

Zeitschrift:	Archives des sciences [1948-1980]
Herausgeber:	Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève
Band:	15 (1962)
Heft:	2
Artikel:	Problèmes de différenciation chez une moisissure expérimentale, l'allomyces
Autor:	Turian, Gilbert
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-738666

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 23.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

PROBLÈMES DE DIFFÉRENCIATION CHEZ UNE MOISISSURE EXPÉRIMENTALE, L'ALLOMYCES¹

PAR

Gilbert TURIAN

Au cours de sa vie, tout organisme uni ou pluricellulaire subit un processus de changement ordonné ou développement.

La réalisation de ce développement requiert la participation, simultanée ou successive, de trois phénomènes vitaux essentiels: la croissance, la différenciation et l'organisation.

Ces trois phénomènes concourent aussi, à des degrés divers, à la morphogenèse, c.à.d. l'élaboration d'un type défini de forme organique. Cette dernière constitue l'expression visible la plus frappante du développement d'un être vivant bien qu'elle ne soit pas la seule. En effet, parmi les autres expressions visibles du développement, il faut mentionner la taille ou dimensions résultant de l'action quantitative des phénomènes de croissance et de leur interaction compétitive avec ceux de la différenciation, ainsi que la pigmentation ou chromogenèse, produit visible plus particulier de la différenciation chimique. Les autres aspects sensibles mais invisibles du développement comprennent la consistance (reflet d'un certain état physico-chimique et structural), l'odeur (autre résultat d'une différenciation chimique) voire le goût (également produit d'une différenciation chimique telle qu'elle permet au Mycologue d'apprécier le degré de développement d'un carpophore de champignon par ex.).

D'autre part, si l'on pratique une coupe à n'importe quel moment dans ce système en changement continual qu'est le développement, on peut alors décrire le phénotype de l'espèce étudiée tel qu'il se manifeste

¹ Conférence faite devant la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève, le 22 février 1962.

à un instant donné de son développement (fig. 1). Le phénotype d'un organisme exprime donc l'état de son développement en fonction du temps. Ce phénotype est lui-même le résultat de l'action conjuguée du génotype qui lui confère sa spécificité et des influences du milieu physico-chimique dans lequel évolue l'organisme.

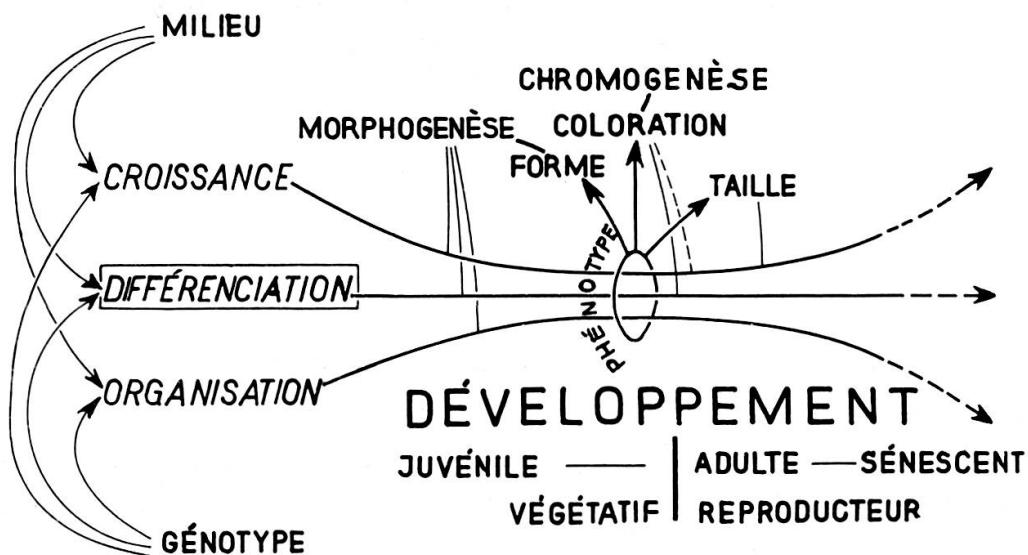


Fig. 1.
Les composantes du développement organique.

A la lumière des considérations précédentes, il est possible de définir la forme organique spécifique comme l'aspect morphologique du phénotype pris au stade adulte (maturité) du développement. En tant que spécifique, cette forme organique est le produit de l'évolution procédant par mutation-sélection sur des matériaux génétiques (phylogénèse) et, dans son aspect actuel, elle est l'objet principal de comparaison des taxonomistes. Pour sa réalisation ou morphogenèse, la forme organique spécifique, en tant qu'objectif primordial du processus de développement, requiert le concours coordonné des trois phénomènes déjà mentionnés plus haut, à savoir la croissance, la différenciation et l'organisation.

La croissance n'est qu'une augmentation de la masse de protoplasme par assimilation, avec ou sans divisions cellulaires, et ne produisant qu'une matière vivante relativement homogène. C'est le rôle de la différenciation de créer l'hétérogénéité de la matière vivante en induisant des différences chimiques et structurales localisées primairement dans

les cellules (différenciation intracellulaire) et ségrégées secondairement entre cellules sœurs (cyto-différenciation). Enfin, l'organisation réalise la localisation ordonnée, dans l'espace, des cellules différencierées et représente le phénomène morphogène le plus évolué. A ce titre, l'organisation biologique ne s'exprime dans toute sa plénitude que chez les organismes multicellulaires supérieurs. Chez les microorganismes et plus particulièrement les unicellulaires, l'organisation est réduite dans ses manifestations et l'édification de la forme ne dépend presque exclusivement que de l'interaction croissance-différenciation. Mais là réside l'avantage expérimental des organismes inférieurs qui permettent ainsi l'étude des processus différenciateurs en l'absence des complexités de l'organisation morphogène intercellulaire.

Il n'existe à proprement parler aucune structure biologique réellement indifférenciée car même le cytoplasme le plus transparent possède une différenciation submicroscopique (réseau endoplasmique et autres constituants du cytosquelette). Au niveau intracellulaire, les processus différenciateurs s'exercent donc immédiatement sur les produits de la croissance. Cependant, croissance et différenciation restent deux phénomènes bien distincts car ils peuvent parfois avoir lieu indépendamment l'un de l'autre. C'est le cas, au niveau cellulaire, dans les masses parenchymateuses de cultures de tissus « *in vitro* » ou dans l'endosperme des graines, chez lesquels seul le processus multiplicatif de la croissance s'exerce, sans aucune différenciation des cellules produites. A l'inverse, les œufs d'animaux offrent des exemples de pure différenciation, à l'exclusion de toute croissance active, lors de leurs premiers stades de segmentation.

Si l'on passe en revue les différents niveaux de la différenciation chez les Végétaux, on constate que les plus primitifs de ces organismes, les Bactéries, n'offrent encore que de rares cas de différenciation cellulaire bien caractérisés. En effet, mise à part leur différenciation intracellulaire relativement réduite (nucléoplasme homogène et sans membrane nucléaire, cytoplasme sans réseau endoplasmique, chondrioïdes et complexe membrane-paroi, voir Ryter et Kellenberger 1958, Kellenberger 1960, etc.), leur différenciation cellulaire se ramène, chez la majorité d'entre elles, à l'élaboration de leur forme spécifique à l'aide de processus de croissance différentielle, selon des axes préférentiels et suivant une symétrie bilatérale (bâtonnets bacillaires) ou radiale (microcoques). Des processus d'organisation primitive peuvent se super-

poser à ceux de la croissance différentielle et conduire à la formation d'associations supracellulaires de coques, telles que chaînettes de type streptococcique et amas de types staphylococcique et sarcinique, ou de bâtonnets, telles les architectures complexes des Myxobactéries (Thaxter 1892-1904). En fait, seules les Bactéries Gram positives sporulantes (*Bacillus* spp., *Clostridia* spp.) offrent l'exemple d'une différenciation cellulaire typique, avec l'alternative, tant biochimique que structurale, cellule végétative — cellule sporale. L'étude des conditions génétiques et physiologiques d'édification de la spore endogène de Bacilles divers a déjà donné lieu à des travaux intéressants (Foster 1956; Young et Fitz-James 1959; Tokuyasu et Yamada 1959, etc.) et les recherches qui se poursuivent à l'Institut Pasteur de Paris (Schaeffer et coll. 1961) sont riches de promesses à cet égard.

