

Nieco szczegółów z zakresu rozwoju pylników i pyłku u niektórych przedstawicieli rodzaju *Gentiana*.

II. *Gentiana Fetisowi* Rgl. et Winkler.

Quelques détails du développement des anthères et du pollen chez certains représentants du genre *Gentiana*. II. *Gentiana Fetisowi* Rgl. et Winkler.

napisał

Z. WÓYCICKI.

(wplynęło 21. X. 1932).

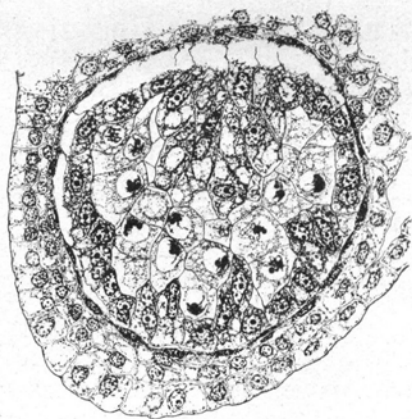
Materiał tej syberyjskiej *Goryczki* pochodził z Krakowskiego Ogrodu Botanicznego, któremu na tem miejscu składam zań należne podziękowanie. Utrwalenie i barwienie było takie same, jak przy przygotowaniu preparatów z *Gentiana asclepiadea* L.

Archespor u *Gentiana Fetisowi* na poprzecznych przekrojach pylników ma — podobnie, jak i *G. asclepiadea* — charakter półksiężycowatego kompleksu komórek, przerywanego miejscami przez mostki, biegnące od placentoidu ku zewnętrznej warstwie wyścielającej. W okresie, w którym komórki archesporowe znajdują się w fazie synapsis (Ryc. 1), komórki wyścielające ścianę pylnika¹⁾ stanowią jeden pokład elementów słabo lub też wcale jeszcze nie zwakuolizowanych, w przeciwieństwie do elementów placentoidowych o wiele większych i zaopatrzonych zwykle w 2 typowe (Thomson, 1931) wakuole, położone na szczycie i u pod-

¹⁾ A więc „tapis externe” francuzów.

stawy komórek. Kiedy u *G. asclepiadea* w tym mniej więcej momencie rozwoju pylnika komórki wyściełające rozporządzają zawsze jednym tylko jądrem, u *G. Fetisowi* spotykamy ich często 2 (Ryc. 1). Liczba dużych jąder nigdy nie przekracza 2; zwykle zaś mamy tylko jedno duże i kilka drobniejszych, z trudem dających się wyróżnić od składowych elementów właściwego szkieletu karjotynowego.

Co do ściany pylnika, to na stronie przeciwległej placentoidowi składa się ona z 4 pokładów: skórki, 2-ch warstw podskórnych i jednego pokładu tranzytorycznego, na którym opierają się komórki wyściełające (Ryc. 1, 2, 3).



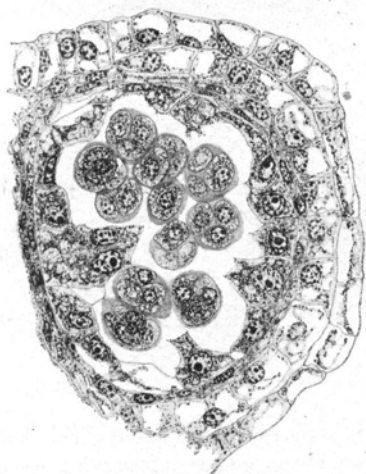
Ryc. 1. Poprzeczny przekrój przez jedną z komór pylnika *G. Fetisowi* w okresie synapsis w jądrach archesporu. $\times 500$
(w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

W pobliżu placentoidu liczba warstw ściany zmniejsza się do 3. Dwie warstwy pokładu podskórnego powstają w okresie spoczynkowym jąder m. k. p; ale i w okresie synapsis spotykają się jeszcze podziały pierwotnych komórek podskórnych, prowadzące do zwiększenia liczby warstw ściany pylnika. Z biegiem czasu warstwa wewnętrzna pokładu podskórnego ulega spłaszczeniu, stając się podobną do pokładu tranzytorycznego nie tylko z pokroju swych komórek, ale i charakteru plazmy i jąder. Rzecz godną uwagi stanowi łatwość odrywania się skórki od pozostałych tkanek pylnika w okolicy łącznika. Na materjale utrwalonym¹⁾ stanowi

1) Zupelnie analogicznie zachowuje się skórka w tej okolicy na materjale przechowywanym w 79% alkoholu lub 4% formalinie.

to regułę tak, że mamy tu do czynienia jakoby z 2 wielkimi przestworami, ciągnącymi się wzdłuż łącznika. W obrębie stomjum na przekrojach poprzecznych pylnika spoczywa grupa wysokich komórek o wachlarzowym ułożeniu.

Jeśli przebieg rozwoju pylników i pyłku odbywa się normalnie, to w trakcie podziału m. k. p. na diady i dalej na tetrady sprawy te rozgrywają się podobnie, jak to się dzieje u *G. asclepiadea*. Tetrady otoczone oponami kallozowymi pierwszego i drugiego okresu twórczego spoczywają w głębi komory w osoczku, wydzielonym przez obłonione jeszcze komórki wyściełające (Ryc. 2).



Ryc. 2. Przekrój poprzeczny przez komorę pylnika *G. Fetisowi* w okresie tetrad uwolnionych z terytorjum m. k. p. $\times \pm 500$ (w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{3}$).

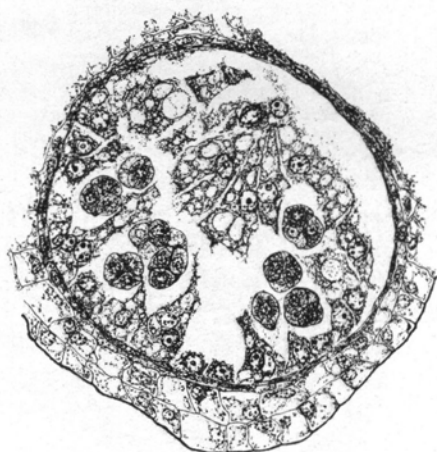
Jednocześnie z zanikiem rzeczonych opon następuje zanik błon komórek wyściełających (lub vice versa ¹⁾), których protoplasty przenikają w głąb komory bądź w postaci jednostek odrębnych (Ryc. 3), jak to się dzieje u *Gentiana carpathica* ²⁾, bądź też w postaci drobnych symplastów (Ryc. 3). Peryplazmodjum u *Gentiana Fetisowi*, podobnie jak i u *G. asclepiadea*, powstaje, jak to widać z ryciny 3-ej, zarówno kosztem komórek wyściełających zewnętrznych, jak i tych, które w postaci wachlarza spoczywają na placen-

¹⁾ Rzeczą jest prawie pewną, że tem szybciej giną opony, czem wcześniej tracą swe błony komórki wyściełające.

²⁾ K. S c h n a r f, 1923.

toidzie (Ryc. 3). Przenika ono powoli w postaci strumyków na terytorjum tetrad, które ciągle jeszcze trzymają się czwórkami dzięki kallozowej wydzielinie, tkwiącej dość długo jeszcze na pograniczu gonów.

