

Recherches sur les cytokinèses dans l'endosperme d'*Iris pseudoacorus* et d'*Iris sibirica*

I. Les cytokinèses au cours du développement de l'endosperme

M. J. OLSZEWSKA et B. GABARA

INTRODUCTION

D'après les données du microscope électronique on considère que la plaque cellulaire dans le méristème radiculaire est formée par des vésicules détachées des structures de Golgi. Après le fusionnement de ces vésicules, leurs membranes deviennent les membranes cytoplasmiques des cellules-filles, tandis que leur contenu participe à la formation de la nouvelle paroi. Il en résulte qu'aussi bien les nouvelles membranes que la paroi cellulaire constituent les produits de l'activité des structures de Golgi (Whaley et coll., 1963, 1964; Juniper 1963; Frey-Wyssling et coll. 1964).

Les constatations d'ordre cytochimique obtenues au niveau du microscope optique permettent de considérer ce genre de cytokinèse comme une lise locale des complexes lipoprotéiques du cytoplasme (Olszewska, 1960; Olszewska et Gabara 1964; Olszewska et coll. 1966). Un argument en faveur de cette idée est apporté par les recherches cytochimiques sur la cytokinèse chez *Spirogyra* sp. et *Cladophora* sp. (Gabara 1965, 1966). Chez ces algues les membranes cytoplasmiques des cellules-filles proviennent immédiatement de la membrane de la cellule maternelle (qui se divise par l'étranglement); le plan de la division est privé d'éléments présents au niveau de la plaque cellulaire dans le méristème radiculaire, et notamment de lipides neutres et de granulations soudanophiles-porteurs d'enzymes hydrolytiques caractéristiques des lysosomes animales et des sphérosomes chez les végétaux (Wałek-Czernecka 1962, 1963, 1965; Matile et coll. 1965). Pourtant aussi bien chez les algues que dans le méristème radiculaire, la formation de la paroi cellulaire est accompagnée des nombreuses structures douées d'activité thiamine-pyrophosphatasique (qui est attribuée à l'appareil de Golgi — Olszewska et coll. 1965, 1966; Gabara 1965, 1966)

Le divergence des résultats résumés ci-dessus indique que le problème de la cytokinèse est loin d'être résolu. Il nous paraît qu'un certain progrès pourrait être achevé par des recherches comparatives sur les divers types de cytokinèses. A ce point de vue, l'endosperme d'*Iris pseudoacorus*, ainsi que celui d'*Iris sibirica*, fournit un matériel excellent.

Nos recherches sur la cytocinèse dans l'endosperme concernent: 1° — les divers types de cytocinèses qui transforment l'endosperme nucléaire en l'endosperme cellulaire; les résultats de ces observations sont rapportés dans le travail présent; 2° — une caractéristique cytochimique et une description de l'ultrastructure des cellules de l'endosperme au cours de différentes étapes de son développement; 3° — les observations cytochimiques des différentes espèces de cytocinèses, 4° — le comportement de certaines ultrastructures au cours des cytocinèses.

Ajoutons que par le terme „cytocinèse” nous comprenons en premier lieu le phénomène essentiel — l'individualisation des protoplastes, c'est-à-dire l'apparition des membranes cytoplasmiques limitantes, ensuite — la formation d'une paroi cellulaire. La cytocinèse n'est pas toujours une conséquence immédiate de la cariocinèse.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations ont porté sur les jeunes graines d'*Iris pseudoacorus* et d'*Iris sibirica*, d'une longueur de 2,5 à 6 mm. Au début de nos recherches, nous avons fixé les graines soit in toto, soit incisées du côté chalazal. Comme ce procédé n'assurait pas une pénétration suffisante du fixateur, il s'est montré nécessaire de couper longitudinalement les graines en deux parties avant fixation.

Le matériel était fixé toujours à midi. Nous avons employé comme fixateurs les liquides suivants: le formol-calcium de Baker, le liquide de McManus (Pearse, 1961), le mélange d'acide acétique glacial et d'alcool absolu (1:3), le glutaraldehyde, solution à 3% dans le tampon phosphate, pH 7,3—7,4 à la temp. de 4°.

Tous les liquides utilisés fixent bien l'endosperme nucléaire. Dans l'endosperme cellulaire, et surtout dans sa région chalazale, on constate souvent (quel que soit le fixateur) une contraction du cytoplasme.

Les observations ont été effectuées sur les séries complètes des coupes longitudinales à la paraffine, d'une épaisseur de 10 μ . Nous nous sommes servis aussi des „pellicules” préparées d'après la méthode de Jungers (1931). Les pellicules présentent une couche très mince de la partie la plus interne de l'endosperme, ce qui permet d'analyser facilement les divisions anticlines dans les régions micropylaires et centrales. L'endosperme chalazal, étant plus abondant, à la structure irrégulière, est en principe inaccessible au microscope optique par cette méthode.

Les techniques de coloration ont été les suivantes: 1° — l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, 2° — le mélange d'Unna, 3° — la méthode de Feulgen, suivie d'une coloration par le Fast green, 4° — le Soudan noir B (les pellicules ont été colorées pendant quelques minutes à la temp. de 20°, les coupes à la paraffine — pendant 2 h. à la temp. de 60°), 5° — la réaction PAS, contrôle par l'acétylation d'après McManus et Cason (Pearse 1961).

Pour la démonstration des structures birefringentes, le microscope polarisant de Zeiss (Jena) a été utilisé.

La direction des figures sur les planches est conforme à la position des préparations dans les graines, et notamment les parties basales des photos sont orientées vers le pôle chalazal.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

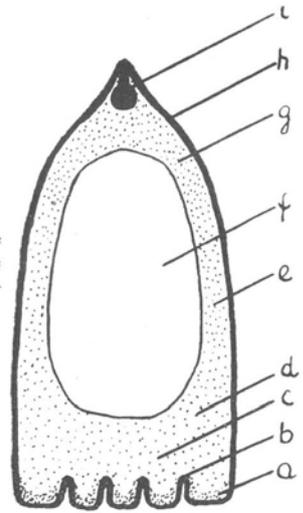
1. Transformation de l'endosperme nucléaire en l'endosperme cellulaire

La plupart des résultats décrits ci-dessous concernent *Iris pseudoacorus*, en raison de forme très régulière des graines, ce qui permet d'établir leur longueur. Le développement de l'endosperme chez *Iris sibirica* et *Iris pseudoacorus* arrive de la même manière.

L'endosperme chez *Iris* contient quatre régions différentes qui entourent une considérable vacuole centrale: micropylaire, centrale, subcentrale et chalazale (fig. 1 dans le texte).

Fig. 1. Endosperme chez *Iris pseudoacorus* et *Iris sibirica*

a — partie la plus basale, anucléée; *b* — invaginations; *c* — région chalazale de l'endosperme; *d* — région subcentrale de l'endosperme; *e* — région centrale de l'endosperme; *f* — vacuole centrale; *g* — région micropylaire de l'endosperme; *h* — paroi du sac embryonnaire; *i* — embryon.



Les graines d'une longueur de 2,5 à 3 mm ne renferment que l'endosperme nucléaire (fig. 2 a dans le texte). A cette étape du développement, l'endosperme des régions centrales et micropylaires constitue une assise uniforme, mince, aux noyaux peu nombreux, disposés en une couche. La région chalazale présente une image différente. A la suite d'une activité mitotique plus considérable, cette région contient de nombreux noyaux immergés dans une masse cytoplasmique abondante. La partie la plus externe du cytoplasme, d'une largeur d'env. 10μ , contiguë à la parois du sac embryonnaire, attire l'attention en raison d'absence de noyaux et de présence de nombreuses granulations dont le diamètre ne dépasse pas 1μ (pl. I, 3, 5, 7). Cette couche de cytoplasme est séparée du cytoplasme nucléé par un rang de vacuoles (Pl. I, 3) et diffère de celui aussi par la pyroninophilie moins accentuée (Pl. I, 1 en bas). La partie chalazale de l'endosperme et la paroi du sac embryonnaire décollent souvent du nucellus (Pl. I, 5 et 7).