Les Actinomycètes, à affinités bactériennes par leur différenciation intracellulaire de type primitif (noyaux atypiques, etc.), présentent des exemples, soit de croissance différentielle (alternative bâtonnets courts — filaments parfois ramifiés, chez *Norcardia* spp., *Actinomyces* spp.), soit de différenciation de spores exogènes (*Streptomyces* spp., *Micromonospora* spp.), dont l'étude pourrait présenter de l'intérêt (Erikson 1949).

Mais ce n'est qu'au niveau des Champignons Eumycètes et de leurs proches parents, les Myxomycètes, que l'on rencontre les premiers exemples de différenciation de cellules (spores diverses) ou de cénocytes (gamétanges plurinucléés) à structuration nucléo-plasmique typique (noyaux à membrane nucléaire et nucléole, mitochondries, réseau endoplasmique, etc.). Ces végétaux achlorophyles offrent l'avantage d'une culture facile et rapide, dans des conditions de nutrition et de milieu externe aisément contrôlables et leurs types de différenciation sont encore relativement simples (voir plus bas). Les Végétaux chlorophylliens primitifs tels que les Algues présentent aussi de semblables exemples et avantages mais avec l'inconvénient de la complication tant structurale (chloroplastes) que biochimique (assimilation chlorophyllienne) de leur appareil photosynthétique. Et pourtant, l'embryogenèse des œufs de l'Algue brune *Fucus*, pour ne citer qu'un exemple, a donné lieu à de remarquables travaux sur la différenciation polaire primaire (Whitaker et coll. 1931-1941, voir Wardlaw 1955).

De même, Bryophytes (Mousses et Hépatiques) et Ptéridophytes (Fougères, Prêles, etc.) constituent un intéressant matériel d'étude de la différenciation embryogénique (spores en germination) et sexuelle

(prothalles) (voir exemples dans Bünning 1953, Wardlaw 1952 et 1955, Sinnott 1960).

Au niveau des Plantes supérieures ou Spermaphytes, les recherches sur la différenciation bénéficient des méthodes de culture « *in vitro* » de tissus (Gautheret 1955, 1959) et surtout de cellules (Torrey 1957, Steward et coll. 1958) et de jeunes embryons (voir Wardlaw 1955). Mentionnons aussi les possibilités offertes par les systèmes apicaux et radiculaires (Sinnott 1960). Mais la lenteur de croissance des cultures « *in vitro* » représente un handicap assez sérieux qui réduit quelque peu leur intérêt par rapport aux systèmes de différenciation offerts par les microorganismes.

Au sujet des différenciations cellulaires végétales, il y a lieu de remarquer qu'à de rares exceptions près, telles que les cellules en voie de lignification, elles sont toutes réversibles. Le phénomène de la dédifférenciation (Buvat 1950) leur permet de recouvrer leurs propriétés embryonnaires, à l'exemple de la cellule isolée d'une culture de tissu « *in vitro* » capable, par régénération (dédifférenciation suivie de redifférenciation), de donner une plante normale de carotte (Steward 1958). Contrairement aux cellules animales (King et Briggs 1955; Fischberg et Blackler 1961), les cellules végétales ne perdent donc pas leur capacité totipotente et, par conséquent, le problème d'une différenciation nucléaire éventuelle n'y présente pas la même importance (si présente, nécessairement réversible). Chez les Végétaux, la différenciation du phénotype s'effectue donc essentiellement dans le cytoplasme, par rapport à un génotype en apparence constant (mitoses normales, à l'exception des cas d'endopolyploïdisation, généralement réversibles après blessure-régénération, voir référ. dans Sinnott 1960). La constatation est naturellement paradoxale si l'on admet que la différenciation est nécessairement sous contrôle génétique plus ou moins direct, ne serait-ce que par le canal gènes — enzymes — biosynthèses différentielles au sens de Spiegelman (1948). Mais le paradoxe se résout facilement si l'on précise que l'action génique peut être modifiée au niveau de ses médiateurs intermédiaires (enzymes, etc.) par le milieu environnant, avec détermination de déviations métaboliques différenciatrices. Ainsi, le milieu interne ou cytoplasme, récepteur des messages géniques (messagers ribonucléiques, Brenner et coll. 1961), est en continue interaction corrective avec les facteurs du milieu externe. C'est l'exemple de l'interaction lumière — polarisation axiale intracytoplasmique primaire, lors de la

première mitose de la spore d'*Equisetum* en germination, déterminante pour la différenciation des deux premières cellules (Nienburg 1924).

LA DIFFÉRENCE FONGIQUE

La structure végétative du thalle fongique n'est que rarement formée de cellules typiques, uninucléées, à l'exemple des cellules de Levures ou d'Ustilaginées. Le plus souvent, elle est constituée de filaments ou hyphes dont l'entrelac constitue le thalle végétatif ou mycélium de l'organisme.

Chez les Champignons inférieurs ou Phycomycètes, les hyphes pluri-nucléés ne sont pas cloisonnés et correspondent donc à de grandes cellules polyénergides ou cénoctyes. Chez les Champignons supérieurs (Ascomycètes, Basidiomycètes et *Fungi imperfecti*), les hyphes sont cloisonnés en articles généralement plurinucléés ou apocytes, équivalents eux aussi à des cellules polyénergides mais plus petites que celles des Phycomycètes. Quant aux éléments reproducteurs, ils sont parfois de type, cellules uninucléées (gamètes et zoospores de divers Phycomycètes) spermaties et conidies de certains Ascomycètes ou Basidiomycètes) mais, le plus souvent, des cellules plurinucléées sensu stricto (macroconidies, etc.) ou des cellules polyénergides (gamétanges, ascogones, etc.).

La cellule fongique offre donc la particularité d'être généralement une cellule composée, c.à.d. formée d'unités cellulaires (énergides) non séparées par des membranes et parois. Cette particularité structurale n'a cependant qu'une signification différentielle limitée car les cellules typiques des plantes supérieures sont, elles aussi, reliées les unes aux autres par des ponts cytoplasmiques (cénapses) tendus au travers de leurs parois. L'existence de telles connexions cytoplasmiques intercellulaires révèle, comme l'a récemment fait remarquer Zalokar (1959b), que « la différenciation ne peut être considérée comme une qualité particulière de cellules distinctes mais comme une qualité de protoplasme, laquelle, à l'intérieur d'une paroi cellulaire, peut être différente en ses diverses parties ».

Malgré ses particularités structurales, la cellule fongique se rattache donc au plan structural (noyau-cytoplasme) et fonctionnel (métabolisme) de la cellule typique et sa différenciation, par évolution de la qualité de son cytoplasme, ne peut que présenter les mêmes modalités que chez les autres organismes cellulaires. Comme chez ces derniers, la différenciation chez les Champignons comporte une gradation de complications chimio-

structurales en fonction des stades progressifs du développement organique, où l'on peut reconnaître les mêmes types successifs de différenciation décrits par Sinnott (1960) chez les Végétaux chlorophylliens, à savoir: 1) différenciation polaire primaire de la spore ou zygote en germination, déterminant la polarité du jeune embryon fongique; 2) différenciation végétative, marquée par la séparation intra-hyphale d'un territoire apical de cytoplasme dense (méristème) et d'un territoire subapical de cytoplasme vacuolé (équivalent parenchyme); 3) différenciation reproductive (asexuée ou sexuée), soit conversion à l'état reproductif de l'apex hyphal précédemment végétatif; 4a) différenciation asexuée ou sporogenèse « sensu stricto »; 4b) différenciation sexuelle ou sexualisation de la zone reproductive, monosexuée (cytoplasme mâle *ou* femelle); 5) différenciation phasique ou actualisation des potentialités morphogènes gaméto — ou sporophytiques dans les cytoplasmes des spores ou des zygotes.