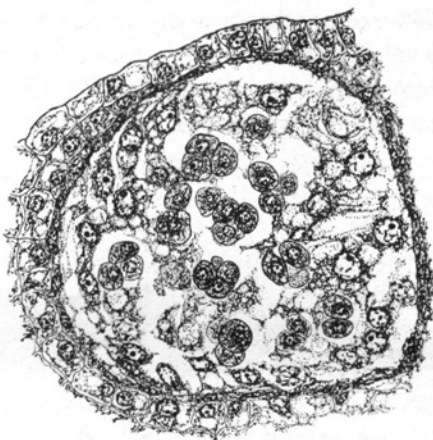
Plazma elementów tapetum jest silnie zwakuolizowana a jądra nieco powiększone w stosunku do jąder z okresu poprzedniego. Ściana pylnika posiada 2 pokłady zewnętrzne, złożone z elementów wysokich i 2 pokłady wewnętrzne, złożone z komórek mocno spłaszczonych.



Ryc. 3. Przekrój poprzeczny przez komorę pylnika *G. Fetisowi*, w okresie uwalniania się gonów i tworzenia peryplazmodjum
 $\times \pm 500$ (w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

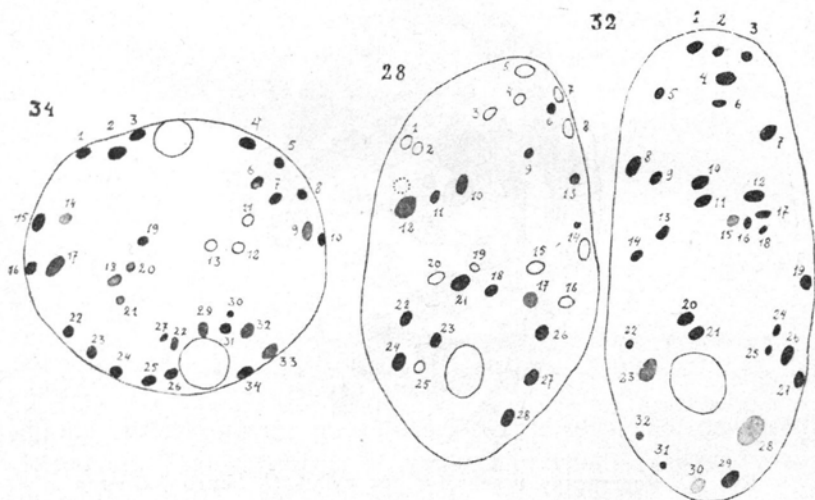
W dalszym biegu rzeczy ośluznia zajmuje całe światło komory, wypełniając przerwy bądź pomiędzy tetradami jeszcze spononemi, bądź też pomiędzy wolnymi ziarnami pyłku (Ryc. 4). W okresie rzezonym plazma peryplazmodjum u *G. Fetisowi* ma zwykły piankowy charakter i zawiera liczne jądra (Ryc. 4), których rozmiary są o wiele większe od rozmiarów jąder z momentu poprzedniego; częściowo pochodzi to skutkiem kopulacji jąder poszczególnych protoplastów, wchodzących w skład symplastu.

Jądra niekopulujące peryplazmodjum (o zarysach kulistych, owalnych lub, co się rzadziej zdarza, nieregularnych) posiadają jedno lub dwa duże jąderka i liczne mniejsze lub większe o wyraźnych konturach ziarna karjotyny, połączone delikatnymi, lecz wyraźnymi mostkami. Wielkość takich jąder waha się w granicach



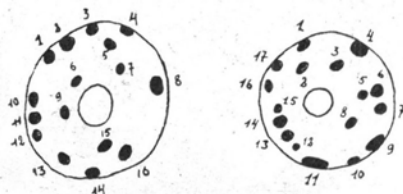
Ryc. 4. Przekrój poprzeczny przez komorę pylnika *G. Fetisowi* w okresie pełnego rozwoju peryplazmodjum. Gony częściowo wolne, częściowo jeszcze w postaci spojonych tetrad. $\times \pm 500$ (w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

160—190 μ , zbliżając się pod tym względem do wielkości całych ziarn pyłkowych (252—256 μ), których jądra mają od 42—64 μ . Liczba bryłek karjotyiny (Ryc. 5) na terenie jąder plazmodjalnych wynosi 32 (od 28 wyraźnych do 34), podczas kiedy w jądrach ziarn pyłkowych waha się w granicach od 16—18.



Ryc. 5. Schemat rozkładu bryłek karjotyiny w jądrach peryplazmodjum u *G. Fetisowi*.

Przemawiałoby to za tem, że ziarna rzeczzone stanowią chromocentry o charakterze prochromozomów, liczba zaś ich świadczyłaby o tem, że u *G. Fetisowi* inamy do czynienia z gatunkiem o garniturze chromozomów, zgadzającym się lub zbliżonym pod względem liczbowym do garnituru *G. asclepiadea*.



Ryc. 6. Szemat rozkładu bryłek karjotyny w jądrach gonów pozostających jeszcze w zespołach tetradowych.

W komorach, w których jednojądrowe ziarna pyłkowe już wykształciły swe błony, widać jeszcze wyraźnie resztki oślużni w postaci ziarnistych wysepek lub strumieni ze śladami wakuol (Ryc. 7). W peryplazmodjum takim tkwią mocno zdeformowane jądra, które skurczyły się, wyzbyły się bryłek karjotyny i przeobraziły treść swą w ziarnistą masę z tkwiącemi w niej jednym lub dwoma jąderkami znacznie mniejszemi niż poprzednio (Ryc. 7).

Jądra w ziarnach pyłkowych przeważnie zachowały swą daw-



Ryc. 7. Poprzeczny przekrój przez pylnik *G. Fetisowi*. Ziarna pyłkowe jednojądrowe z wykształconemi oponami tkwią w resztkach peryplazmodjum. $\times +500$ (w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

niejszą strukturę z charakterystycznymi co do liczby, postaci i ułożenia bryłkami karjotyny, w wielu z nich wszakże liczba bryłek znacznie się zmniejszyła, a natomiast na terenie plazmy wystąpił szereg ziarn różnej formy i wielkości, co przypomina nam zjawiska „des Austretens von Chromatinkörnern... aus dem Kern“ u *Prit-hardia filamentosa*, obserwowane w swoim czasie przez Ně m e c a (1910) ¹⁾. Czasami ziarna te tworzą wprost wianek wokół jądra.

W niektórych komorach zanik jąder ośluzni ma nieco inny charakter. Jądra nie kurczą się tak, jak się to dzieje w powyżej opisanych wypadkach, lecz przeciwnie — nabrzmiwiają i jakby rozpływają się w plazmie. Granice ich stają się mętne, natomiast ziarnista treść, pospajana, subtelnymi mostkami, występuje niezwykle wyraźnie; zajmuje ona zwykle centralne okolice terenu jądrowego. Wreszcie zarówno w pierwszym jak i w drugim wypadku na terenie wyrodniejącego peryplazmodjum uwydatniają się tylko jąderka rzeczonych jąder.

W ścianie pylnika odznaczają się wówczas tylko trzy pokłady: skórka, warstwa podskórna i jej pochodna, natomiast z warstwy, na której opierały się komórki wyściełające już niema ani śladu (Ryc. 7). Przegroda komorowa na szczycie swym posiada kompleks komórek, podpierających wypukłone stomjum, a różniących się tem od innych, że wymiary ich są większe i ściany nieco grubsze. Czasami kompleks ten ulega przed zdeorganizowaniem prze-



Ryc. 8. Optyczny przekrój jednojądrowego ziarna pyłkowego prostopadły do rynienek w błonie). $\times \pm 2650$.

grody wielokrotnym podziałem, równoległym do powierzchni stomjum. Taki stan rzeczy w pylnikach przypada na okres synapsis w pramacierzystej komórce woreczka załążkowego.