Dans les graines plus grandes, d'une longueur d'env. 4 mm, l'endosperme est toujours nucléaire et sa région chalazale la plus importante (fig. 2 b dans le texte). La direction des divisions nucléaires dans la région centrale et micropylaire est parallèle à la surface du sac embryonnaire (Pl. IV, 1), tandis que celle dans la région chalazale, bien qu'elle soit parallèle à ces dernières, est le plus souvent perpendicu-

laire par rapport à la surface du sac embryonnaire (Pl. I, 1 et 2). Dans les graines d'une longueur d'env. 4,5 mm, les divisions dans la région chalazale arrivent en toutes les directions (Pl. I, 4).

Dans les graines jusqu'à la longueur de 4 mm, dans toutes les régions de l'endosperme la caryocinèse n'est pas suivie de la cytokinèse: on n'observe pas la formation des plaques cellulaires (Pl. I, 2, Pl. II, 5; Pl. IV, 1) et l'endosperme à ce stade garde

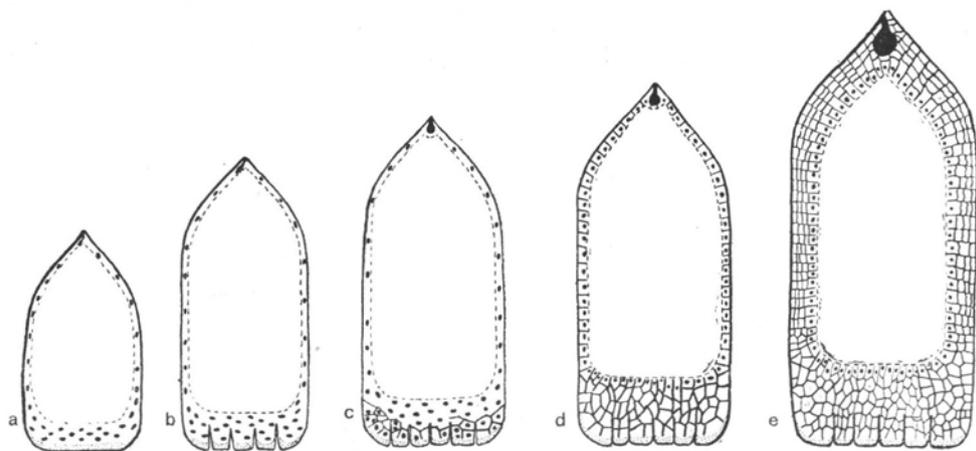


Fig. 2. Etapes successives du développement de l'endosperme chez *Iris pseudoacorus*
 a — graine d'une longueur de 3 mm; b — graine d'une longueur de 4 mm; c — graine d'une longueur de 4,5 mm; d — graine d'une longueur de 5 mm; e — graine d'une longueur de 6 mm.

toujours le caractère coenocytique. Dans la région chalazale arrive souvent le fusionnement des plaques métaphasiques (Pl. I, 1). A mesure que l'endosperme grandit, augmente le nombre de noyaux polyploïdes, aux contours irréguliers et aux nombreux nucléoles (Pl. I, 3, 4, 6, 8, 9; Pl. II, 1, 2, 3).

Dans les graines d'une longueur de 4,5 mm, comme précédemment, les cytokinèses le plus souvent ne succèdent pas aux caryocinèses (absence de plaques cellulaires, Pl. I, 3 et 4), mais il arrive dans la région chalazale située près du coin du sac embryonnaire et surtout dans la région subcentrale que les plaques cellulaires apparaissent sous forme d'une mince ligne continue (Pl. I, 4) ou des fissures plus ou moins larges qui ressemblent alors aux vacuoles (pl. III, 1). Les rangs de vacuoles s'étendent ensuite et entourent des fragments du cytoplasme contenant un ou quelques noyaux (Pl. III, 3 et 4). Toutes ces images peuvent être trouvées dans la même graine. De cette manière s'accomplit, pour la première fois au cours du développement de l'endosperme, l'individualisation des cellules. Il faut noter que ce processus arrive surtout dans la région subcentrale et qu'il suit la caryocinèse. Pour cette espèce de cytokinèse nous réservons le terme „cytokinèse par vacuolisation, initiée par caryocinèse”.

Dans la région chalazale l'autre manière d'individualisation des cellules peut être considéré comme principale. Dans cette région de l'endosperme apparaissent des invaginations de la membrane cytoplasmique et de la paroi du sac embryonnaire

(fig. 2 b dans le texte, Pl. I, 5). Ces invaginations pénètrent profondément dans l'endosperme chalazal et peuvent même atteindre la vacuole centrale. Peu à peu elles deviennent de plus en plus nombreuses et ramifiées (Pl. I, 5, 6 et 11). A mesure que ce processus progresse, on trouve dans le cytoplasme chalazal de l'endosperme de nombreux canaux qui séparent et limitent des fragments du cytoplasme contenant un ou plusieurs noyaux (Pl. I, 6). Les cellules ainsi individualisées sont longues et

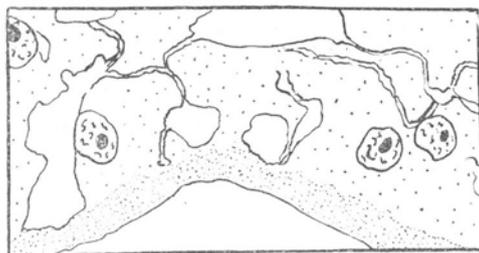


Fig. 3. Développement des canaux à l'origine vacuolaire dans la région chalazale de l'endosperme d'*Iris pseudoacorus*. Schéma fait de la fig. 7, planche I.

étroites, perpendiculaires par rapport à la surface du sac embryonnaire (Pl. II, 1, 2, et 3). L'intervention des ramifications latérales des invaginations entraîne la formation des cellules d'une forme plus ou moins isodiamétrale (Pl. I, 6 et 11). Ce genre de cytokinèse — qui ne suit pas immédiatement la caryokinèse) — nous allons appeler „cytokinèse par développement du système membranaire externe”.

Simultanément au processus qui vient d'être décrit, apparaît dans l'endosperme chalazal un autre système des canaux issu des vacuoles qui séparent le bord anucléé du cytoplasme chalazal du cytoplasme doué de noyaux (fig. 3 dans le texte, pl. I, 7). Cette „cytokinèse par développement du système membranaire interne” n'est pas — pareillement à la précédente — une conséquence immédiate de la caryokinèse.

A la suite de ces processus, initiés dans les parties les plus externes de l'endosperme chalazal, celui-ci est partagé en cellules qui renferment un ou plusieurs noyaux (Pl. I, 10, fig. 2 c dans le texte). A cette étape les parois cellulaires font défaut. Cette constatation est basée sur l'examen des préparations mal fixées, où une contraction du cytoplasme met en évidence la présence des membranes cytoplasmiques limitantes, ainsi que démontre l'absence de parois cellulaires. En outre, l'absence de parois cellulaires est indiquée par le résultat négatif de la réaction PAS et par le manque de birefringence entre les limites des cellules.

Les parois cellulaires n'apparaissent dans la région chalazale et subcentrale que dans les graines d'une longueur d'env. 5 mm (Pl. I, 12; Pl. II, 4). Dans les cas où l'individualisation des cellules résulte d'une ramification latérale de l'invagination, la paroi cellulaire paraît être liée à celle du sac embryonnaire.