Chacun de ces types de différenciation correspond en fait à un stade du développement de l'organisme considéré et peut, à son tour, être étudié aux trois niveaux successifs de tout phénomène de différenciation biologique: 1) déterminisme génétique primaire; 2) modificateurs d'origine interne (métabolites, etc.) et externe (environnement); 3) expressions biochimique (chimiodifférenciation), structurale (cytodifférenciation) et fonctionnelle.

Au niveau génétique, il ne peut être question d'une spécialisation des noyaux végétatifs du mycélium car, à l'exemple des cellules des Plantes supérieures (voir plus haut), les hyphes de n'importe quel point du mycélium peuvent se dédifférencier localement et former de nouvelles ramifications capables de donner naissance à des cellules reproductrices. De même, toutes les spores et les cellules sexuelles femelles (parthénogénèse), à l'exception de la majorité des cellules mâles (gamètes ou spermaties), peuvent germer et redonner un mycélium normal. Cependant, l'obtention de mutants morphologiques avec carence d'un type donné de différenciation, mutants de *Neurospora* aconidiens (albinos de Dodge 1932) ou apo-protopérithéciaux (C_{115} et C_{117} de Mitchell et coll. 1953), mutant mâle d'*Allomyces* (Stumm 1958), révèle clairement le rôle déterminant de certains gènes dans le conditionnement de la réactivité du cytoplasme fongique à l'action des facteurs morphogènes externes.

L'effort principal des recherches sur la différenciation fongique a, jusqu'à maintenant, surtout porté sur les troisième et quatrième niveaux

des types successifs de différenciation offerts par le développement de champignons expérimentaux choisis généralement dans le groupe « physionomique » des Moisissures. Celles-ci présentent le double avantage d'une culture facile et rapide en laboratoire et de présenter une morphogenèse reproductive simplifiée, ne faisant intervenir que des processus de différenciation, sans superposition de processus d'organisation interhyphale nécessaires à l'édification des fructifications complexes des Champignons proprements dits (Ascomycètes et Basidiomycètes supérieurs).

Parmi ces recherches, mentionnons celles sur la différenciation des spores chez le Myxomycète *Physarum* (Ward 1959), des sporanges de résistance chez le Phycomycète aquatique *Blastocladiella* (Cantino et coll. 1951-1961 et en cours), des gamétanges chez les Phycomycètes Mucorales (Schopfer 1928, 1937; Burnett 1953-1956; etc.), des trophocystes chez la Mucorale *Pilobolus* (Page 1956), des chlamydospores chez la Levure pathogène *Candida* (Nickerson 1954), des ascospores chez les Levures (Ganesan et coll. 1958, Miller 1959); des conidies (Zalokar 1959; Grigg 1960) et des protopérithèces (Westergaard et Hirsch 1954; Hirsch 1954) de l'Ascomycète *Neurospora* (type d'alternative de différenciation annexé à notre projet de recherches, Turian 1960, 1961), des conidies chez divers autres Ascomycètes, *Ophiostoma* (Hofsten et Hofsten 1958), *Aspergillus* (Thielke 1957-58; Jinks etc.), *Penicillium* (Morton et coll. 1958; etc.).

Pour notre part, il y aura 10 ans ce printemps que nous avons choisi comme Moisissure expérimentale un Phycomycète aquatique du genre *Allomyces*, *Allomyces javanicus* Kniep, rebaptisé depuis, par Emerson et Wilson (1954), *Allomyces macrogynus* Emers. (*A. javanicus* Kniep ayant été reconnu comme un hybride naturel entre *A. macrogynus* Emers. et *A. arbuscula* Butl.).

C'était en 1952, à la Johns Hopkins University de Baltimore (U.S.A.) où je parachevais mes recherches de thèse sur la biogénèse des caroténoïdes bactériens (Turian 1951) en m'attachant, avec le Prof. Haxo, à celle des Champignons. L'analyse des caroténoïdes de *Neurospora crassa* était déjà bien avancée (identification du phytoène, etc., Haxo et Turian 1952; Haxo 1952; Turian 1957a) et nous n'ignorions pas les progrès des recherches parallèles de Schopfer et Grob (1950 et 1952) et de Goodwin (1952) sur *Phycomyces*. Aussi, quand Haxo nous présenta une souche un peu desséchée d'*Allomyces*, étiquetée *A. javanicus*, que lui

avait remise R. Emerson à Berkeley (Californie), nous nous sommes empressé de la remettre en culture afin d'obtenir, à partir des sporanges de résistance encore viables, la fameuse phase gamétophytique porteuse des couples de gamétanges, si bien décrite par Kniep (1929), Hatch (1935), Sörgel (1937) et R. Emerson (1941). Nous savions déjà, par le travail d'Emerson et Fox (1940), que le bel éclat jaune or dont devait briller le gamétange mâle de chaque couple était dû au γ -carotène et il n'en fallut pas plus pour polariser désormais notre activité principale sur ce spectaculaire exemple de différenciation biochimique, jetant un premier pont entre la biochimie et la morphologie et nous introduisant du même coup dans l'un des problèmes fondamentaux de la Biologie, la différenciation. Le rapport apparemment obligatoire entre l'apparition du pigment caroténoïde et le sexe mâle du gamétange le synthétisant posait, en effet, le problème de la nature de la liaison entre le métabolisme caroténogène et le métabolisme morphogène mâle. L'application, au cas d'*Allomyces*, de notre inhibiteur spécifique de la caroténogenèse, la diphénylamine (Turian 1950), permit de réaliser une première « dissection » de cette liaison et de démontrer une relation obligatoire de la différenciation mâle sinon avec l'accumulation du carotène, du moins avec la chaîne de biosynthèse du pigment (Turian 1952; Turian et Haxo 1954).

Cependant et malgré l'intérêt de la différenciation sexuelle chez *Allomyces* nous l'avons toujours implicitement considérée comme l'un des aspects du problème plus général de la différenciation, ainsi que l'a récemment formulé le grand physio-généticien R. Goldschmidt (1958) « The differentiation of the male and female apparatus is a problem of embryonic differentiation through diversification of areas, just like any other differentiation ». C'est d'ailleurs dans cet esprit que nous avons récemment repris son étude sous l'angle enzymatique (Turian 1960-61) et que, dès 1955, nous avions porté aussi notre attention sur les autres types de différenciation offerts par *Allomyces* au cours de son développement complet. Cet organisme présente l'avantage de réunir tous les types principaux de différenciation des Plantes supérieures mais sous des aspects et d'un accès expérimental plus simples. Ce sont ces 5 types de différenciation (voir p. 235) que nous allons maintenant passer successivement en revue.