¹⁾ B. Ně m e c, p. 522 ryc. 46, tabl. II.

Całkowity zanik peryplazmodjum poprzedza faza przeobrażenia pasm plazmy w szkliste prawie bezstrukturalne masy (barwiące się intensywnie hematoksyliną), w których — jak już zaznaczyłem wyżej — wyraźne są jedynie drobne jąderka. Dzieje się to w pylnikach wówczas, kiedy zaczyna się rozrastać macierzysta komórka woreczka zalążkowego, niszcząc widoczne jeszcze pozostałe 3 megaspori. Co do ziarn pyłkowych to tylko część z nich ma charakter normalny, to znaczy ujawnia istnienie protoplastu bądź w okresie wielkiej wakuoli, bądź też już po jej zaniku (Ryc. 8).

W obu razach w dużym jądrze wyraźnie zaznaczają się bryłki karjotynowe (których liczbę teraz znacznie trudniej, niż poprzednio określić) i ziarniste strumyczki, łączące je z sobą.

Około 5% ziarn natomiast są płonne; nie ujawniają one wcale treści, rynienki są w nich o wiele głębsze a samo ziarno posiada wymiary nieco mniejsze.

Jednakże powyżej opisany cykl rozwoju ziarn pyłkowych, peryplazmodjum i worka pylnikowego bynajmniej nie jest wyłącznym. Albowiem u *Gentiana Fetisowi* spotykamy się na każdym prawie kroku z zaburzeniami, które dotyczą zarówno archesporu, jak i komórek wyścielających.

Jedną z bardzo często spotykanych postaci niezwyklego zachowania się tapetum stanowi swoiste wykształcenie się wachlarza placentoidowego. Zamiast paru warstw komórek rozwija się tu na całej długości placentoidu, podobnie jak się to dzieje u *Nicotiana* (W ó y c i c k i, 1918) lub innych przedstawicieli *Solanaceae* (M a s c r é, 1921), jeden pokład komórek długich, wąskich u podstawy, szerokich zaś na szczycie. Komórki te wbrew temu, co widzieliśmy poprzednio w tym okresie rozwoju pylnika, nie ujawniają dużych wakuol. Plazma ma w nich charakter gęstej siateczki i zawiera mnóstwo drobnych, bardzo intensywnie wybarwionych hematoksyliną, ziarenek lub pałeczek, przypominających chondrjom u *Datura arborea* w okresie ostatecznej jego degeneracji (M a s c r é, 1921, p. 30 i 86, fig. 36). Wielkie jądra, zajmujące więcej niż $\frac{1}{3}$ a miejscami całą długość komórek, posiadają duże jąderka w liczbie pojedynczej lub podwójnej (zrzadka spotykają się jądra z 3 jąderkami) i zrąb karjotynowy delikatny z bryłkami czasami zebranymi wyłącznie tuż pod powierzchnią jądra. Ten stan rzeczy ogromnie przypomina ryc. 36 T i s c h l e r a z roku 1906, która ilustruje „Austritt von Chromatin — partikelchen aus dem Kern ins Plasma“¹⁾ i niewątpliwie stanowi jeden

¹⁾ G. T i s c h l e r, l. c., p. 578.

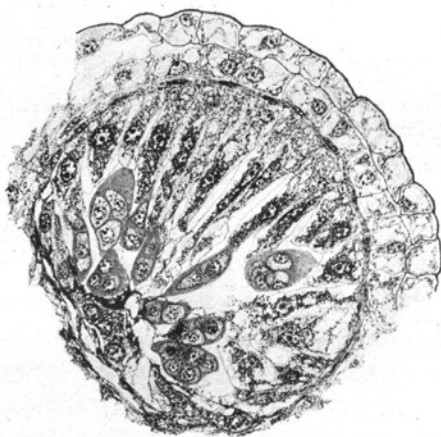
z momentów chromatolizy. Niektóre z komórek, położonych na placentoidzie, posiadają po 2 jądra, a w postaci wyjątkowej — trzy lub nawet cztery. Komórki wyściełające, leżące po przeciwnej stronie komory, są wykształcone dość różnie. Jedne bujają bardzo intensywnie i, kierując się ku komórkom wachlarza placentoidowego, dosięgają ich szczytów; inne pozostają bądź przy-
 płaszczonemi, bądź też tworzą rodzaj niskich stożków. Pierwsze z nich zawierają czasami (podobnie jak elementy tapetum placentoidowego) po 2 jądra, drugie zawsze mają tylko jedno. Struktura zarówno plazmy, jak jąder jest zupełnie taka sama, jak i w komórkach wyściełających placentoid. Wszystkie bez wyjątku komórki wyściełające są obłonione i zieleń jasna doskonale błony te ujawnia. Tetrydy swobodnie leżące w osoczu komory posiadają należycie wykształcone opony kallozowe. Układ i struktura gonów jest zupełnie normalna a budowa ich jąder całkowicie odpowiada temu, co powyżej podałem; żadnych oznak zwyrodnienia chwilowo nie widać.

* * *

Również często występuje anormalny rozwój pylnika w postaci zaniku warstwy wyściełającej na placentoidzie. Z tak charakterystycznego wachlarza komórek pozostaje tylko nikły ślad, natomiast niezwykle silnie poczynają bujać komórki warstwy wyściełającej zewnętrznej. Przybierają one postać stożków, sięgających swoim szczytem przeciwległej strony komory (Ryc. 9), gdzie spoczywają tetrydy przeważnie jeszcze otoczone błonami macierzystych komórek. Plazma takich stożkowatych dermatoplastów¹⁾ jest siateczkowo - kłaczkowata, przytem ujawnia ona liczne bardzo ziarna gęsto i prawie równomiernie rozsiane na ca-

1) W. P f e f f e r, 1897, p. 51. Korzystam ze sposobności, aby wyrazić koleżeńskie podziękowanie prof. K ü s t e r o w i za łaskawe listowne wyjaśnienie właściwego znaczenia terminu, użytego przezeń w pracy z roku 1927 dla określenia i t a k i c h n a g i c h p r o t o p l a s t ó w. Sądziłem (p. odnośnik 1 str. 12 w pracy mojej z r. 1931), że — z uwagi na zjawiska „Erstarrung des Protoplasmas”, a przedewszystkiem na procesy związane z tworzeniem się t. zw. „Haptogenmembran” — rzeczony autor wyczuł potrzebę nowego określenia i użył terminu „Dermatoplast” sensu novo, mając na względzie dermatoplazmę W i e s n e r a (1886). Z uprzejmego wszakże zastrzeżenia p. kolegi K ü s t e r a wynika, że autor użył rzeczonego terminu (i używa go nadal; vide „Pathologie der Pflanzenzelle”, 1929) sensu stricto P f e f f e r (Pflanzenphysiologie, 1897, p. 51).

łem terytorjum cytoplazmy. Typowych, dużych wakuol u szczytu i u podstawy komórek niema; miejscami natomiast występują grupy drobnych wakuolek, położonych najczęściej w dolnych częściach protoplastu (Ryc. 9). Jądro komórek wyściełających bądź ma jeszcze zupełnie normalny charakter, bądź też nosi cechy hiperchromatyzacji (Ryc. 9).