La formation des parois cellulaires constitue la dernière étape de la cellularisation primaire de l'endosperme des régions chalazales et subcentrales. A la suite de ce processus, les couches les plus externes de ces régions présentent une structure cellulaire aux contours irréguliers, aux cellules uni- ou plurinucléées, souvent poly-

ploïdes. Le bord interne de ces régions garde plus longtemps le caractère coenocytique.

Les cytokinèses secondaires dans ces régions ressemblent à celles des méristèmes radiculaires. Il y en a trois espèces:

1°. Dans les cellules uninucléées. Les cytokinèses succèdent aux caryokinèses, la formation du phragmoplaste et de la plaque cellulaire arrive de la même manière que dans les méristèmes (Pl. II, 4).

2°. Dans les cellules plurinucléées. La division des noyaux est synchronique (Pl. III, 5, 6 et 7), au cours de la télophase apparaissent les phragmoplastes et les plaques cellulaires entre tous les groupements de chromosomes (Pl. III, 6). Une grande cellule plurinucléée se transforme en quelques cellules uninucléées.

3°. Dans les cellules polyploïdes uninucléées. Le noyau se divise par l'amitose, entre ses parties polaires se forme le phragmoplaste doué de plaque cellulaire dans sa région équatoriale (Pl. II, 1 et 2).

A la suite des cytokinèses secondaires — qui arrivent en différentes directions — l'endosperme chalazal et subcentral contient les cellules plus petites que celles

Planche I

Iris pseudoacorus, région chalazale; transformation de l'endosperme nucléaire en l'endosperme cellulaire; coupes à la paraffine.

Fig. 1. Graine d'une longueur de 4 mm; endosperme nucléaire, tous les noyaux en métaphase; 2 plaques métaphasiques fusionnent; fix. glutaraldehyde, coloration d'après Uhna; 400 x;

Fig. 2. Graine d'une longueur de 4 mm; endosperme nucléaire, tous les noyaux en télophase; absence de phragmoplastes et de plaques cellulaires; fix. FoCa de Baker, coloration hématoxyline; agrand. env. 400 x.

Fig. 3. et 4. Même graine, d'une longueur de 4,5 mm; endosperme nucléaire; à côté d'une télophase normale pourvue d'une plaque cellulaire (fig. 4), il y a des télophases polyploïdes; fix. glutaraldehyde, coloration hématoxyline; 800 x.

Fig. 5. Graine d'une longueur de 4,5 mm; endosperme nucléaire; les invaginations dans les parties externes de l'endosperme chalazal; fix. FoCa de Baker, coloration Soudan noir B; 150 x.

Fig. 6. Graine d'une longueur de 4 mm; les portions du cytoplasme séparées par les invaginations ramifiées; absence de parois cellulaires; noyaux, aux dimensions différentes, en prophase; fix. alcool acétique, coloration hématoxyline; 600 x.

Fig. 7. Graine d'une longueur de 5 mm; cytoplasme divisé en fragments par des canaux et par vacuoles; fix. FoCa de Baker, coloration Soudan noir B; agrand. env. 400 x.

Fig. 8. Graine d'une longueur de 5 mm; canaux et vacuoles dans le cytoplasme; noyaux aux plusieurs nucléoles; fix. FoCa de Baker, coloration hématoxyline; 400 x.

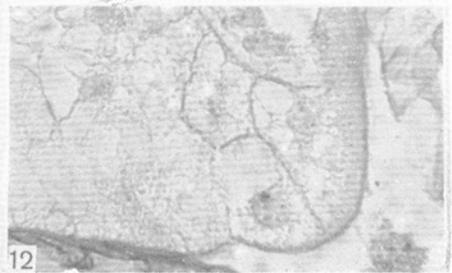
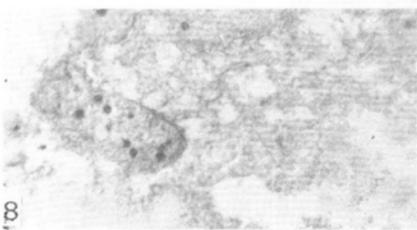
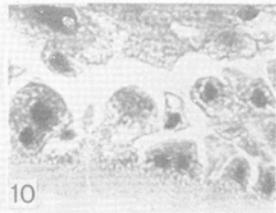
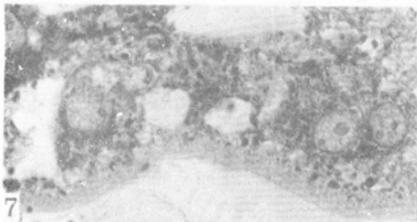
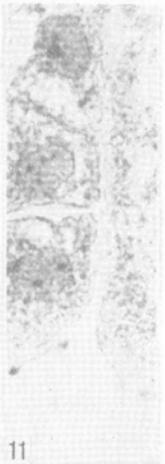
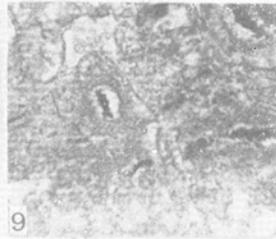
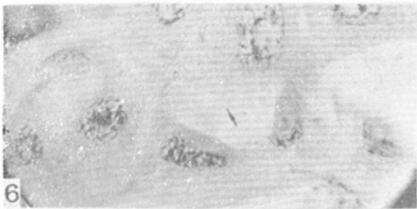
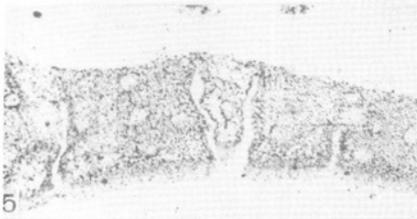
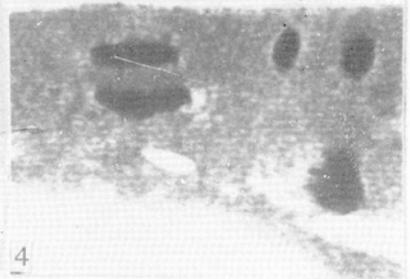
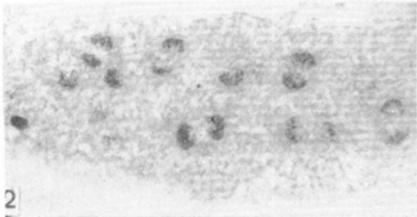
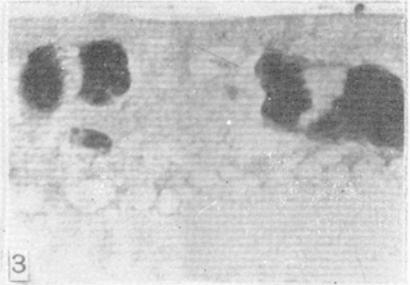
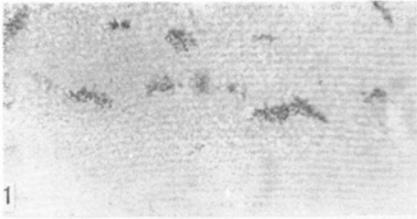
Fig. 9. Graine d'une longueur de 4 mm; cytoplasme divisé en fragments uni- ou plurinucléés; tous les noyaux en métaphase; à droit deux métaphases polyploïdes; fix. FoCa de Baker, coloration hématoxyline; 400 x.

Fig. 10. Graine d'une longueur de 5 mm; cellules uni- et plurinucléées, au cytoplasme contracté; absence de parois cellulaires; fix. FoCa de Baker, coloration hématoxyline; 150 x.

Fig. 11. Graine d'une longueur de 6 mm; fragment d'un canal aux ramifications latérales; fix. FoCa de Baker, coloration hématoxyline; 400 x.

Fig. 12. Graine d'une longueur de 5 mm; endosperme cellulaire pourvu de parois cellulaires; endosperme décollé du nucellus; partie la plus externe de l'endosperme adhère à la paroi du sac embryonnaire; fix. FoCa de Baker, réaction PAS (série C); 400 x.