1. Différenciation polaire primaire.

La cellule mobile d'*Allomyces*, qu'elle soit planozygote diploïde ou gamète haploïde, zoospore haploïde ou diploïde, selon ses origines (fig. 2), peut être considérée comme une cellule différenciée, sur la base

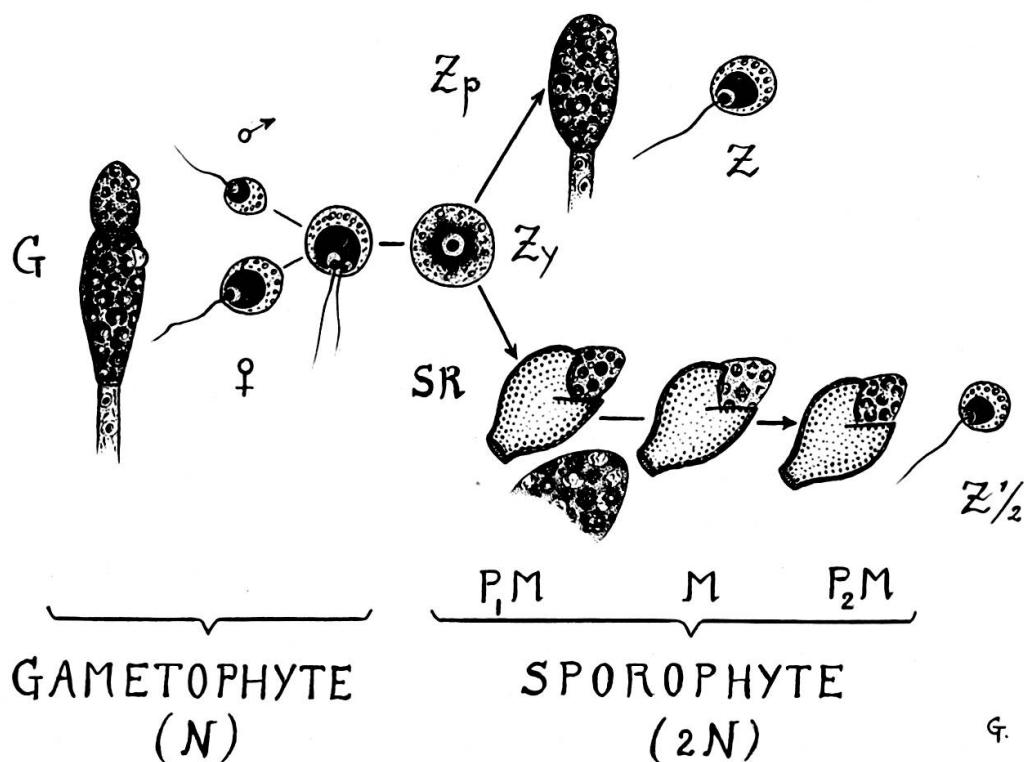


Fig. 2.

Phases de développement et évolution de la basophilie cytoplasmique chez *Allomyces macrogynus*.

- G = gamétanges, mâles et femelles, sur phase gamétophytique haploïde (N).
- Zy = zygote diploïde faisant suite au planozygote.
- Zp = zoosporange générateur de zoospores diploïdes (Z).
- SR = sporanges de résistance avec: P_1M = sphères basophiles prémeiotiques (noyaux prophase I); M = méiose; P_2M = sphères postmeiotiques ou corps paranucléaires des zoospores haploïdes ($Z_1/2$).

d'au moins deux critères cytologiques: corps paranucléaire basophile (double dans planozygote), d'une part, appareil cinétique flagellaire (double aussi dans planozygote), d'autre part. Après une courte période de natation (15-30 min.), la cellule mobile adhère au substrat par des pseudopodes et se déplace encore quelques instants en rampant à la

manière d'une Amibe avant de s'immobiliser définitivement. Elle ne tarde pas alors à subir un rapide processus de dédifférenciation, essentiellement caractérisé par (Hatch 1938; Turian 1956, 1962; Blondel et Turian 1960): a) la désintégration du corps paranucléaire basophile (après fusion préalable des corps mâle et femelle ainsi que des noyaux dans le zygote), avec extension consécutive de cette basophilie à l'ensemble du cytoplasme, qui prend alors un aspect homogène (fig. 3, à gauche); b) la désintégration-résorption de l'appareil flagellaire. La cellule dédifférenciée, maintenant soit zygote, soit spore, entre ainsi dans une courte phase d'apparente homogénéité cytoplasmique, marquée par une symétrie pratiquement parfaite dans toutes les directions de l'espace. Ses caractéristiques cytophysiologiques sont celles d'une cellule embryonnaire, légèrement et régulièrement enflée, avec noyau grossissant (synthèse ADN, Turian et Cantino 1959), notable basophilie cytoplasmique et modifications intra-mitochondriennes (Blondel et Turian 1958). Cette phase d'état cellulaire relativement indifférencié ou phase « amorphogène » (Turian 1958) correspond en fait au tout premier stade de la germination du zygote ou de la spore (« incipient germination stage » de Hatch 1938; « swelling stage » des spores fongiques, selon Cochrane 1958).

Le second stade ou germination proprement dite est marqué, chez les Champignons aquatiques dont *Allomyces* et à l'instar de nombreuses Algues (*Fucus*, *Acetabularia*, etc., Wardlaw 1955), par l'émission d'un rhizoïde comme premier tube germinatif. L'hyphe végétatif, seul tube germinatif des spores fongiques ordinaires (conidies, etc.), n'apparaît que plus tardivement chez *Allomyces* (une à plusieurs heures suivant les conditions de nutrition, disponibilité en acide L-glutamique par exemple) et, fait important, à l'opposé exact (180°) du pôle rhizoïdal initial. L'apparition du rhizoïde marque le passage à la phase morphogène active et constitue le premier signe extérieur de la redifférenciation de la cellule initiale devenue plantule ou embryon fongique (fig. 3).

Nous avons apporté divers arguments expérimentaux tendant à démontrer que la position du pôle rhizoïdal sur la surface du zygote serait prédéterminée par la position occupée précédemment par le système flagellaire sur cette surface. Dans les cellules mobiles d'*Allomyces* (et des autres Blastocladiales), le système nucléaire est structurellement associé au système flagellaire par le rhizoplaste (Hatch 1938; Ritchie 1947). L'ancre de ce dernier à une place particulière de la surface

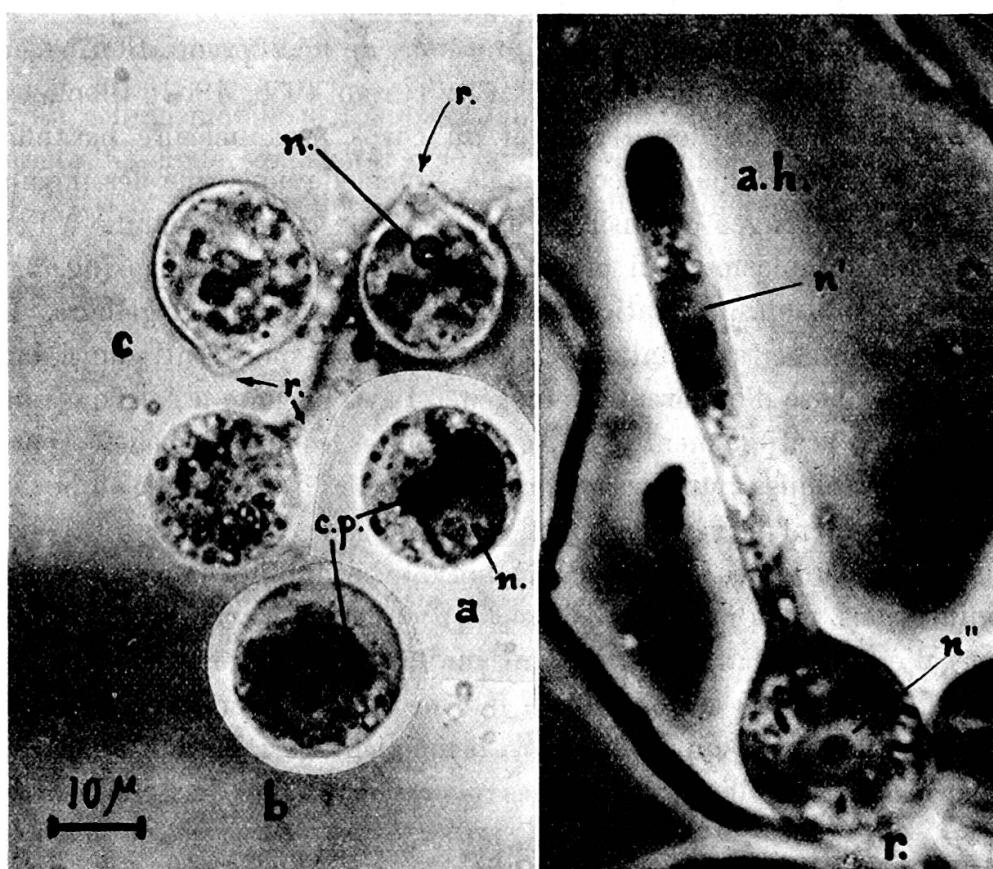


Fig. 3.