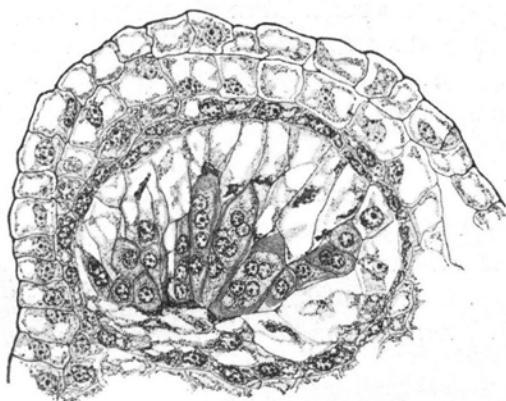
Ryc. 9. Poprzeczny przekrój przez komorę pylnika *G. Fetisowi*. Zanik wachlarza placentoidowego i bujanie komórek, wyściełających zewnętrzną ścianę pylnika. $\times \frac{+}{-} 550$ (w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

W obrębie placentoidu stosunki są dość powikłane. Po zaniku wachlarza tapetum rozrastają się energicznie komórki warstwy przejściowej i, nabierając charakteru komórek wyściełających, świadczą o żywotności rzeczonych elementów. Powstają w ten sposób poduszeczki (Ryc. 9), zbudowane z dużych komórek o wielkich hiperchromatyzowanych jądrach, przykryte czepcem z resztek dawniejszych elementów. Pozostałe terytorjum komory zajmują tetrazy osłonięte kallozowemi powłokami (Ryc. 9). Stosunki przestrzenne ich częściowo odpowiadają typowi *g i h T a m m e s a* (1930), częściowo zaś typowi *f* rzeczzonego autora, świadcząc, że obie formy układu tworzyły się przy równoczesnym (simultan) podziale gonów. W formie wyjątków spotykają się wszakże i układy o typie kolejnym (succedan) tej mianowicie formy, którą *T a m m e s* podaje na ryc. c (cross-wise).

Protoplasty tetrad [p. tetrada górna na ryc. 9] zawierają w swej zarodki liczne, rozproszone, bliżej nieokreślone ziarna; jądra gonów posiadają budowę zupełnie normalną i wykazują od 16 do 18 bryłek karjotynowych.

* * *

W wielu komorach wszakże poza dezorganizacją wachlarza komórek wyścielających w obrębie placentoidu występuje również dezorganizacja komórek pozostałej części tapetum. W najprostszym wypadku tego rodzaju bujające komórki wyścielające ulegają zwyrodnieniu wakuolizacyjnemu plazmy („Vakuolige Degeneration“, K ü s t e r, 1929)¹⁾. Ponadto występuje tu jeszcze b. często zubożenie cytoplazmy protoplastu („Abmagerung des Protoplasmaleibes“, K ü s t e r, 1929)²⁾, podobne do tego, które obserwował w swoim czasie H a b e r l a n d t (1902) w komórkach hodowanych na sztucznych podłożach. Jądra wyrodniających w



Ryc. 10. Poprzeczny przekrój przez komorę pylnika *G. Fetisowi* w okresie degeneracji całej warstwy wyścielającej. Komórki, tapetum wykazują zubożenie plazmy (Abmagerung des Protoplasmaleibes) i nadmierną jej wakuolizację (Vakuolige Degeneration) w połączeniu z pyknozą jąder. $\times \pm 500$ (w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{3}$).

ten sposób protoplastów wykazują wszystkie typowe cechy pyknozy (Ryc. 10). Na uwagę zasługuje fakt, że w tego rodzaju pylnikach ściana komory staje się teraz 4 warstwową; dzieje się to na

¹⁾ L. c., p. 143.

²⁾ L. c., p. 148.

skutek dzielenia się bądź komórek podskórnych, bądź też elementów pokładu przejściowego, uwolnionych z pod korelacyjnego wpływu zamierającej tkanki i pobudzanych do podziału przypuszczalnie przez tworzące się nekrohormony.

Czasami zwyrodnienie jąder odbywa się inaczej. Mianowicie jądra stają się olbrzymiami, wypełniają miejscami wprost całą komórkę; wewnątrz ich jest zupełnie wolne od karjotyny, która w postaci rozproszonych drobnych ziarn rozmieszczona zostaje wyłącznie na obwodzie jąder. Jąderka również tracą na wielkości. Słowem charakter jąder takich, wielce przypomina jądra biegunowe w woreczku zalążkowym u *Haemanthus* w okresie poprzedzającym zjawiska ich pączkowania ¹⁾).

Na terenie tkanki archesporowej panują zarówno w jednym, jak i w drugim wypadku stosunki wysoce anormalne. Niektóre z m. k. p. wykazują w jądrach takie same stosunki, jakie opisałem tylko co w komórkach wyściełających; inne znajdują się w fazie diad, część zaś już wydała jądra tetradowe. Wszystkie te protoplasty wykazują słabą tendencję do tworzenia opon kallozowych, a układ jąder jest w nich często dowolny (Ryc. 10) i przypomina stosunki, panujące w m. k. p. u *Cyperaceae* (H e i l b o r n, 1918) po drugim podziale.

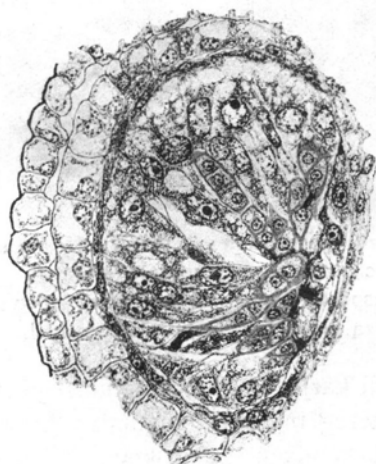
Wspólną cechą anormalnie rozwijających się komór pylnikowych, opisanych wyżej, stanowi z a n i k s y n c h r o n i z m u w trakcie kształtowania się ziarn pyłkowych. Spotykamy tu obok siebie m. k. p. w fazie skurczu, protoplasty o 4 jądrach w okresie wytwarzania wtórnych wrzecion i gotowe tetrazy w oponach kallozowych.

* * *

Ten sam brak synchronizmu w obrębie archesporu widzimy i na ryc. 11. Komórki wyściełające ścianę pylnika proliferują w głąb komory w kierunku placentoidu, pozbawionego właściwego mu wachlarza. Bujające elementy posiadają tu ogromne jądra w liczbie pojedynczej lub podwójnej, a nawet poczwórnej (w górze ryc. 11); część z nich jest hiperchromatyzowana, część natomiast, szczególnie ta, która znajduje się w okolicy tworzącego się peryplazmodjum, wykazuje już cechy wyraźnej karjoreksji.

¹⁾ Z. W ó y c i c k i, Acta Soc. Bot. Pol., v. VIII, 1931.