Planche 1



qui ont été formées par les cytotinèses primaires. La forme et l'orientation des cellules restent toujours irrégulières (Pl. I, 12; pl. II, 4, pl. III, 6).

Dans les régions centrales et micropylaires de l'endosperme le processus de la cellularisation arrive dans les graines d'une longueur d'env. 4,5–5 mm, donc au stade où les régions basales de l'endosperme contiennent des cellules séparées par des parois cellulaires (fig. 2 d dans le texte). La formation des cellules est initiée à la limite de la région subcentrale et centrale de l'endosperme et avance progressivement du côté chalazal vers le pôle micropylaire.

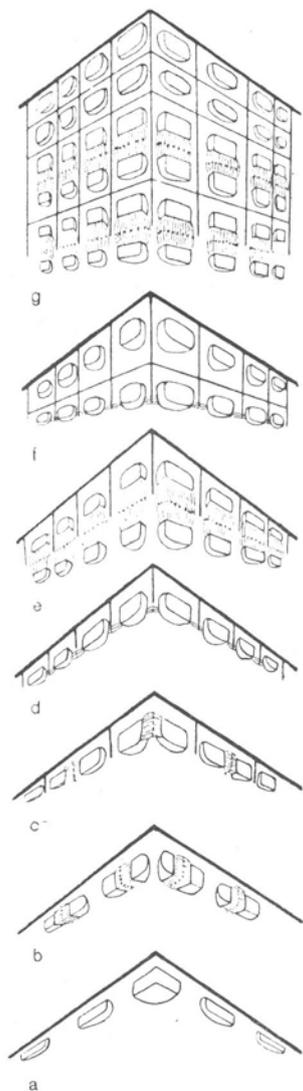


Fig. 4. Développement de l'endosperme dans les régions micropylaires et centrales, observé du côté de la vacuole centrale, chez *Iris pseudoacorus* et *Iris sibirica*.

a — noyaux en interphase dans l'endosperme nucléaire; *b* — premières cytotinèses anticlines (formation des phragmoplastes et des plaques cellulaires); *c* — formation des phragmoplastes et des plaques cellulaires secondaires; *d* — cellules en interphase limitées de trois côtés par des parois cellulaires, noyaux voisins liés par des structures qui ressemblent au phragmoplaste doublé de plaque cellulaire; *e* — divisions périclines; *f* — cellules contiguës à la paroi du sac embryonnaire sont entourées de tous les côtés par les parois cellulaires, cellules contiguës à la vacuole centrale restent ouvertes vers cette dernière, noyaux voisins sont liés par des structures analogues à celles sur fig. *d*; *g* — divisions périclines, synchroniques dans les cellules ouvertes et dans les cellules fermées.

Au cours des télophases arrive la formation des phragmoplastes et des plaques cellulaires; l'orientation de ces dernières est perpendiculaire par rapport à la surface du sac embryonnaire (Pl. IV, 2; fig. 4 *b* dans le texte). Ensuite se forment entre tous les noyaux les phragmoplastes dits secondaires; dans le plan équatorial de ces phragmoplastes apparaissent les plaques qui constituent des prolongements

des plaques primaires, formées entre les noyaux-fils (Pl. IV, 2; fig. 4 *c* dans le texte). Les parois cellulaires, formées par des substances PAS-positives, apparaissent au cours des cytokinèses.

De telle manière se forment les cellules limitées de trois côtés par des parois cellulaires, dont l'une c'est la paroi du sac embryonnaire, les deux latérales (perpendiculaires par rapport à cette dernière) sont produites au cours du processus décrit ci-dessus (fig. 4 *d* dans le texte). Le bord interne de ces cellules est limité par la vacuole centrale.

Les divisions suivantes sont périclinales (Pl. IV, 3, 8, 9). Les cytokinèses ont le même caractère que celles dans le méristème: au cours de la télophase se forme le phragmoplaste doué dans sa région équatorial d'une plaque cellulaire. La formation du phragmoplaste et de la plaque cellulaire est centrifuge. Les plaques cellulaires atteignent les parois radiales formées plus tôt. Les parois cellulaires entourent de tous les côtés le noyau contigu à la paroi du sac embryonnaire, tandis que le noyau plus interne n'est limité par les parois que de trois côtés, la partie contiguë à la vacuole centrale reste ouverte vers l'intérieur („open cells" de Dixon, 1946; fig. 4 *f* dans le texte: pl. IV, 4, 5, 8, 9).

Dans les cellules ouvertes sur les bouts des parois radiales entre les noyaux en post-télophase il y a des structures qui ressemblent au phragmoplaste; au niveau qui correspond au prolongement des parois on trouve des granulations semblables à celles des plaques cellulaires (Pl. IV, 5; fig. 4 dans le texte, *d* et *f*). Ces structures ne sont pas visibles au cours de la division suivante (Pl. IV, 4, 8, 11). A ce moment, la longueur des parois des cellules ouvertes double la longueur qu'elles ont atteint lors de la division précédente (Pl. IV, 4 et 5). Dans les pellicules examinées du côté correspondant à la vacuole centrale, les contours des parois sont au dessous des noyaux en division (Pl. IV, 11). Les parois radiales s'allongent donc constamment vers l'intérieur.

Planche II

Iris pseudoacorus, coupes à la paraffine

Fig. 1 et 2. Graine d'une longueur de 5 mm; fragment de l'endosperme chalazal, coupes voisines de la même cellule; noyau se divise par l'amitose; entre les pôles s'étend le phragmoplaste doué de plaque cellulaire à sa région équatoriale; fix. alcool acétique, coloration hématoxyline; 600 x.

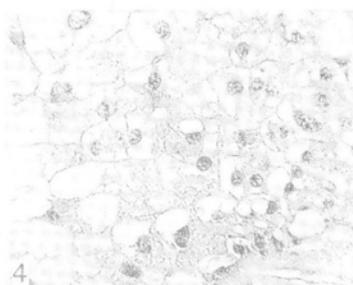
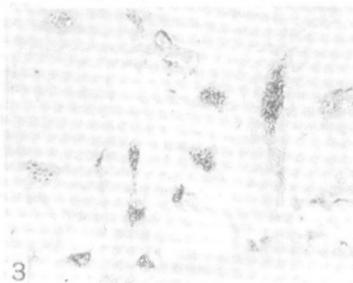
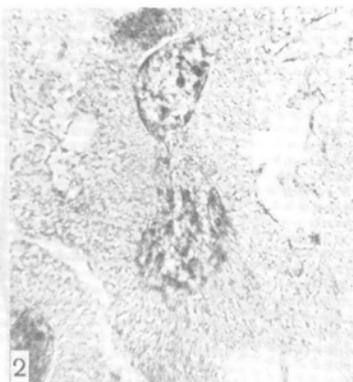
Fig. 3. Graine d'une longueur de 5 mm; endosperme chalazal; cellules longues, à l'axe perpendiculaire par rapport à la surface du sac embryonnaire; noyaux aux différentes formes et dimensions; fix. alcool acétique, coloration hématoxyline; 150 x.

Fig. 4. Graine d'une longueur de 6 mm; endosperme chalazal, aux cellules plus petites que celles sur la fig. 3; diverses phases mitotiques; cytokinèses aux phragmoplastes et plaques cellulaires; fix. alcool acétique, coloration hématoxyline; 150 x.

Fig. 5. Graine d'une longueur de 4 mm; endosperme nucléaire de la région subcentrale; tous les noyaux en télophase; absence de phragmoplastes et de plaques cellulaires; fix. glutaraldehyde, coloration hématoxyline; 800 x.