A gauche: groupe de zygotes d'*Allomyces macrogynus* Emers. en voie de germination; fixation formol 10% neutre, coloration vert de méthyle-pyronine (Brachet).

- Phase différenciée, prégerminatoire, avec corps paranucléaire (c. p.) encore intact et coloré en rouge pourpre (pyronine); dans noyau (n.) à chromatine homogène vert pâle, nucléole central pourpre.
- Dédifférenciation germinatoire, avec début désintégration corps paranucléaire.
- Redifférenciation avec émission du rhizoïde (r.). Noyau prophasique (n.) de type « caryosome » verdâtre (enveloppe de chromatine vert de méthyle-positive autour du nucléole pourpre).

A droite: plantule bipolaire d'*Allomyces macrogynus* Emers., *in vivo* au microscope à contraste de phase (O-Lux Leitz). Dans l'hyphe de germination, l'un des noyaux-fils (n'), à nucléole dense comme l'apex hyphal (a. h.). Noter l'homogénéité du nucléoplasme périnucléolaire.

cellulaire maintient automatiquement les noyaux à proximité immédiate de celle-ci et l'on peut concevoir que cette proximité nucléaire a été suffisamment prolongée (jusqu'à la dédifférenciation où le noyau gagne

le centre de la cellule) pour conférer à cette zone des propriétés morphogènes particulières, persistant même au travers de la phase « amorphogène ». En résumé, il semble qu'il y ait deux facteurs de prédétermination rhizoïdale : facteur de position ou topo-cytologique par rapport à l'ensemble de la surface cellulaire, déterminé par l'emplacement de l'ancrage du complexe flagello-nucléaire et facteur organo-formateur du noyau, déterminant une modification locale du métabolisme ou la libération d'un facteur rhizogène dans la zone du future pôle rhizoïdal. Le rôle organo-formateur du noyau dans la plantule d'*Allomyces* a trouvé une confirmation dans le fait que les cellules pluri-nucléées, naturellement (Sörgel 1937) ou par blocage de la cytokinèse avec H_3BO_3 (Turian 1958), émettent un nombre de rhizoïdes égal au nombre de leurs noyaux.

Chez les autres Champignons à germination bipolaire (rhizoïde — hyphe), les phénomènes de prédétermination morphogène et d'établissement de la polarité primaire n'ont pas été étudiés expérimentalement. Un cas intermédiaire est offert par les spores d'*Helminthosporium* dont la germination peut être uni ou bipolaire (Hrushovetz 1956). Enfin, chez les Champignons à germination unipolaire, il est parfois fait mention du fait que l'unique tube germinatif (hyphe) est émis à un endroit privilégié, donc pré-déterminé par la morphogenèse sporale elle-même, par ex. au niveau d'un hile différencié dans la paroi de la spore (basidiospores, urédospores, etc.). Mentionnons encore que chez l'Algue *Acetabularia*, le rhizoïde émerge toujours de la zone proximale du noyau du zygote (Hämmerling 1955) et que la spore de la Fougère *Dryopteris* émet son rhizoïde au niveau d'un point de la paroi colorable en rouge par la soude caustique, le « point rhizoïde » (Kato 1957).

La pré-détermination cyto-topographique du pôle rhizoïdal a donc son origine dans la polarité fondamentale de la cellule mobile d'*Allomyces*. Cette polarité dépend du comportement orienté (anisotropie) de la matière vivante et s'exprime par rapport à un axe de symétrie parallèle à la direction de cette orientation et différent à ses deux extrémités. Cet axe de symétrie bipolaire, dirigé du pôle antérieur au pôle postérieur d'une cellule mobile d'*Allomyces*, traverse successivement le cytoplasme (hyaloplasme — globules lipidiques — mitochondries) puis l'ensemble corps paranucléaire — noyau — nucléole — rhizoplaste — flagelle. Nous avons vu plus haut que le pôle postérieur, flagellaire, du zygote ou de la zoospore devient le pôle rhizoïdal de la plantule.

L'émergence du rhizoïde se signale par une accumulation locale de mitochondries qui s'engagent et suivent le cytoplasme dans le jeune tube rhizoïdal (Turian 1958). A 180° du rhizoïde, le pôle antérieur de la plantule est l'origine du pôle hyphal. L'émission de l'hyphe de germination a lieu au cours de la seconde phase de la différenciation embryonnaire d'*Allomyces*. Celle-ci s'annonce par la concentration d'un deuxième lot de mitochondries, une résorption rapide et presque totale des globules de graisse groupés à ce pôle, l'approche du noyau et un accroissement local de la basophilie autour du futur point d'émergence de l'hyphe. Le matériel cytoplasmique basophile s'engage dans le jeune hyphe à sa sortie, suivi des mitochondries qui tendent à s'allonger, puis de l'un des deux noyaux issus de la première mitose. Cette dernière ne se déclanche souvent qu'après que l'hyphe a déjà atteint plusieurs μ de long (fig. 3). L'hyphe s'élargit ensuite tout en s'allongeant et le corps de l'ancienne cellule mobile aligne plus ou moins rapidement son pourtour arrondi sur le diamètre du cylindre hyphal. Le thalle végétatif d'*Allomyces* est alors constitué, avec son hyphe primaire, futur « tronc » principal des dichotomies hyphales secondaires et son système rhizoïdal ramifié.

La bipolarité primaire des plantules d'*Allomyces* peut être perturbée, soit par des moyens physiques, soit par des contraintes chimiques.

La force centrifuge appliquée à de jeunes zygotes au stade « amorphogène » provoque une réduction de l'angle de sortie de l'hyphe par rapport au rhizoïde (le point de sortie de ce dernier pouvant être considéré comme déjà fixé par prémodification localisée de la paroi, voir plus haut) (Turian 1958).

Les cellules multinucléées obtenues par traitement à l'acide borique puis mises à germer en milieu nutritif normal émettent un nombre d'hypthes qui est fonction du nombre de leurs noyaux. L'induction morphogène nucléaire, consécutive à la migration polarisée du ou des noyaux, se manifeste là aussi, comme dans le cas des rhizoïdes décrit plus haut. Par contre, des zygotes normaux, uninucléées, mis à germer en milieu boriqué (M/300), donnent naissance à des plantules apolaires dont le système rhizoïdal se greffe sur un corps thallique amorphe, dépourvu de symétrie axiale (Turian 1958). De plus, nous avons montré que cet effet perturbateur de l'acide borique à l'égard de la bipolarité embryonnaire d'*Allomyces* peut être contrecarré par l'acide L-glutamique (10^{-3} M), un accélérateur de l'émission de l'hyphe de germination selon

Machlis et Crasemann (1956). Enfin l'antibiotique antifongique actidione, à des concentrations subléthales ($5 \cdot 10^{-7}$), perturbe la polarité en réduisant l'angle rhizoïde-hyphe germinatif.

« Il n'y a pas de différenciation sans polarité », cet axiome de Büning (1952) trouve une nouvelle confirmation, si besoin est encore, dans le type de différenciation embryonnaire d'*Allomyces*.