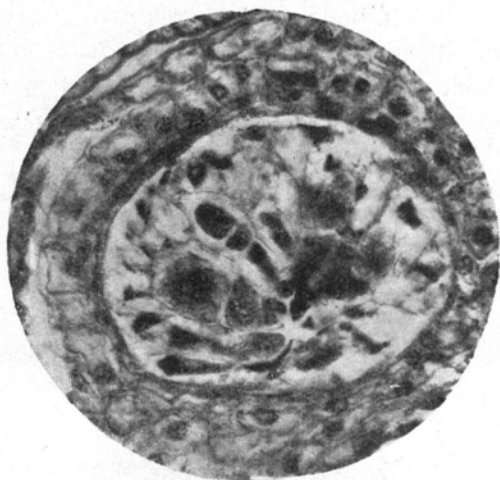
Na terenie archesporu spoczywa szereg pasm komórkowych, złożonych bądź z dwóch, bądź z 4 komórek pootaczanych kallozowymi powłokami. Ściana pylnika składa się z 3—4 pokładów komórek. Na stronie placentoidu (pod zwyrodniałym wachlarzem tapet) spoczywa poduszczonek (Ryc. 11) złożony z wielkich komórek o hiperchromatyzowanych jądrach; pochodzi ona z rozrostu



Ryc. 11. Poprzeczny przekrój przez pylnik *G. Fetisowi* z wybujałym rozwojem komórek wyścielejających ścianę. Częściowo protoplasty tapetum (dół ryciny) tworzą peryplazmodjum.
 $\times \pm 550$ (w reprodukcji zmniejszona do $\frac{1}{2}$).

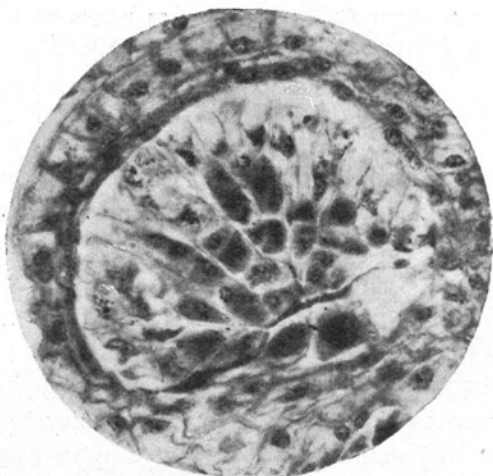
W wypadkach, w których, jak na ryc. 10, następuje przedwczesne zwyrodnienie wszechstronne tapetum, protoplasty komórek archesporu kurczą się przeważnie nie wydzielając opon kallozowych, lub też (jak już wspomniałem wyżej dla innego wypadku) i skurczu nie wykazują i błon kallozowych nie ujawniają (Ryc. 12). W takim razie teren archesporu w okresie podziałów allotypowych otoczony jest jedynie przez wyraźny pas warstwy przejściowej; w obłonionych bowiem komórkach wyścielejających bądź wcale już nie znać plazmy, bądź też istnieją tylko resztki, przechowujące bryły jąder piknotycznych.

Płazma komórek archesporowych ma tutaj swoistą strukturę. Jest ona siatkowo - nitkowata, co ze szczególną wyrazistością występuje na brzegach dużych nieskurczonych protoplastów. Jądra diadowe (połączone miejscami wrzecionami) rozporządzają od



Ryc. 12. Przekrój przez komorę pylnika *G. Fetisowi*, w której nastąpiła wszechstronna degeneracja warstwy wyściełającej. Komórki archesporowe, nie wytworzywszy opon kallozowych, przechodzą okres podziałów allotypowych. $\times 350$.

12 do 16 wyraźnymi karjozomami; natomiast jądra tetradowe wykazują już tylko szereg bryłek nieregularnych lub wstęg, położonych w pobliżu błony. Tam, gdzie komórki wyściełające uległy całkowitej atrofji, i diady ew. tetrazy są także wysoce zdegenero-

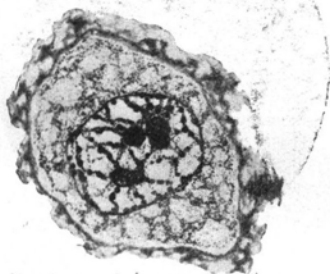


Ryc. 13. Przekrój poprzeczny przez komorę pylnika *G. Fetisowi*, w której na placentoidzie, pod pasmem zwyrodniałych komórek wyściełających, wykształciła się poduszczyka złożona z olbrzymich komórek pokładu przejściowego. $\times 350$.

wane; w ich kłaczkowatej plazmie tkwią bryłki piknotycznych jąder zabarwione jednolicie i połączone miejscami śladami wrzecion. Dodać należy, że przy pełnym zaniku warstwy wyściełającej pochodzącej na placentoidzie nadmiernie wyrastać bądź poszczególne komórki pokładu przejściowego (Ryc. 13), bądź całe ich grupy; w proliferacji takiej przyjmują nawet udział i głębsze pokłady przegrody komorowej.

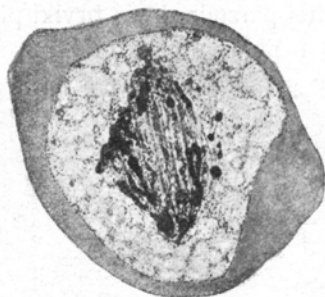
* * *

W niektórych komorach o zwyrodniałej warstwie wyściełającej spotykają się od czasu do czasu na terenie archesporu elementy mocno zapóźnione w rozwoju i w różnym stopniu schorzone. A więc w komorach z wolnemi lub uwalniającemi się gonami wśród zeszkłonej i barwiącej się silnie (na skutek chromatolizy jąder) plazmy syncytjum, występują macierzyste komórki pyłku z jądrami bądź w okresie profazy, bądź też meta- i anafazy. Gonotokont taki (Ryc. 14) wyzbywa się swej opony kallozowej wraz z innymi tetradami i tylko resztki tej osłony widać jeszcze na obrzeżu m. k. p. (Ryc. 14). Olbrzymie jądro rozporządza kilkoma jąderkami i gruboziarnistymi sznurami karjotyny. Wewnętrzna powierzchnia jądra również jest usiana dużymi ziarnami karjotyny; wszystko to razem wzięte świadczy o karjoreksowem jego zwyrodnieniu.



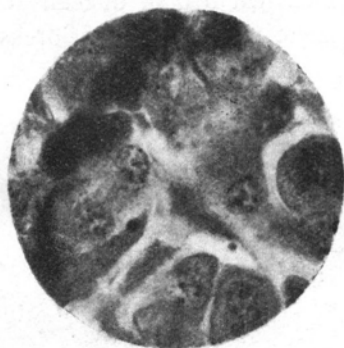
Ryc. 14. Gonotokont zaskoczony karjoreksją jądra w momencie profazy. M. k. p. pochodzi z komory, w której ogół gonotokontów wydał już gony wolne zupełnie lub uwalniające się z opon kallozowych. $\times \pm 820$.

Charakter anomalji anafazowych ilustruje ryc. 15, pochodząca z komory, w której bujające i pozbawione błon komórki wyściełające zaczynają tworzyć osłuznię. Chromozomy ulegają zbrzyłowaceni i zlepianiu, przypominającemu podobne zjawiska, obserwowane np. przez T i s c h l e r a (1908, fig. 90) u *Syringa chinensis*.



Ryc. 15. Gonotokont zaskoczony zwyrodnieniem w okresie anafazy. Rozpad na bryłki i zlepianie się anafazowych chromosomów. Opona kallozowa nietknięta tak samo, jak i w wypełniających tę komorę tetradach. $\times \pm 820$.