Fig. 6. Graine d'une longueur de 4 mm; endosperme nucléaire de la région subcentrale; noyaux en télophase; noyaux situés plus bas séparés par une plaque cellulaire; fixation glutaraldehyde, coloration hématoxyline; 1000 x.

Planche II



Ce processus est répété plusieurs fois. Il en résulte une assise des cellules régulièrement rangées à l'orientation anticline (Pl. IV, 6 et 10; fig. 4 g dans le texte). L'orientation péricline des divisions domine (Pl. IV, 6, 8, 9) aussi bien dans les cellules ouvertes que dans les cellules fermées. Dans toutes les deux espèces de cellules les divisions anticlines sont très rares. Toutes les cytokinèses ont le même caractère que celles dans les méristèmes.

On rencontre parfois dans la région micropylaire et centrale les cellules binucléées. Dans de telles cellules les noyaux sont liés par des structures filementeuses qui ressemblent au phragmoplaste secondaire (Pl. IV, 7). Il est bien possible qu'elles correspondent à ce dernier formé autrefois au cours des premières cytokinèses anticlines. Ces structures empêchent le fusionnement des noyaux; en effet, dans les régions centrales et micropylaires — contrairement aux régions chalazales — on ne trouve jamais de noyaux polyploïdes. La mitose dans les cellules binucléées est synchronique (Pl. IV, 7) et les plaques cellulaires séparent tous les quatre noyaux en quatre cellules alors uninucléées.

Dans les graines d'une longueur de 6 mm toutes les cytokinèses dans l'endosperme présentent le caractère méristématique. L'orientation des cloisonnements est surtout péricline. A la suite des divisions, les cellules autrefois allongées vers la vacuole centrale, deviennent maintenant aplaties. Les mitoses arrivent plus souvent dans les parties externes de l'endosperme dont les cellules sont plus petites que celles des parties internes superposées à ces dernières (Pl. III, 4; Pl. IV, 6 et 10).

2. Le gradient mitotique dans l'endosperme d'*Iris pseudoacorus*

Dans l'analyse de la répartition des figures mitotiques dans l'endosperme nous avons considéré comme l'endosperme nucléaire toutes les graines dont l'endosperme centrale et micropylaire restait encore nucléaire (fig. 2 a, b et c dans le texte).

D'après les données présentées sur le tableau 1 on peut envisager l'existence d'un gradient d'activité mitotique. Quelle que soit la longueur des graines, dans la région chalazale il y a des phases de caryocinèse plus avancées que dans les régions centrales et micropylaires, ou bien dans la région chalazale il y a des prophase, tandis que plus haut il n'y a que des noyaux en repos. Dans la région chalazale — contrairement aux autres régions de l'endosperme — peut arriver une asynchronie des divisions.

Une telle répartition des figures mitotiques a été constatée dans 14 graines sur 15; dans une graine seulement les mitoses ont été initiées dans la région centrale qui contenait les phases mitotiques plus avancées que celles dans la région micropylaire et chalazale. Il est permis donc de conclure que dans ce type d'endosperme d'*Iris pseudocorus* la vague mitotique démarre du côté chalazal.

A l'étape suivante du développement de l'endosperme on peut envisager, comme précédemment, l'initiation chalazale des mitoses (2 graines); dans une graine les mitoses ont été initiées dans la région centrale (tableau 2).

Les données présentées sur le tableau 3 indiquent que dans la plupart des graines examinées (15 sur 26) les mitoses sont initiées dans la région chalazale. Le plus

souvent il y a des mêmes phases mitotiques dans l'endosperme cellulaire et dans l'endosperme aux cellules ouvertes (12 sur 15); dans 3 graines les divisions dans l'endosperme cellulaire sont un peu plus avancées que celles dans l'endosperme contigu à la vacuole centrale. Une asynchronie des divisions dans l'endosperme cellulaire et l'endosperme aux cellules ouvertes a été constatée dans 9 graines, dont 5 ne contenaient que l'endosperme cellulaire en division, dans 4 — toutes les deux espèces d'endosperme présentaient l'activité mitotique.

L'asynchronie des divisions apparaît le plus tôt dans la région chalazale: à mesure que la graine grandisse, la synchronie des divisions disparaît.

DISCUSSION

Maheshwari (1950) note qu'on sait très peu sur l'individualisation des cellules dans l'endosperme nucléaire. En effet, jusqu'à présent la plupart des auteurs n'abordent pas cette question et se bornent à signaler à quelle étape du développement arrive la transformation de l'endosperme nucléaire en l'endosperme cellulaire.

Cette transformation est attribuée aux processus suivants:

1°. La formation des phragmoplastes et des plaques cellulaires primaires (*Fritillaria imperialis* — Dixon 1946; *Iris pseudoacorus* — Jungers 1931; *Prunus cerasifera* — Czosnowski 1965) et secondaires (*Iris pseudoacorus* — Jungers 1931).

2°. Un phénomène appelé par les auteurs anglais „cleavage” (*Ficus carica* — Condit 1932), „furling” (*Ficus carica* a Condit 1932; *Gossypium* — Gore 1932), „indentation” (*Calotropis procera* — Sabet 1931, quelques *Asclepiadaceae* —

Planche III

Endosperme subcentral chez *Iris pseudoacorus*; coupes à la paraffine

Fig. 1. Graine d'une longueur de 4,5 mm; noyaux-fils en télophase séparés par un rang de petites vacuoles; fix. glutaraldehyde, coloration hématoxyline; 1000 x.

Fig. 2. Graine d'une longueur de 4,5 mm; portions du cytoplasme aux noyaux en posttélophase séparées par des rangs de vacuoles; fix. glutaraldehyde, coloration hématoxyline; 800 x.

Fig. 3. Graine d'une longueur de 4,5 mm; portions du cytoplasme aux noyaux en interphase séparées par des rangs de vacuoles; fix. FoCa de Baker, coloration hématoxyline; 800 x.

Fig. 4. Graine d'une longueur de 5 mm; cellules uni- et binucléées pourvues de parois cellulaires; vacuoles situées contre les parois; fix. FoCa de Baker; réaction PAS, série A; 400 x.

Fig. 5. Graine d'une longueur de 5 mm; cellule à trois noyaux, tous en anaphase; direction des divisions différente; fix. alcool acétique coloration hématoxyline; 400 x.

Fig. 6. Graine d'une longueur de 5 mm; trois télophases dans la même cellule; présence des phragmoplastes et des plaques cellulaires; fix. alcool acétique, coloration hématoxyline; 400 x.

Fig. 7. Graine d'une longueur de 5 mm; gradient mitotique monte du pôle chalazal vers le pôle micropylaire; à droite métaphase polyploïde, cellules bi- et trinuéclées en divisions synchroniques; fix. alcool acétique, coloration hématoxyline; 150 x.