2. *Développement végétatif.*

La croissance et la différenciation des hyphes d'*Allomyces* sont conformes au type général observé chez les autres champignons. La croissance est confinée à l'apex, comme l'a montré Reinhardt (1892), pour la première fois, dans les hyphes fongiques. Le matériel cellulaire synthétisé en zone subapicale est transporté à l'apex en croissance et ce transfert est activé par la formation de vacuoles dans les zones distales des hyphes (Ternetz 1900). Les hyphes végétatifs présentent ainsi une différenciation cytologique et fonctionnelle en une zone proximale à cytoplasme dense (fig. 3, à droite), elle-même subdivisée en portion apicale (environ 10μ) de croissance et portion subapicale (env. 100μ) de synthèse et transport cytoplasmiques (Smith 1924; Ryan et coll. 1943; Zalokar 1959b) et une zone distale, plus âgée, génératrice de vacuoles. Dans le point de croissance apical de la première zone s'effectue un dépôt continu de nouveau matériel (chitine, etc.) de construction de la paroi cellulaire en extension alors que la portion subapicale, riche en mitochondries et génératrice de cytoplasme neuf, est le siège des multiplications nucléaires. L'ensemble de la zone proximale peut donc être considéré comme l'équivalent fonctionnel de la zone méristématique d'un point végétatif de plante supérieure. Par contre, la zone distale vacuolée, avec ses noyaux généralement au repos et en voie d'endopolyploïdisation (Turian 1959), peut correspondre au tissu parenchymateux d'une plante supérieure.

On peut naturellement s'attendre à ce qu'une part importante de la différenciation biochimique de l'apex hyphal soit orientée vers la synthèse des constituants de la paroi, impliquant une prédominance de l'anabolisme glucidique et une concentration spéciale des enzymes nécessaires dans cette zone de croissance offrant ainsi un exemple de différenciation enzymatique. Au niveau de la zone proximale subapicale, cette différenciation est essentiellement en relation avec l'intense activité de synthèse cytoplasmique nécessaire à la croissance du point apical

et se traduit cytochimiquement par sa richesse en composés sulfhydrilés et en acide ribonucléique. Le rôle de ces substances dans les synthèses protéiques est bien connu (Brachet 1957). De plus, la synthèse même de l'acide ribonucléique et de ses précurseurs serait active dans cette zone, ce qui permet de comprendre la difficulté d'incorporation de l'uridine-C¹⁴ rencontrée par Zalokar (1959b) dans cette zone hyphale chez *Neurospora*, par effet de répression.

La différenciation biochimique de la zone distale s'exprime par les substances caractéristiques dissoutes et accumulées dans ses vacuoles (métabolites terminaux, produits de déchet, etc.) ainsi que par la présence de granules lipidiques tenant souvent en dissolution des pigments liposolubles, caroténoïdes entre autres. Ces granules lipidiques deviennent de grosses gouttelettes huileuses dans les zones distales plus âgées. Ces dernières ne contiennent plus que quelques grosses vacuoles confluentes voire une seule rejetant le cytoplasme et ses rares noyaux le long des parois hyphales.

3. Différenciation reproductive.

Les facteurs conditionnant le passage de l'état végétatif à l'état reproducteur ne sont pas encore bien connus chez les Plantes supérieures (rôle des facteurs physiques, température, lumière, etc. et hormonaux dans l'induction florale, voir Lang 1959; Sinnott 1960).

Il en est de même chez les Végétaux inférieurs, les Champignons en particulier, où l'on devra encore distinguer reproduction asexuée et reproduction sexuelle. Le passage de l'état végétatif à l'un ou l'autre de ces deux types pose la même exigence préalable de nutrition active et d'environnement favorable (Hawker 1958). Mais cette exigence est moins complexe dans le cas du passage à la reproduction asexuée, telle que la conidiation, que dans le cas de la sexualisation requérant sans doute une différenciation enzymatique plus poussée. C'est ce qui explique que le stade de développement dit imparfait (asexué) peut être atteint dans des conditions de croissance qui ne diffèrent que peu de celles du développement purement végétatif alors que le stade dit parfait (sexué) requiert des conditions souvent bien différentes et impliquant un complexe équilibre de facteurs physiques et chimiques.

Contrastant avec d'autres organismes fongiques, spécialement les Champignons supérieurs, *Allomyces* n'offre pas d'exigences particulières pour passer de l'état végétatif à l'état reproducteur. De plus, différen-

tion reproductive asexuée et sexuelle ne diffèrent pratiquement pas quant à leurs exigences nutritives (Turian 1955a); elles ne sont cependant pas exactement comparables car produites, chez *Allomyces*, par deux phases distinctes de développement, la première sporophytique, la seconde gamétophytique (voir différenciation phasique).

En cultures ordinaires, même sur milieu synthétique minimal (Machlis 1953), la transition du végétatif au reproducteur s'effectue spontanément chez *Allomyces*, en simple fonction du développement progressif de l'organisme. La transition se manifeste, à l'examen microscopique, par l'élargissement «en masse» des extrémités hyphales précédemment cylindriques. Cette transformation affecte en premier les hyphes plus âgés de ramifications latérales. Comme chez d'autres Phycomycètes aquatiques, les Saprolegniales en particulier (Klebs 1896; Moreau 1939), il est possible de l'activer artificiellement par transfert du mycélium porteur d'hyphes végétatifs d'un milieu riche et à forte pression osmotique en un milieu pauvre et hypotonique tel qu'une solution minérale diluée ou même l'eau distillée (Turian 1955a, 1957b). Cette induction reproductive artificielle provoque la sexualisation rapide (dès après 2-3h.) de tous les apex végétatifs du gamétophyte d'*Allomyces*, y compris mais en dernier, la plupart des apex des hyphes terminaux en croissance active. Sur le plan cytochimique, cette sexualisation d'*Allomyces* se manifeste essentiellement par la transformation des apex cylindriques en massues de cytoplasme dense et fortement basophile, donc présumément riche en acide ribonucléique.

4. Différenciation sexuelle.

Ce problème se présente différemment selon qu'on a affaire à une espèce dioïque, à sexes séparés sur deux individus et à déterminisme génétique de type hétérochromosomique (FFMx — FFMxMx) ou à une espèce monoïque, à sexes réunis sur un même individu et à déterminisme génétique indirect, reposant sur une balance des réalisateurs sexuels (F = M) (Chodat 1942, Goldschmidt 1958).

Allomyces, moisissure bisexuée hermaphrodite, se rattache à la seconde catégorie, avec la particularité de différencier ses deux sexes en position superposée de type épigyne (*A. macrogynus*) ou hypogyne (*A. arbuscula*). Cette disposition sexuelle peut être considérée comme l'homologue haploïde, en phase gamétophytique, de celle présentée

par les primordias sexuels diploïdes, androcée et gynécée, des fleurs bisexuées de nombreuses Plantes supérieures en phase sporophytique.

La position réciproque des sexes chez *Allomyces* étant une propriété spécifique doit donc être sous contrôle génétique primaire, ainsi que l'ont prouvé les expériences d'hybridation interspécifique d'Emerson et Wilson (1954). Par contre, le processus de différenciation concerne essentiellement le cytoplasme, les noyaux étant en principe tous égaux au départ car tous issus du même noyau initial de la zoospore haploïde. Nos recherches ont montré que cette différenciation cytoplasmique s'effectue en deux temps :

- a) induction, par facteurs d'origine interne (auto-induction) ou externe, de modifications biochimiques localisées (chimio-différenciation), suivie de leur ségrégation polarisée (disjonction cytoplasmique bipolaire), selon un gradient à orientation génétiquement déterminée (épi — versus hypogynie), dans deux territoires cytoplasmiques distincts;
- b) cloisonnement séparant, dans deux cellules polyénergides distinctes (gamétanges), les cytoplasmes à métabolisme différentiel.