Z innych wreszcie zaburzeń, z którymi spotykamy się w komorach pylników *Gentiana Fetisowi* zasługują na podkreślenie zjawiska cytolizy, przypominające przebiegiem swym tego rodzaju objawy u mieszańców *Tytoniu* ¹⁾ lub u *Oenothera lata* ²⁾. W komorach takich, w strefie zewnętrznej, pomiędzy bujającymi bezbłonnymi komórkami wyściełającymi, tworzącymi w tym wypadku



Ryc. 16. Wycinek z komory pylnika. *G. Fetisowi*, w której część tetrad już uwolniła się z opon kallozowych, część zaś czterojądrowych protoplastów przed cytokinezą ulega cytolizie. $\times \pm 800$.

bardzo charakterystyczne „amöboide tapetum“ *S c h n a r f a* ³⁾, tkwią tetrad, uwalniające się z opon kallozowych; w strefie na-

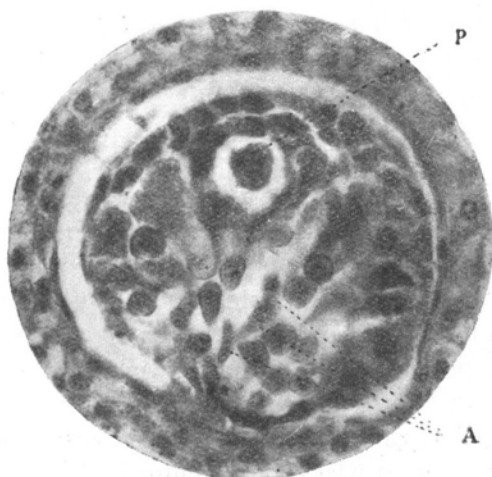
1) Z. W ó y c i c k i, 1916.

2) Fr. O e h l k e r s, 1927, l. c., p. 280, Fig. 15.

3) K. S c h n a r f, 1923, Fig. 5.

tomiast placentoidowej występują resztki protoplastów, zawierających jądra tetradowe, połączone wrzecionami (Ryc. 16).

Taka sama cytoliza spotyka i te elementy tetrad, które — w trakcie rozpuszczania się opon kallozowych — nie wytworzyły jeszcze ponad plazmodermą właściwej błony ziarna pyłkowego. Brzeg takich gonów zupełnie przypomina stosunki panujące w trakcie cytolizy u *Larix* 1); jest on postrzępiony (Ryc. 17 P) i miejscami bezpośrednio zaatakowany przez ameboidowe wypustki protoplastów komórek wyściełających, które, bujając intensywnie, zachowują w tej strefie wciąż jeszcze wyraźną swą odrębność.



Ryc. 17. Cytoliza nieoblionionych (pozbawionych exiny) tetrad atakowanych przez ameboidowe tapetum w komorze pylnika *G. Fetisowi*. $\times 350$.

Przeciwny brzeg tejże komory, to znaczy okolice zdegenerowanego wachlarza tapetum, zajmują młode, drobne, maczugowate ziarna pyłkowe i schorzałe 4-o energidalne gonotokonty z resztkami wrzecion gonowych (Ryc. 17A). Anomalje, opisane powyżej, występują w różnych pylnikach jednego i tego samego kwiatu, przyczem najczęściej tak się zdarza, że w 2 lub 3 pylnikach rozwój odbywa się normalnie lub prawie normalnie, podczas gdy w pozostałych trafiamy na rzezczone zбочzenia rozwojowe.

* * *

1) Z. W ó y c i c k i, 1931, ryc. 1 i 2 tabl. 1.

Na zakończenie winienem dodać, że w okresie, w którym kształtują się w komorach pylnikowych (zawierających jeszcze resztki peryplazmodjum) jednojądrowe ziarna pyłkowe, w zalążkach — zlekka dopiero skrzywionych — macierzysta komórka woreczka zalążkowego zaledwie że przygotowuje się do podziałów allotypowych; jądro jej znajduje się w fazie synizezy lub nawet wcześniejszej.

Macierzystą komórkę woreczka zalążkowego przykrywa wówczas, podobnie jak u *Gentiana carpatica* ¹⁾ lub *Exacum affine*, skórka, złożona z długich płaskich elementów. Pojedyncza okrywa nie sięga jeszcze szczytu zalążka i rozwija się, zgodnie z obserwacjami *Stolta* nad *Exacum i Erythraea* „auf der äusseren Seite früher... und kräftiger als auf der inneren“ ²⁾. Ośrodek przeto wystaje ponad okrywę, ujawniając czasami (jak się to dzieje i u *Tacca viridis*) ³⁾, zamiast jednej macierzystej komórki woreczka ich dwie. W takich wypadkach ośrodek wychyla się z okrywy znacznie więcej, niż się to dzieje zwykle, a jądra obu macierzystych komórek woreczków zalążkowych spoczywają na różnych wysokościach.

Później, w stadjum tetrad zalążnie u *Gentiana Fetisowi* (jak i u innych przedstawicieli tej rodziny) ⁴⁾ są odwrócone, ich okrywa wszechstronnie prawie równie silnie rozwinięta ⁵⁾, a zwyrodniała skórka przykrywa trzy protoplasty. Z tych górny mały, niepodzielony na komórki ⁶⁾, zawiera dwa zdegenerowane bezjąderkowe jądra; środkowy, nieco większy, ma jądro pokaźniejsze z wyraźnym choć drobnym jąderkiem dolny zaś, duży, z dwoma wakuolami (u szczytu i podstawy), rozporządza dużym jądrem z olbrzymiem stosunkowo jąderkiem. Z niego — podobnie jak i u innych *Gentianaceae* — rozwija się właściwie woreczek zalążkowy, otoczony bezpośrednio (po zaniku skórki) ⁷⁾ przez okrywę zalążkową.

1) K. S c h n a r f, 1931, p. 197, Abb. 51.

2) H. S t o l t, 1921, p. 9, Fig. 11.

3) W. P a e t o w, 1931.

4) Patrz: *Gilg* (1895), *Billings* (1901), *Stolt* (1921) i *Schnarf* (1931).

5) Porównaj ryc. 20 pracy *Stolta* z 1921 r., ilustrującą rzeczzone stosunki u *G. campestris*.

6) Patrz *Schnarf* ryc. 51, str. 197 z r. 1931 lub *Stolt* wyżej wzmiankowana ryc. 20.

7) Co ze szczególnym naciskiem podkreśla *Guérin*, mówiąc: „Le sac embryonnaire... se trouve au contact immédiat du tégument ovulaire par suite de la résorption complète du nucelle”. L. c., p. 103.

STRESZCZENIE.

1) Archesor u *Gentiana Fetisowi*, podobnie jak u *G. asclepiadea*, ma charakter półksiężycy (Ryc. 1) poprzerwanego mostkami komórek, biegnącymi od placentoidu do tapetum zewnętrznego.

2) Na placentoidzie, w centralnych okolicach worka¹⁾, tapetum ma układ warstwowy (zwykle dwuwarstwowy), wachlarzowaty (Ryc. 4).

3) Dalszy normalny rozwój wszystkich pręcików jednego pączka należy do wyjątków. Zwykle z całego kompleksu tylko 2—3 pylniki rozwijają się normalnie, reszta natomiast w rozwoju archesporu i tapetum a nawet ścian pylnika wykazuje szereg zjawisk charakteru mniej lub więcej chorobliwego.

