides apparaissent très tôt; ils se situent à la périphérie de la zone renfermant encore des lipides. Ensuite ils sont accompagnés par les protéines. A la fin du développement de la plaque, les polysaccharides sont les seuls éléments qu'il est possible de démontrer avec certitude.

La formation de la cellulose, conséquence de la polymérisation des polysaccharides, n'a lieu que 30 min. après la fin de la cytokinèse, comme l'ont montré les observations de Becker (1934) au microscope polarisant; la cellulose apparaîtrait donc en même temps que les substances pectiques. Mais il est possible que le processus de formation de la cellulose commence beaucoup plus tôt; Inoué (1953) considère que la jeune plaque, au cours de la télophase, présente en lumière polarisée, une biréfringence positive dans le plan de la future membrane cellulaire. La cellulose et les pectines dans une jeune membrane ont été montrées par Dauphiné (1939).

On peut se demander si les divers constituants de la plaque cellulaire qui apparaissent successivement, sont les produits de la transformation des lipides neutres, éléments primitifs.

Le problème de la transformation des lipides neutres en hydrates de carbone n'est pas totalement résolu. On sait néanmoins (Deuel 1957) que les glucides peuvent provenir du glycérol libre. En ce qui concerne les acides gras, certains seulement peuvent donner naissance aux hydrates de carbone. Les transformations des lipides, et de leurs éléments en hydrates de carbone exigent des quantités considérables d'oxygène, et le rendement de ces réactions est bas (5—50%). Cependant, il résulte des expériences de Becker (1932) sur la coloration vitale de la plaque cellulaire par le bleu de méthylène, que la formation de la plaque cellu-

laire est liée à une libération d'oxygène, puisque le bleu de méthylène conserve sa couleur bleue.

Il est possible, en principe, que les acides gras provenant des lipides neutres s'incorporent dans les phospholipides. De nombreuses réactions provoquent l'incorporation de phosphore minéral dans les phospholipides, entre autres la formation des glycérophosphates. Cependant pour que la liaison des acides gras avec les glycérophosphates puisse s'accomplir, la présence du CoA est nécessaire.

Parmi les acides aminés, la glycine constitue le produit de la décomposition de la choline et de l'éthanolamine (élément des céphalines). Par contre, un certain type de phospholipides contient normalement de la sérine.

Les polysaccharides qui apparaissent dans la plaque cellulaire pourraient provenir de la transformation des lipides neutres et de celle des phospholipides. La présence et la localisation des acides gras dans la plaque cellulaire montrent que la mise en liberté des lipides neutres est bientôt suivie par leur hydrolyse, dont les produits — le glycérol et les acides gras — pourraient être oxygénés en hydrates de carbone ou transformés en phospholipides.

L'origine des protéines dans la plaque cellulaire n'est pas clairement établie. Il est probable qu'elles constituent les produits de décomposition, soit de la choline et des complexes phospholipidiques analogues, soit de phospholipides contenant de la sérine; mais les réactions intensives caractérisant les protéines peuvent être également attribuées à la présence des enzymes catalysant les transformations des corps gras en glucides. La présence transitoire des protéines est un argument en faveur de la seconde hypothèse.

Les considérations ci-dessus n'ont qu'un caractère théorique; les insuffisances des techniques cytochimiques ne nous permettent pas de démontrer si tous les éléments chimiques de la plaque, et même les polysaccharides (constituants définitifs), se forment in situ et résultent de la décomposition et de la transformation des lipides neutres, ou bien, si ces substances proviennent du phragmoplaste; il est plus probable que ces deux processus coexistent.

Suivant Becker (1934) la cytodiérèse est le processus de séparation des phases dans une zone définie du cytoplasme sous forme de gouttelettes; au cours de ce processus, le protoplaste primitif se sépare en deux protoplastes dérivés; la substance libérée du cytoplasme sous forme de gouttes devient, à la suite de transformations physico-chimiques, une cloison solide, séparant les deux cellules.

D'après les présentes observations, nous pouvons pleinement confir-

mer cette définition et la compléter par des résultats d'ordre cytochimique. L'apparition des gouttelettes de lipides neutres peut être considérée comme une sorte de lipophanèrose, si on définit la lipophanèrose comme „la mise en liberté des lipides cellulaires par destruction spontanée ou artificielle des complexes lipoprotéidiques” (Macheboeuf 1937).

Ayant mis en évidence le fait que les structures les plus primitives de la plaque sont les gouttelettes de lipides neutres (on sait que cette catégorie de lipides se présente toujours sous forme de gouttelettes ou de granules, donc l'aspect en gouttes n'est pas un artefact), on peut admettre comme définitivement démontré que la plaque cellulaire se constitue non pas à partir d'une ébauche continue, mais à partir de gouttelettes (voir Robyns 1926/27, Bělař 1930, ainsi que le résumé de Becker 1932).