En fait, *Allomyces* offre un bel exemple, au niveau cénocytique d'organisation cellulaire, de différenciation par division différenciatrice ou cyto-différenciation. Celle-ci peut être définie comme la séparation spatiale, par division cellulaire différentielle, de deux qualités cytoplasmiques préalablement réparties gradientiellement le long d'un axe bipolaire. Les Végétaux chlorophylliens présentent de nombreux cas de cyto-différenciation par division inégale, parmi lesquels la différenciation des idioblastes (cellules pigmentées) chez le ricin (Bloch, 1948), celle des poils absorbants à partir des trichoblastes dans les racines de Monocotylédones, des cellules stomatiques en général, des alternatives cellule végétative — cellule reproductrice dans les grains de pollen et cellule incolore — cellule chlorophyllienne dans les feuilles des sphaignes (voir Büning 1952), sans oublier la première division des spores d'*Equisetum* (Nienburg 1924) ou de l'œuf de *Fucus* (Whitaker 1940) et la première segmentation de l'œuf de divers Animaux (Brachet 1944).

Le problème de la différenciation sexuelle chez *Allomyces* est donc bien, en définitive, un problème de différenciation embryonnaire au sens de Goldschmidt (voir p. 237). Comme tel, il se ramène essentiellement à la recherche de la divergence biochimique primaire responsable et sous-jacente de l'expression phénotypique secondaire. Les critères

visibles du phénotype mâle d'*Allomyces* sont (Turian 1961c): taille réduite, pigmentation jaune à caroténoïdes, précoce multiplication des

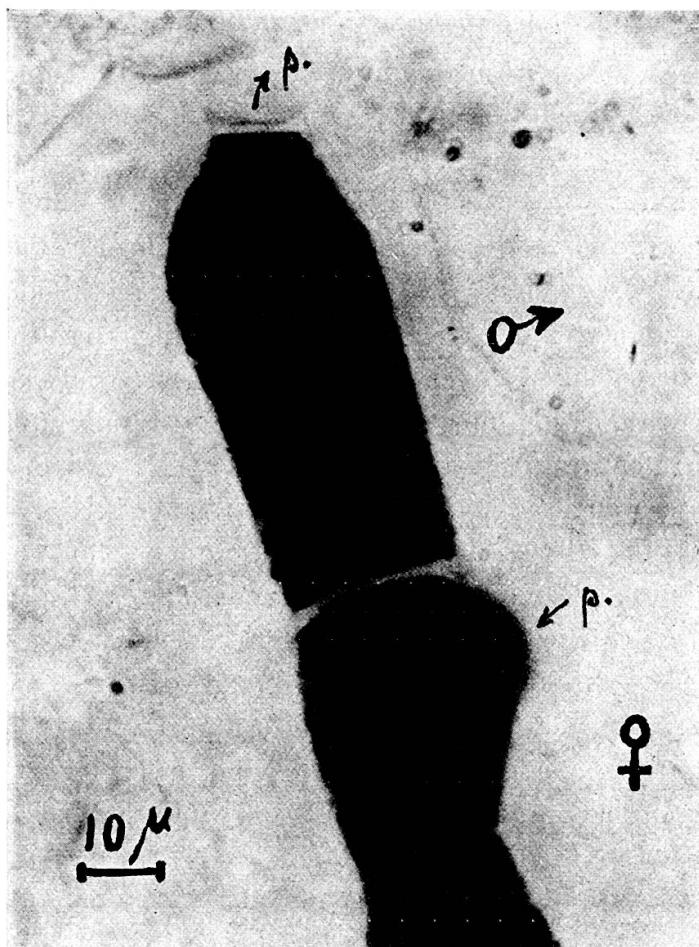


Fig. 4.

Microphotographie de l'abondance des gamètes mâles (♂) par unité de volume dans le gamétange épigyne d'*Allomyces macrogynus* Emers. au stade de clivage (prélibération). Fixation au Champy (osmio-chromique) et coloration à la fuchsine acide anilinée.

p = papille polysaccharidique d'émergence gamétique.

noyaux assurant un grand nombre de gamètes par unité de volume (fig. 4) (loi biologique très générale dans les organes mâles), nombre réduit de mitochondries Nadi-positives et faible proportion finale de matière basophile concentrée dans de minces corps paranucléaires gamétiques. Pour la femelle, les caractères sont soit négatifs, tels qu'absence de pigmentation et de multiplication nucléaire (ou réduite), soit positifs, tels que taille plus grande, plus forte proportion de mitochon-

dries Nadi-positives et formation de plus gros corps paranucléaires basophiles dans les gamètes (fig. 2).

Parmi les caractères positifs du gamétange mâle comparé à l'organe femelle, celui de la multiplication nucléaire sélective, ne serait-ce que par le fait de sa généralité biologique, nous est apparu comme le critère majeur de la différenciation mâle. Nous avons considéré les autres caractères comme étant subordonnés à sa réalisation, soit préalablement, comme la pauvreté en mitochondries Nadi-positives, soit consécutivement, comme la faible basophilie cytoplasmique finale et l'accumulation de caroténoïdes, expression visible d'une déviation métabolique critique.

Il s'ensuit, qu'en tenant compte du finalisme inhérent à tout processus de développement (fig. 1), la multiplication sélective des noyaux à un certain stade de ce développement (post-septation à granulation uniforme, Turian 1957b) peut être considérée comme l'objectif cytophysiologique majeur de la différenciation mâle, à la réalisation duquel doivent nécessairement concourir tous les processus biochimiques différentiels ségrégés dans la zone protoplasmique présomptivement mâle. En conséquence, on peut s'attendre à ce que cette réalisation conditionne le choix du critère final de la différenciation sexuelle prise dans son ensemble. Sur le plan cytologique, ce critère pourra être le rapport nucléo-cytoplasmique ou mieux, le rapport nucléo-paranucléaire, plus proche chez *Allomyces* de la réalité du plan biochimique, à savoir la valeur du rapport acide désoxyribonucléique (ADN)/acide ribonucléique (ARN). D'après les critères de différenciation sexuelle énumérés plus haut, on pouvait s'attendre à ce que les valeurs des rapports biochimiques ADN/ARN mesurés dans les gamétanges et gamètes mâles soient à l'image des valeurs cytologiques, c.à.d. plus élevées que dans les organes femelles correspondants. C'est ce qu'ont prouvé des extractions et mesures récentes indiquant une valeur presque double du rapport ADN/ARN dans les gamètes mâles (12,8 %) que dans les gamètes femelles (6,9 %) des souches monosexuées (Turian 1961b).

La formulation conceptuelle de la différenciation sexuelle chez *Allomyces*, telle que nous venons de l'exposer ci-dessus, a été établie sur la base d'observations d'ordre cytologique et cytochimique accumulées depuis 1955. Elles ont fourni le cadre opérationnel aux indispensables vérifications expérimentales que nous avons abordées dès 1958. Ces vérifications ont porté avant tout sur les deux extrémités du parcours cytophysiologique de la différenciation, suivies de la tentative actuelle

de mettre en évidence les chaînes métaboliques, ou quelques-unes tout au moins, qui les relient causalement.

Très tôt, nous avons été porté à mettre en relation la déficience Nadi-négative ou carence oxydative de la majorité des mitochondries du territoire cytoplasmique mâle avec la nature du différentiel biochimique de départ, le déclancheur ou « trigger » des voies métaboliques mitogènes du cytoplasme mâle.

Pour réaliser la vérification de la double corrélation présumée entre la déficience de la réaction cytochimique de Nadi et la déficience de la cytochrome oxydase, d'une part, entre le taux d'activité de cet enzyme-clé de la respiration et la déviation métabolique mitogène d'autre part, il était nécessaire de disposer de jeune cytoplasme potentiellement mâle, en quantité suffisante et à l'exclusion de cytoplasme potentiellement femelle. Pour le réaliser, nous avons heureusement pu bénéficier des souches monosexuées, mâles (à 92%) ou femelles (à 98%), obtenues par hybridation interspécifique, *A. macrogynus* × *A. arbuscula* (Emerson et Wilson 1954).