4) Przy normalnym biegu rzeczy rozwój pyłku odbywa się tak samo, jak u *Gentiana asclepiadea*. Macierzyste przeto komórki pyłku kurczą się i, zamykając się same w sobie na czas mitozy allopypowej, wydzielają opony kallozowe (Ryc. 2), które giną w chwili tworzenia przez tapetum peryplazmodjum (Ryc. 3 i 4). Ma ono w tym wypadku charakter peryplazmodjum typowego („echtes Periplasmodium“ w sensie S c h n a r f a) z jądrami różnej wielkości, co — częściowo przynajmniej — uwarunkowane jest ich kopolacją. Układ tetrad odpowiada typowi a i h T a m m e s a. Cytokineza, jak u *G. asclepiadea*.

5) Jądra niekopulujące w peryplazmodjum zawierają wyraźne chromocentry w liczbie 28 — 34 (Ryc. 5). W jądрах zaś ziarn pyłkowych liczba takich chromocentrów wynosi od 16—18 (Ryc. 6). Przemawiałoby to zatem, że chromocentry rzezone mają charakter t. zw. prochromozomów, a liczby podane świadczyłyby o tem, że u *Gentiana Fetisowi* mamy do czynienia z gatunkiem o garniturze chromozomów zgadzającym się lub bardzo zbliżonym pod względem liczbowym do *G. ascleptadaea*.

6) Ściana pylników u *G. Fetisowi* jest czterowarstwowa. Składają się na nią: 1) skórka, 2) dwie warstwy podskórne i 3) po-

1) To znaczy na połowie wysokości pylnika.

kład t. zw. tranzytoryczny (Ryc. 1, 2, 3). Dodatkowy pokład podskórny tworzy się mniej więcej w okresie jąder spoczynkowych w komórkach archesporu; czasami zaś nawet dopiero w okresie synizezy macierzystych komórek pyłku. Ściana pylnika w chwili zaniku peryplazmodjum nie wykazuje żadnych śladów zainicjowania choćby warstwy mechanicznej.

7) Nawet w najnormalniej rozwijających się komorach pylnikowych część ziarn pozostaje płonna. Ziarna płodne strukturą swą całkowicie odpowiadają ziarnom pyłkowym *Gentiana asclepiadea* (Ryc. 7, 8).

8) Jedną z najczęstszych postaci schorzenia pręcików stanowi zanik wachlarza tapetum na placentoidzie (Ryc. 9). W tym wypadku następuje bujanie warstwy wyściełającej zewnętrznej, która w postaci długich, stożkowatych, bardzo fantastycznie czasami zakończonych, obłonionych komórek sięga przeciwległej strony komory (Ryc. 9 i 11). Jądra ich są hiperchromatyzowane, plazma — gruboziarnista. Układ tetrad odpowiada w przeważnej mierze typowi *g i h T a m m e s a* (1930), częściowo zaś typowi *f* rzeczownego autora. Jądra gonów posiadają strukturę normalną i zawierają od 16 do 18 bryłek karjotynowych.

9) Rzadziej występuje zwyrodnienie całego tapetum (Ryc. 10), wyrażające się w chorobliwej wakuolizacji plazmy („Vacuolige Degeneration“, *K ü s t e r*, 1929) i piknozie jąder (Ryc. 10). Wspólną cechą tego rodzaju schorzenia w obrębie archesporu stanowi zanik synchronizmu w rozwoju gonotokontów i gonów. Występują tu obok siebie macierzyste komórki pyłku w okresie skurczu, gonotokonty czterojądrowe i gotowe tetrazy, otoczone oponami kallozowymi (Ryc. 10).

10) Czasami przy zwyrodnieniu całego tapetum protoplasty gonotokontów nie wykazują typowego skurczu i nie wydzielają opon kallozowych (Ryc. 12 i 13). Jądra macierzystych komórek pyłku dzielą się allotypowo, lecz do wytworzenia gonów nie dochodzi. W tego rodzaju wypadkach do zjawisk bardzo rozpowszechnionych należy proliferacja komórek placentoidu, spoczywających pod zwyrodniałym wachlarzem tapetum (Ryc. 13). W proliferacji tej przyjmują udział komórki warstwy przejściowej, a czasami i warstw głębszych.

11) Zaburzenia, występujące w jądrach gonotokontów, zakoczonych w profazie, noszą charakter karjoreksji (Ryc. 14); te, które występują w anafazie, polegają na podobnym do obserwowanego przez *T i s c h l e r a* (1908) u *Syringa chinensis* zbrylowaceni chromozomów, zlepianiu się ich i rozpadaniu na drobne ziarna (Ryc. 15).

12) Trwałe ameboidowe tapetum (sensu *S c h n a r f*, 1923), nie stanowi u *G. Fetisowi* cechy normalnej, o czym świadczą szereg zaburzeń, polegających na zjawiskach cytolizy gonotokontów diadowych ew. tetradowych (Ryc. 16 i 17A) i gonów, pozbawionych właściwych błon (Ryc. 17 P).

13) W zalążkach *G. Fetisowi* powstają od czasu do czasu po dwie macierzyste komórki woreczków zalążkowych.

Zakład Botaniki Ogólnej Uniwersytetu Warszawskiego.

WYKAZ LITERATURY.

- B i l l i n g s*, Fr. 1901. Flora. Bd. 88.
G i l g, E. 1895. Gentianaceae. Die natürlichen Pflanzenfamilien v. A. Engler u K. Prantl.
G u é r i n, P. 1903. Journ. de Bot. T. 17.
 — 1924. C. R. Ac. Sc. Paris. T. 179, p. 1620.
 — 1925. C. R. Ac. Sc. Paris. T. 180, p. 852.
H a b e r l a n d t, G. 1902. Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien, Bd. 69.
H e i l b o r n, O. 1918. Svensk bot. Tidskr. Bd. 12.
K ü s t e r, E. 1929. Pathologie der Pflanzenzelle. Teil I.
M a s c r é, M. 1921. Recherches sur le développement de l'anthere chez les Solanacées. Thèse. Paris.
N ě m e c, B. 1910. **Das Problem der Befruchtungsvorgänge.**
O e h l k e r s, Fr. 1926. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. XLIII.
P a e t o w, W. 1931. Planta. Bd. 14, H. 2.
P f e f f e r, W. 1897. Pflanzenphysiologie. 2 Aufl. Leipzig.
S c h n a r f, K. 1923. Öst. bot. Zeitschr. N. 6—8, p. 243—245.
 — 1929. Embryologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin.
 — 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.
S c h ü r h o f f, P. N. 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart.
S t o l t, K. A. H., 1921. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. V. 61, N. 14.
 — 1927, Bot. Notiser.
T a m m e s, P. M. L. 1930. Recueil des travaux botaniques néerlandais. V. XXVII.
T h o m a s, R. 1931. Recherches cytologiques sur le tapis staminal et sur les éléments polliniques chez les Angiospermes. Thèse. Paris.
T h o m a s, R. et *M a s e r é*, M. 1930. Le tapis staminal (assise nourricière du pollen) chez les Angiospermes. Bull. Soc. Bot. France T. 77.

- T i s c h l e r, G. 1906. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XLII, H. 4.
 — 1908. Arch. f. Zellforsch. Bd. I, H. 1.
 — 1927. Planta. Bd. 4, H. 5.
 W o d e n h o u s e, R. P. 1930. Bull. Torr. Bot. Club. V. 57, N. 6.
 W ó y c i c k i, Z. 1916. Sprawozdania z posiedz. Tow. Nauk. Warsz.
 Listopad.
 — 1918. Arch. Nauk. Biol. Tow. Nauk. Warsz. Z. 1, T. I.
 — 1931. Acta Soc. Bot. Pol. V. VIII. N. 1/2.
 — 1932. Acta Soc. Bot. Pol. V. IX. N. 1/2.