Planche III

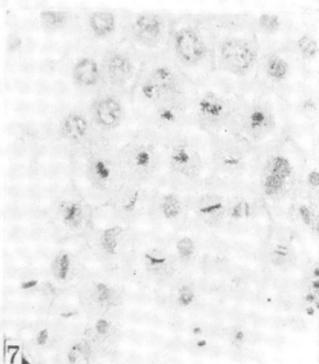
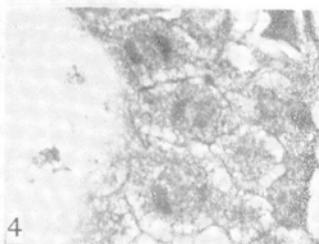
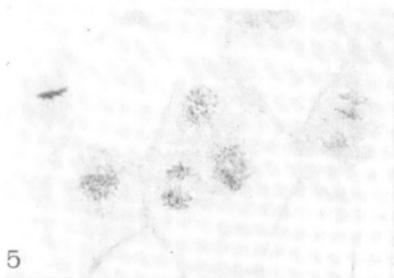
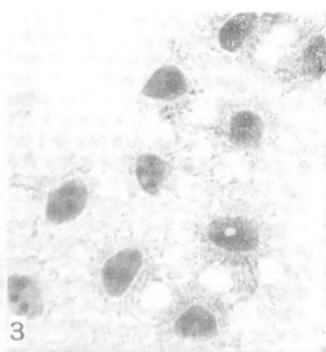
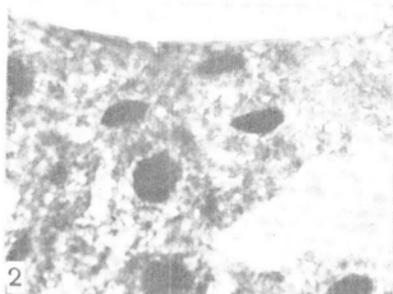


Tableau 1
Répartition des figures mitotiques dans l'endosperme nucléaire

Longueur de graine (mm)	Région de l'endosperme			Nombre de graines à l'endosperme	
	micropylaire	centrale	chalazale	en division	sans divisions
2,5	—	—	—	—	2
3,0	—	P	P	2	3
	—	—	P		
3,5	—	—	—	—	6
4,0	—	—	P	9	9
	P	M, A	P, M, A, T		
	P	M, A, T	T		
	—	P	pM		
	P	M, A, T	T		
	—	P	pM		
	P	P	P, M, A, T		
	—	P	P, M		
4,5	—	P	P	2	9
	—	—	P, M, T		
5,0	P	M, A, T	M	2	—
	—	P	P		
au total				15	29

P — prophases, pM — prométaphases, M — métaphases, A — anaphases, T — télophases

Frye 1902). L'indentation est interprétée par Maheshwari (1950) comme processus de la formation des vacuoles qui séparent ainsi les fragments du cytoplasme nucléé. Ces espèces de cytokinèse conduisent à la formation des cellules uni- ou plurinucléées, aux différentes dimensions et aux contours irréguliers (certaines *Cucurbitaceae*, par exemple — Chopra et Basu 1965).

Tous ces types de cytokinèse arrivent dans l'endosperme d'*Iris pseudoacorus* et *Iris sibirica*. Chez ces plantes chaque région de l'endosperme et chaque étape de son développement sont caractérisées par le type défini de cytokinèse.

Dans la région chalazale la cytokinèse s'accomplit par une pénétration d'un système membranaire externe (membrane cytoplasmique du sac embryonnaire) ainsi que par un développement d'un système membranaire interne (probablement à l'origine vacuolaire). Il est difficile de comparer nos observations avec les recherches

Tableau 2

Répartition des figures mitotiques dans l'endosperme après la formation des premières parois radiales dans la région micropylaire et centrale (fig. 2d dans le texte)

Longueur de graine (mm)	Région de l'endosperme			Nombre de graines à l'endosperme	
	micropylaire	centrale	chalazale	en division	sans divisions
4,5	—	T	P	2	4
	P	M, A	T		
5,0	P	P, M, A, T	T, M	1	5
au total				3	9

P — prophases, M — métaphases, A — anaphases, T — télophases

faites jusqu'à présent, mais il nous paraît possible que ces types de cytokinèse correspondent à „cleavage” et à „furlowing” des auteurs anglais. Conformément aux constatations généralement connues, ces espèces de cytokinèse ne sont pas immédiatement liées à la caryocinèse.

Un autre genre de cytokinèse c'est la vacuolisation („indentation”?) qui chez *Iris pseudoacorus* et *I. sibirica* arrive dans la région subcentrale de l'endosperme et est initiée au cours de la télophase. Un rang de petites vacuoles qui séparent les noyaux-fils s'étend ensuite pour délimiter les fragments uni- ou plurinucléés du cytoplasme. La cytokinèse par vacuolisation a été décrite chez les champignons, chez les algues, (réf. Mühlendorf 1951) et au cours de la microsporogénèse (Wóycicki 1932).

Dans tous ces cas la formation des parois cellulaires succède à la différenciation des membranes cytoplasmiques limitantes.

Dans les régions centrales et micropylaires de l'endosperme nucléaire chez *Iris pseudoacorus* et *I. sibirica* les cellules se forment de la même manière que celle décrite par Dixon (1946) chez *Fritillaria imperialis*. Jungers (1931), bien qu'il ait observé les phragmoplastes et les plaques cellulaires secondaires, ne s'est pas attaché à la localisation et au résultat de ce processus au sein de l'endosperme. Les „phragmoplastes” au bouts des parois radiales des cellules ouvertes ont été observés par Teleżyński chez *Iris* (comm. pers.) et par Czosnowski (1965) chez *Prunus cerasifera*.

Le processus de la cellularisation de l'endosperme chez *Iris pseudoacorus* et *I. sibirica* est initié dans le pôle chalazal qui contient une grande abondance de cytoplasme et de noyaux. Quant aux régions centrales et micropylaires, ne pourvues que d'une assise de noyaux immergés dans une couche mince de cytoplasme, il est en principe de même: les premières télophases suivies des cytokinèses, ainsi que les phragmoplastes et les plaques cellulaires secondaires apparaissent dans les parties situées près des régions chalazales de l'endosperme cellulaire, Cette direction de la

Tableau 3

Répartition des figures mitotiques dans l'endosperme cellulaire et dans l'endosperme contigu à la vacuole centrale (fig. 2, e dans le texte)

Longueur de graine (mm)	Région de l'endosperme cellulaire			Région de l'endosperme contigu à la vacuole centrale			Nombre de graines	
	microp.	centrale	chalaz.	microp.	centrale	chalaz.	en division	sans divisions
4,0	P	M	—	P	P	—	1	1
4,5	—	M	T	—	P	M	3	3
	—	P, M	A, T	—	P, M	A, T		
	—	—	P, M, A, T	—	—	P		
5,0	—	—	P	—	—	P	15	10
	P, M, A, T	P, M, A, T	P, M, A, T	—	—	—		
	—	P	P	P	P	P		
	M	A, T	P, M, A, T	—	—	—		
	—	P	P	—	P	P		
	—	P	P, M, A, T	—	P	M		
	T, P, M	—	P	P	P	P		
	P	P	P	P	P	P		
	P	—	—	P	—	P		
	—	—	P	—	—	P		
	P	P	P	P	P	P		
	P	P	P	P	M	P		
	—	—	P	—	—	P		
	—	—	P	—	—	P		
	—	P	P	—	P	P		
5,5	P, M, A, T	—	P, T	—	—	—	2	1
	—	P	P	—	P	P		
6,0	T	—	—	T	—	—	5	1
	P, M, A, T	P, M, A, T	—	—	—	—		
	P, M, A, T	P, M, A, T	P, M, A, T	—	—	—		
	P, M, A, T	P, M, A, T	P, M, A, T	—	P	P		
	P	—	—	P	—	—		
au total							26	16

P — prophases, M — métaphases, A — anaphases, T — télophases

cellularisation a été rapportée (réf. Masheshwari 1950; réf. Mühlfdor 1951), mais la direction inverse paraît être plus répandue (*Ficus* — Condit 1932; Foster 1943; certaines *Cucurbitaceae* — Scott 1944, Chopra et Bassu 1965; *Prunus cerasifera* — Czosnowski 1965; réf. Maheshwari, 1950 et Mühlfdor 1951). La cellularisation qui progresse des périphéries vers centre du sac embryonnaire paraît être une règle générale.

Jusqu'à présent peu d'attention attirait l'existence dans l'endosperme d'un gradient d'activité mitotique. L'initiation de la vague mitotique du côté chalazal a été constatée chez *Fritillaria imperialis* (réf. Karling, 1928/29; Dixon, 1946), à la direction inverse — chez plusieurs *Angiospermae* (réf. Karling 1928/29).