RÉSUMÉ

On a étudié, par des méthodes cytochimiques, la plaque cellulaire au cours de son développement. On a constaté que les lipides neutres, provenant de la séparation des phases à l'intérieur du phragmoplaste (comme l'a proposé Becker 1932, 1934), se présentent d'abord sous forme de gouttelettes. Ensuite ont été décelés les acides gras et les phospholipides; la présence des autres lipoides a été admise. Au cours de l'étape suivante, alors que la plaque est déjà continue, on a montré successivement les lipoprotéides et les polysaccharides, les protéines et les polysaccharides, et enfin les polysaccharides seuls. L'existence de pectines ne peut être constatée que 30 min. après la fin de la cytokinèse.

D'après les données sur le métabolisme des lipides, on a considéré la possibilité de formation in situ de certains constituants de la plaque, à partir des éléments primaires, c'est à dire des lipides neutres.

Nous désirons exprimer notre profonde gratitude envers Mme le Professeur dr. A. Walek-Czernecka, qui nous a aidé constamment de ses conseils précieux et de ses critiques bienveillantes.

*Laboratoire d'Anatomie
et de Cytologie Végétales
Université de Łódź, Pologne*

STRESZCZENIE WYNIKÓW

Badano za pomocą metod cytochemicznych przegrodę pierwotną w różnych fazach jej rozwoju. Stwierdzono, że najpierw w postaci kropelek, pojawiają się tłuszcze obojętne, wyłaniające się z fragmoplastu drogą odmieszania, jak to postulował Becker (1932, 1934). Następnie można wykryć kwasy tłuszczowe, fosfolipidy, a obok nich prawdopodobnie inne tłuszcze złożone. W dalszym etapie, kiedy przegroda ma już charakter ciągłej płytki, występują lipoproteidy i polisacharydy, białka i poli-

sacharydy, a w końcu same polisacharydy. Pektyny pojawiają się w ok. pół godz. po zakończeniu cytokinezy.

Na podstawie danych o metabolizmie tłuszczów uznano za możliwe powstawanie pewnych składników przegrody pierwotnej in situ z jej zaczątków, tj. z tłuszczów obojętnych.

Zakład Anatomii i Cytologii Roślin
Uniwersytetu Łódzkiego

(Wpłynęło dn. 7.1.1960 r.)

BIBLIOGRAPHIE

- Becker W. A., 1932, Badania eksperymentalne nad barwieniem za życia dzielących się komórek. *Studia nad cytokinezą*, Acta Soc. Bot. Pol. 9: 381—419.
- Becker W. A., 1933, Applications de la coloration vitale à l'étude de la cytodièrese, C. R. Ac. Sc. 196: 2022—24.
- Becker W. A., 1934, Badania eksperymentalne nad barwieniem za życia dzielących się komórek. III. Dalsze studia nad cytokinezą, Acta Soc. Bot. Pol. 11: 139—203.
- Bělař K., 1930, Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. III. Untersuchungen an den Staubfadenzellen und Blattmeristem von *Tradescantia virginica*, Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat. 10: 73—134.
- Borolier J., Suchowsky G., 1958, Eine neue Methode zur Darstellung von Doppelbindungen in den Fettsäurebausteinen von Lipoiden, Acta Histochem., 5: 297—299.
- Buvat, R., Puissant A., 1958, Observation sur la cytodièrese et l'origine des plasmodesmes, C. R. Ac. Sc. 247: 233—236.
- Dauphiné A., 1939, Origine et évolution de la lamelle moyenne dans les membranes pecto-cellulosiques, Rev. Gén. Bot. 51: 321—326.
- Deuel H. J. Jr, 1957, The Lipids, Vol. III. Interscience Publ. Inc., New York, 1065 p.
- Frey-Wyssling A., 1959, Die Pflanzliche Zellwand. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- Hansteen-Cranner B., 1919, Beiträge zur Biochimie und Physiologie der Zellwand und der plasmatischen Grenzschichten, Ber. d. sch. bot. Ges. 37: 380—391.
- Idelman S., 1958, Les lipides et les groupements sulphhydrylés liés aux protéines au cours de la mitose de *Tradescantia reflexa*, C. R. Ac. Sc. 246: 3499—3501.
- Inoué S., 1953, Polarisation optical studies on the mitotic spindle. I. The demonstration of spindle fibers in living cells, Chromosoma 5: 487—500.
- La Cour L. F., Chayen J., Gahan P. S., 1958, Evidence for lipid material in chromosomes, Expl. Cell. Res. 14: 469—485.
- Macheboeuf M., 1937, Etat des lipides dans la matière vivante, Exposé de Biologie, Paris, Hermann et Cie éd., 78 p.
- Mazia D., Brewer P. A., Alfert M., 1953, The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromophenol blue, Biol. Bull. 104: 57—67.
- Pearse A. C., 1957, Histochemia teoretyczna i stosowana, PZWL, Warszawa.
- Rattenbury J. A., Serra J. A., 1952, Types of nucleolus reconstitution in telophase and the question of the "nucleolar organizer". Portug. Acta Biol. (A), 3: 239—260.
- Robyns W., 1926/27, Le fuseau de caryocinèse et le fuseau de cytokinèse dans les divisions somatiques des Phanérogames, Cellule 37: 143—179.
- Shimamura T., Ôta T., 1956, Cytochemical studies on the mitotic spindle and the phragmoplast of plant cells, Expl. Cell Res. 11: 346—361.