R É S U M É.

1. L'assise sporogène primordiale chez *Gentiana Fetisowi*, de même que chez *Gentiana asclepiadea*, a la forme demi-lune traversée ça et là par des jonctions cellulaires, qui s'étendent du placentöïde jusqu'au tapis externe.

2. Le tapis placentöïdal, dans le milieu central du sac pollinique, c. à d. au milieu de la hauteur du sac, est composé en général de deux rangées de cellules placées en éventail (Fig. 1).

3. Le développement normal suivant de toutes les étamines d'un bouton, appartient aux cas exceptionnels. En général seules 2—3 étamines de tout le complet, se développent normalement; tandis que toutes les autres dans le développement de l'archespoire et du tapis, comme aussi dans celui des cloisons de l'anthere, accusent un certain nombre de phénomènes plus ou moins pathologiques.

4. Pendant le développement normal, l'évolution des grains de pollen a lieu, de la même manière que chez *Gentiana asclepiadea*. Alors les cellules-mères de pollen se renouvelant sensu B e r t h o l d (188 b. p. 288), se contractent et se ferment pour le temps de la cinèse allotypique, produisant des téguments callosiques, qui disparaissent au moment de la formation du periplasmodium par le tapis (Fig. 3 et 4). Ce periplasmodium possède le caractère du periplasmodium vrai („echtes Periplasmodium“ sensu S c h n a r f) avec des noyaux d'une grosseur variable, ce qui pour le moins est provoqué par le fusionnement de ces éléments. La configuration des tétrades répond aux types g et h de T a m m e s. La cytokinèse a lieu de la même manière comme chez *G. asclepiadea*.

5. Les noyaux du periplasmodium qui ne fusionnent pas, contiennent des chromocentres très distincts, au nombre de 28—34 (Fig. 5), cependant que, dans les noyaux des grains de pollen le

nombre de tels chromocentres n'est que de 16—18 (Fig. 6). Cela prouverait, peut-être, que les dits chromocentres ont le caractère des prochromosomes; tandis que les nombres ci-nommés accuseraient que chez *Gentiana Fetisowi* nous avons à faire à une espèce, à la garniture des chromosomes, qui sous le rapport du nombre s'accorde à *Gentiana asclepiadea*, ou du moins en est très rapproché.

6. Les cloisons des anthères chez *Gentiana Fetisowi* sont composées de quatre assises: 1) de l'épiderme, 2) de deux assises sous épidermiques, 3) et enfin d'une assise transitoire (Fig. 1, 2 et 3). L'assise sous épidermique supplémentaire se forme, plus ou moins, au moment, où les noyaux des cellules sporogènes se trouvent à „l'état quiescent“, quelquefois encore plus tard, c. à d. au moment où les cellules-mères de pollen passent à l'état de synizesis. La cloison de l'anthère, jusqu'au moment de la dégénérescence du periplasmodium, ne montre aucune trace de formation d'assise mécanique.

7. Même dans les sacs qui évoluent d'une manière tout-à-fait normale, une partie des grains sont stériles. Les grains fertiles ont la même structure (Fig. 7, 8) que ceux de *Gentiana asclepiadea*.

8. Une des plus fréquentes altérations dans l'évolution des anthères est la dégénérescence de l'éventail du tapetum dans le placentoïde (Fig. 9). Dans ce cas, a lieu un accroissement extraordinaire du tapis externe qui, sous forme de très longues cellules coniques couvertes de membranes („dermatoplastes“ de Pfeffer, 1897)¹⁾ dont les extrémités irrégulières, parviennent jusqu'au bord opposé du sac pollinique. Les noyaux de ces cellules sont toujours très hyperchromatisés, leur masse protoplasmique est

1) Je profite de l'occasion, pour remercier notre Honorable collègue K ü s t e r de son bienveillant éclaircissement sur la propre signification du terme employé par Lui, dans son travail de l'année 1927, pour définir les protoplastes, même dépourvus de membrane. Je pensais (voir adnotation 1 p. 12 dans mon travail de l'année 1930) que — prenant en considération le phénomène „Erstarrung des Protoplasmas“ et surtout les procès relatifs à la formation de s. n. „Haptenmembran“, l'auteur a ressenti (comme moi — même aussi) le besoin d'une nouvelle définition et s'est servi du terme „Dermatoplast“ dans un sens nouveau, ayant en égard „dermatoplasme“ de W i e s n e r (1886). De l'aimable avertissement de mr. K ü s t e r il en résulte cependant que l'auteur s'est servi (et se sert encore; vide „Pathologie der Pflanzenzelle“ 1929) de ce terme, d'après le sens strict de P f e f f e r („Pflanzenphysiologie“, 1897, p. 51).

granuleuse. La configuration des tétrades répond plutôt aux types *g* et *h* de T a m m e s (1930); partiellement au type *f* de cet auteur. Les noyaux des gones possèdent une structure normale et contiennent de 16 à 18 globules de caryotine.

9. Plus rarement on rencontre la dégénérescence entière du tapetum (Fig. 10), dans ce cas cette dégénérescence s'exprime par la vacuolisation pathologique du protoplasme („Vacuolige Degeneration“, K ü s t e r, 1929) par son appauvrissement („Abmagerung des Protoplasma-leibes“, K ü s t e r, 1929) et par la pyknose des noyaux (Fig. 10). Le signe mutuel de ce mode d'altération s'exprime par la disparition du synchronisme dans l'évolution des gonotocontes et des gones. On trouve ici, côte à côte: les cellules - mères de pollen au stade de contraction, les gonotocontes pourvus de quatre noyaux et les tétrades entourés de parois callosiques.

10) Quelquefois, pendant la dégénérescence totale du tapetum, les protoplastes des gonotocontes n'accusent pas de contraction typique et n'élaborent pas de paroi callosique (Fig. 12 et 13). Les noyaux des cellules-mères du pollen se divisent d'une manière allotypique, mais celles-ci ne parviennent pas à former des gones. Dans ce cas d'altération on trouve très souvent la prolifération des cellules placentaires, qui sont placées sous l'éventail tapétal (Fig. 13). Dans cette prolifération prennent part les cellules de l'assise transitoire et parfois celles des assises plus profondes.

11. Les altérations qui ont lieu dans les noyaux des gonotocontes, au moment du prophase, s'expriment par le carryorhexis (Fig. 14); les altérations qui ont lieu pendant l'anaphase consistent, comme par exemple, chez *Syringa* (T i s c h l e r, 1908), dans les transformations des chromosomes, en fragments irréguliers, dans le collement de ceux-ci et enfin dans leur fondaison en petits grains (Fig. 15).

12. Le tapis amiboïde permanent (sensu S c h n a r f 1923) n'appartient pas au cas normal chez *G. Fetisowi*. Cela est prouvé par une quantité d'altérations pathologiques qui s'expriment par la cytolise des gonotocontes binuclées ou tétranuclées (Fig. 16 et 17) ainsi que celle des gones, dépourvues de membranes (Fig. 17).

13. Dans les ovules de *Gentiana Fetisowi* on rencontre parfois deux cellules-mères des sacs embryonnaires.