Planche IV

Endosperme central et micropylaire chez *Iris pseudoacorus* et *Iris sibirica*

Fig. 1. *Iris pseudoacorus*. Graine d'une longueur de 5 mm; coupe à la paraffine; tous les noyaux en télophase; absence de phragmoplastes et de plaques cellulaires; fix. glutaraldehyde, coloration d'après Unna; 800 x.

Fig. 2. *Iris pseudoacorus*. Graine d'une longueur de 5 mm; pellicule; en bas — formation des parois à partir des plaques cellulaires secondaires, plus haut — plaques cellulaires primaires; fix. FoCa de Baker, coloration Soudan noir B; 400 x.

Fig. 3. *Iris pseudoacorus*. Graine d'une longueur de 5 mm; coupe à la paraffine; premières divisions périclines dans les cellules ouvertes; fix. FoCa de Baker, coloration Feulgen-Fast green; agrand. env. 400 x.

Fig. 4. *Iris pseudoacorus*. Graine d'une longueur de 5,5 mm; coupe à la paraffine; cellules ouvertes, contiguës à la vacuole centrale (à gauche) en prophase; fix. alcool acétique, coloration d'après Unna; 800 x.

Fig. 5. *Iris pseudoacorus*. Graine d'une longueur de 5,5 mm; coupe à la paraffine; noyaux dans les cellules ouvertes (vacuole centrale à gauche) liés par des structures qui ressemblent au phragmoplaste doué de plaque cellulaire; noter la différence de longueur des parois radiales des cellules ouvertes entre la fig. 4 et 5; fix. alcool acétique, coloration hématoxyline; 800 x.

Fig. 6. *Iris pseudoacorus*. Graine d'une longueur de 6 mm; coupe à la paraffine; région centrale de l'endosperme cellulaire; asynchronie mitotique; la plupart des mitoses sont périclines; cellules disposées près du nucellus (en haut) sont plus petites que celles situées près de la vacuole centrale (en bas); fix. alcool acétique, coloration hématoxyline; 150 x.

Fig. 7. *Iris pseudoacorus*. Graine d'une longueur de 6 mm; coupe à la paraffine; endosperme central cellulaire, divisions asynchroniques; dans la cellule binucléée tous les deux noyaux en prophase; noyaux liés par des structures filamenteuses; fix. alcool acétique, coloration hématoxyline; 700 x.

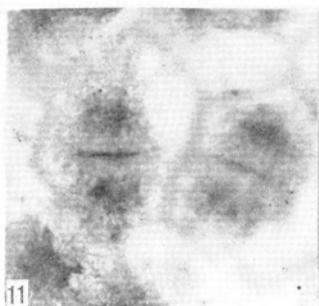
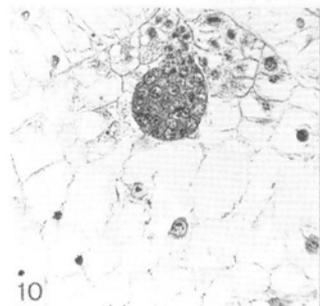
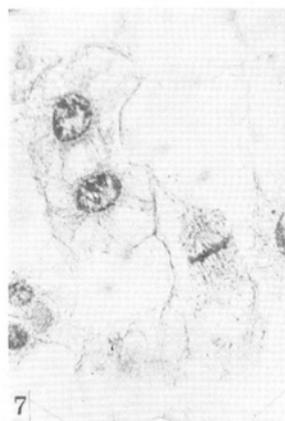
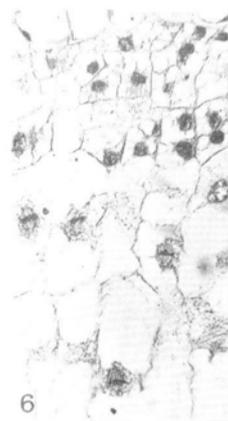
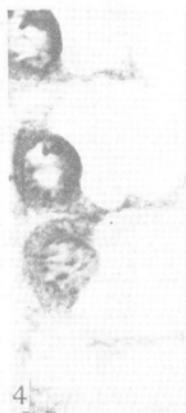
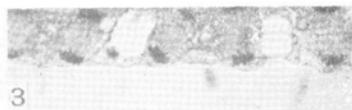
Fig. 8. *Iris pseudoacorus*. Graine d'une longueur de 6 mm; coupe à la paraffine; métaphases périclines dans les cellules contiguës à la vacuole centrale; fix. alcool acétique, coloration hématoxyline; 800 x.

Fig. 9. *Iris sibirica*. Coupe à la paraffine, télophases périclines dans les cellules contiguës à la vacuole centrale; fix. Mc Manus; coloration Soudan noir B; 800 x.

Fig. 10. *Iris pseudoacorus*. Graine d'une longueur de 6 mm; coupe à la paraffine; région micropylaire de l'endosperme; cellules situées près du nucellus sont plus petites que celles contiguës à la vacuole centrale; fix. alcool acétique, coloration hématoxyline, 150 x.

Fig. 11. *Iris sibirica*; pellicule; divisions anticlines dans les cellules contiguës à la vacuole centrale; parois cellulaires situées au-dessous des noyaux; fix. FoCa de Baker, réaction PAS, série A; 1000 x.

Planche IV



L'initiation centrale (qui ne présente qu'un cas exceptionnel chez *Iris pseudoacorus*) existe dans l'endosperme nucléaire chez *Prunus cerasifera* (Czosnowski, 1965). Tous les auteurs sont d'accord pour constater qu'après la formation des cellules, le gradient d'activité mitotique disparaît.

Les anomalies nucléaires, caractéristiques de la région chalazale chez *Iris pseudoacorus* et *I. sibirica*, sont généralement connues et maintes fois décrites dans l'endosperme chez plusieurs plantes (réf. Maheshwari 1950).

L'activité mitotique plus considérable, l'initiation chalazale de la vague mitotique ainsi que du processus de la cellularisation chez *Iris* indiquent que cette région diffère profondément des régions centrales et micropylaires. Cette question sera discutée dans la partie suivante de nos recherches sur l'endosperme d'*Iris pseudoacorus*.

RÉSUMÉ

La cellularisation de l'endosperme nucléaire chez *Iris pseudoacorus* et *Iris sibirica* arrive d'abord dans la partie la plus externe de l'endosperme chalazal. La formation des cellules ne suit pas immédiatement les caryocinèses. L'individualisation des cellules s'accomplit par un développement du système membranaire externe (invaginations ramifiées de la membrane cytoplasmique du sac embryonnaire) et par un développement d'un système membranaire interne (probablement à l'origine vacuolaire).

Dans les régions subcentrales se forme entre les noyaux-fils un rang des vacuoles qui s'étendent ensuite pour délimiter plusieurs portions du cytoplasme nucléé.

Les cellules ainsi délimitées sont uni- ou plurinucléées, aux différentes dimensions et aux contours irréguliers. La formation des parois cellulaires succède à l'individualisation des cellules.

Dans les régions centrales et micropylaires la cellularisation arrive à la suite de la formation des phragmoplastes et des plaques cellulaires primaires et secondaires anti-clines. Les parois cellulaires apparaissent au cours de la cytokinèse. Dans la première assise les cellules ainsi formées ne sont limitées que de trois côtés par les parois cellulaires, la partie interne des cellules, contiguë à la vacuole centrale, reste ouverte. Les divisions suivantes sont périclines; de telle manière se forme une structure très régulière de l'endosperme cellulaire dans ces régions.

Dans l'endosperme cellulaire les cytokinèses du type méristématique (formation des phragmoplastes et des plaques cellulaires) suivent immédiatement les divisions nucléaires.

Dans l'endosperme nucléaire et aux étapes précoces du développement de l'endosperme cellulaire il y a le gradient d'activité mitotique. La vague mitotique est initiée dans la région chalazale.

BIBLIOGRAPHIE

- Chopra R. N., Basu B., 1965, Female gametophyte and endosperm of some members of the *Cucurbitaceae*, *Phytomorphology* 15: 217—223.
- Condit I. J., 1932, The structure and development of flowers in *Ficus carica* L., *Hilgardia* 6: 443—481.
- Czosnowski E., 1965, The development of the ovule and embryo sac and early development stages of the seed of *Prunus cerasifera* Ehrh., *Bull. Soc. Amis d. Sci. et Let. de Poznań, Série D*, 6 Livr.: 37—78.
- Dixon H. H., 1946, Evidence for a mitotic hormone: observations on the mitoses of the embryo-sac of *Fritillaria imperialis*, *Scient. Proc. Roy. Dublin Soc.* 24:119—124.
- Foster L. T., 1943, Morphological and cytological studies on *Carica papaya*, *Bot. Gaz.* 105: 116—126.
- Frey-Wyssling A., López-Saéz J. F., Mühlethaler K., 1964, Formation and development of the cell plate, *J. Ultrastruct. Res.* 10:422—432.
- Frye T. C., 1902, A morphological study of certain *Asclepiadaceae*, *Bot. Gaz.* 34:389—413.
- Gabara B., 1965, Zagadnienie cytokinezy w oparciu o badania nad *Spirogyra* sp. i *Cladophora* sp., Thèse de Doctorat, Université de Łódź.
- Gabara B., 1966, Cytokineza u *Spirogyra* sp. i *Cladophora* sp., *Zeszyty Naukowe Uniw. Łódzkiego*, sous presse.
- Gore V. R., 1932, Development of the female gametophyte and embryo in cotton, *Am. J. Bot.* 19:795—807.
- Jungers V., 1931, Figures caryocinétiques et cloisonnement du protoplasme de l'endosperme d'*Iris*, *La Cellule* 40: 291—347.
- Juniper B. E., 1963, Origin of the plasmodesmata between sister cells of the root tips of barley and maize, *J. Roy. Micr. Soc.* 82:123—126.
- Karling J. S., 1928/29, Nuclear and cell division in the antheridial filaments of the *Characeae*, *Bull. Torrey Club* 55: 11—39.
- Maheshwari P., 1950, An introduction to the embryology of Angiosperms, Mc Graw — Hill Book Comp. Inc., New-York — Toronto — London.
- Matile Ph., Balz J. P., Semadeni E., Jost M., 1965, Isolation of spherosomes with lysosome characteristics from seedlings, *Z. f. Zellforsch.* 20 b: 693—698.
- Mühdorf A., 1951, *Die Zellteilung als Plasmateilung*, Springer-Verlag, Wien.
- Olszewska M. J., 1960, Recherches sur le caractère chimique de la plaque cellulaire, *Acta Soc. Bot. Pol.* 29:249—259.
- Olszewska M. J., Gabara B., 1964, Recherches cytochimiques sur la présence de certaines hydrolases au cours de la cytocinèse chez les plantes supérieures, *Protoplasma* 59: 163—179.
- Olszewska M. J., Gabara B., Kwiatkowska M., Palczewska I., 1965, Recherches cytochimiques sur la localisation de la thiamine pyrophosphatase dans les cellules végétales, *Bull. Soc. Sci. Let. de Łódź*, 15, N°5.
- Olszewska M. J., Gabara B., Stęplewski Z., 1966, Recherches cytochimiques sur la succession d'enzymes hydrolytiques, sur la présence de la thiamine pyrophosphatase et des polysaccharides au cours du développement de la plaque cellulaire, *Protoplasma* 61: 60—80.
- Pearse A. E. G., 1961, *Histochemistry theoretical and applied*, J. A. Churchill Ltd., London.
- Sabet Y. S., 1931, Development of the embryo-sac in *Calotropis procera* with special reference to endosperm formation, *Ann. Bot.* 45:503—518.
- Scott F. M., 1944, Cytology and microchemistry of nuclei in developing seeds of *Echinocystis macrocarpa*, *Bot. Gaz.* 105:329—338.
- Whaley W. G., Hilton H., Mollenhauer H. H., 1963, The Golgi apparatus and cell plate formation — a postulate, *J. Cell Biol.* 17:216—221.
- Whaley W. G., Kephart J. E., Mollenhauer H. H., 1964, The dynamics of cytoplasmic membranes during development. In: *Cellular membranes in development*, M. Locke ed., 22-nd Symposium Soc. f. the Study of Develop. a. Growth, Academic Press, New York and London.

- Wałek-Czernecka A., 1962, Mise en évidence de la phosphatase acide (monophosphoestérase II) dans les sphérosomes des cellules épidermiques des écailles bulbaires d'*Allium cepa*, Acta Soc. Bot. Pol. 31:539—542.
- Wałek-Czernecka A., 1963, Note sur la détection d'une estérase non spécifique dans les sphérosomes, Acta Soc. Bot. Pol. 32:405—408.
- Wałek-Czernecka A., 1965, Histochemical demonstration of some hydrolytic enzymes in the spherosomes of plant cells, Acta Soc. Bot. Pol. 34:573—588.
- Wóycicki Z., 1932, Nieco szczegółów z zakresu rozwoju pylników i pyłku u niektórych przedstawicieli rodzaju *Gentiana*, Acta Soc. Bot. Pol. 9:7—30.

Badania nad cytokinezą w bielmie *Iris pseudoacorus* i *Iris sibirica*

I. Cytokinezy w trakcie rozwoju bielma

Streszczenie

Tworzenie komórek w bielmie jądrowym u *Iris pseudocorus* i *I. sibirica* zaczyna się w najbardziej zewnętrznej części bielma chalazalnego. Proces ten nie jest bezpośrednią konsekwencją kariokinezy. Polega on na wniknięciu w głąb bielma wpukleń błony cytoplazmatycznej woreczka zalążkowego (rozwój systemu membranowego zewnętrznego) oraz na rozprzestrzenianiu systemu membranowego wewnętrznego (prawdopodobnie pochodzenia wakuolarnego).

W bielmie przylegającym do części chalazalnej pojawiają się w telofazie między jądrami siostrzanymi wakuole, których zasięg następnie obejmuje sąsiednie tereny bielma. Wakuole te, ułożone w rzędy, rozgradzają fragmenty cytoplazmy.

Komórki w ten sposób zindywidualizowane są jedno- lub wielojądrowe, o rozmaitej wielkości i nieregularnego kształtu. Ściany komórkowe pojawiają się po wytworzeniu błon cytoplazmatycznych granicznych.

W obszarze mikropylarnym i centralnym bielma formowanie się komórek jest bezpośrednią konsekwencją kariokinezy. Zachodzi ono poprzez pierwotne fragnoplasty i przegrody (powstające między jądrami siostrzanymi) oraz wtórne fragnoplasty i przegrody (powstające między jądrami niesiostrzanymi); przegrody te są prostopadłe do powierzchni woreczka zalążkowego. Ściany komórkowe pojawiają się w trakcie cytokinezy. W pierwszej warstwie w ten sposób wytworzonej komórki są ograniczone ścianami z trzech stron, w czwartej — przylegającej do centralnej wakuoli — są pozbawione ścian. Następne podziały są głównie peryklinalne; dzięki temu układ komórek w części mikropylarnej i centralnej bielma jest regularny. Komórki te tworzą rzędy prostopadłe do powierzchni woreczka zalążkowego.

W bielmie komórkowym cytokinezy typu merystematycznego (wytwarzanie fragnoplastu i przegrody pierwotnej) następują bezpośrednio po podziale jądra.

W bielmie jądrowym i we wczesnych stadiach rozwoju bielma komórkowego występuje gradient aktywności mitotycznej. Fala mitoz jest zapoczątkowana w części chalazalnej.