En effectuant les tests enzymatiques comparatifs avec des homogénats de jeunes cultures au début de leur sexualisation, il nous a été possible de confirmer l'existence d'une déficience cytoplasmique mâle non seulement de l'activité cytochrome oxydasique mais aussi de l'activité d'une enzyme du cycle de Krebs, l' α -cétoglutarate oxydase (Turian 1960 *a* et *b*). Cette double déficience a pour première conséquence une production fortement accrue (presque double) d'acide lactique par la souche mâle (Turian 1960*b*), révélatrice d'un état prédominant de glycolyse aérobie dans le cytoplasme polarisé dans le sens mâle.

Il ressort donc des faits établis qu'au moins deux activités enzymatiques oxydantes faisant partie du système multienzymatique mitochondrial (Green 1959) sont nettement déficientes dans le cytoplasme potentiellement mâle. En admettant que le blocage métabolique ainsi déterminé, du cycle de Krebs en particulier, constitue le différentiel sexuel biochimique primaire, force est de constater que ce dernier est lié à une lésion particulière, mitochondrienne. On peut dès lors entrevoir le rôle déterminant des mitochondries en tant que véhicules de la déficience oxydative initiale, lors de la ségrégation polaire des potentialités sexuelles intervenant à l'origine de la différenciation chez les espèces sauvages normalement bisexuées (voir plus haut). Mais là, il n'est pas encore possible de trancher entre les deux hypothèses possibles concernant

le mécanisme cytogénétique de ségrégation polaire (Turian 1961a). La première hypothèse admet la ségrégation à partir d'une population initialement hétérogène de mitochondries, c.à.d. comportant déjà une certaine proportion de mitochondries déficientes (ox^-); la ségrégation mitochondrienne se faisant sous l'influence directe et le long d'un gradient de distribution polaire, sous contrôle génétique primaire. La seconde hypothèse admettrait la distribution gradientielle primaire d'une propriété particulière du cytoplasme ou d'une déficience co-enzymatique quelconque, génétiquement déterminée, capable d'induire secondairement les déficiences enzymatiques (ox^-) au niveau des mitochondries initialement intactes, dans une zone cytoplasmique donnée, orientée ainsi dans le sens de la différenciation mâle. Cette 2^e hypothèse est favorisée par l'observation de germinations parthénogénétiques de gamètes femelles (ox^-) des types sauvages, capables de redonner des gamétophytes bisexués (mitochondries ox^+/ox^-).

La déficience du cycle de Krebs dans le cytoplasme mâle requiert le fonctionnement d'une ou plusieurs voies métaboliques alternatives capables d'assumer un rôle compensatoire du double point de vue énergétique et biosynthétique. Nous avons récemment pu mettre en évidence l'une de ces voies, celle du cycle glyoxylique (Turian 1960c, 1961a). Par ses deux fonctions enzymatiques, isocitratase et synthétase malique (malate synthétase), ce cycle procure un shunt au cycle de Krebs (avec jonction au niveau de l'acide malique), consommateur d'acétate (acetyl-coenzyme A) et générateur d'énergie compensatoire (Krebs et Lowenstein 1960). L'acide glyoxylique peut, en outre, donner naissance, par transamination avec lalanine (Turian 1961a), à la glycine, l'important précurseur des bases puriques et surtout de la thymine de l'ADN, sans compter son incorporation possible dans les protéines et les porphyrines (Fruton et Simmonds 1958).

Une seconde voie compensatoire semble présenter une certaine importance aussi. Il s'agit du shunt des pentoses dont la première étape enzymatique, celle de la glucose déshydrogénase (avec coenzyme II ou TPN), a été mise en évidence chez *Allomyces* (Turian 1962) et dont le rôle générateur tant du ribose que du désoxyribose méritera de plus amples recherches.

Les shunts métaboliques mentionnés constituent les chaînes biochimiques de liaison entre le déclic initial (« trigger ») de déviation métabolique associé à la lésion, préexistante ou induite, du système

multienzymatique mitochondrial, d'une part, et l'objectif biochimico-cytologique de la différenciation sexuelle décrit plus haut (synthèses différentielles d'acides nucléiques), d'autre part. Par la biosynthèse accrue de la glycine et peut-être aussi des pentoses et d'autres métabolites intermédiaires critiques, ces chaînes peuvent assurer le nécessaire accroissement de synthèse d'ADN requis par les mitoses du jeune gamétange mâle, au détriment (antagonisme) de la synthèse finale d'ARN, laquelle est ainsi plus importante dans le gamétange femelle en voie de maturation. Ces deux processus biosynthétiques, apparemment antagonistes, contribuent tous deux à l'expression finale du rapport sexuel ADN/ARN dont les valeurs différentes ont été données plus haut.

A l'appui du rôle fondamental du métabolisme des acides nucléiques dans la différenciation sexuelle chez *Allomyces*, il faut encore mentionner que le sens, mâle ou femelle, de cette différenciation peut être influencé par des agents chimiques exogènes se rattachant tous, de plus ou moins près, au métabolisme des acides nucléiques. Parmi les substances à effet masculinisant, tant dans les souches sauvages potentiellement bisexuées que dans la souche femelle (effet de réversion sexuelle), signalons, dans l'ordre de proximité décroissante par rapport à l'ADN: la thymine (Turian 1958), l'acide folique, la glycine (surtout en présence d'acide folique), l'acétate (surtout avec le coenzyme A), le malonate et l'arsénite (tous deux inhibiteurs du cycle de Krebs) (Turian 1960c). Comme agents féminisants (ou répresseurs de masculinisation), trois seulement ont manifesté un certain effet, le glucose (répresseur du cycle glyoxylique), la sulfanilamide et la ptéroptérine (agents antifoliques).

Second caractère positif du gamétange mâle, l'accumulation de pigments caroténoïdes (γ -carotène plus traces de β -carotène, selon Emerson et Fox (1940), ainsi que de lycopène et δ -carotène, selon Turian et Haxo 1954)), peut être considérée comme l'expression visible d'une fin de synthèse accessoire à partir de molécules précurseurs tels qu'acétate, accumulés par refoulement (« feedback négatif ») consécutif au blocage du cycle de Krebs. Cantino et Hyatt (1953) ont donné une semblable interprétation de l'accumulation du γ -carotène dans leur mutant orange (mâle) de *Blastocladiella*. Elle est en accord avec ce que l'on sait de la biochimie comparée des caroténoïdes (précurseur acétique chez *Phycomyces*, selon Schopfer et Grob (1952) et chez *Mucor*, selon Grob et Bütler (1954)) et corrobore les données enzymatiques concernant la défici-

cience de fonctionnement du cycle de Krebs dans le cytoplasme « orange » de *Blastocladiella* (Cantino 1953) et mâle d'*Allomyces* (Turian 1960b). Une telle interprétation ne préjuge par ailleurs pas du rôle fonctionnel de traces de caroténoïdes dans les manifestations de la sexualité mâle (motilité gamétique, Turian 1952).

En résumé, l'étude plus approfondie de la différenciation sexuelle chez *Allomyces* nous a permis de mettre en évidence le rôle déterminant des lésions et alternatives métaboliques pour la réalisation des objectifs de cette différenciation, plus particulièrement la différenciation dans le sens mâle, avec la multiplication nucléaire sélective qu'elle implique. A la lumière de ces faits nouveaux et des connaissances récemment acquises sur les mécanismes de contrôle du métabolisme (Sympos. Ciba Foundation 1959), il est possible de proposer une première formulation des processus déterminants la différenciation mâle chez *Allomyces*: *lésion oxydative provoquant un refoulement (« negative feedback ») inducteur, par dérépression, de voie(s) métabolique(s) alternative(s)*. En bref, la déficience du cycle de Krebs provoquerait une accumulation d'acétate endogène inducteur du cycle glyoxylique (Turian 1961a). Inversément, la différenciation femelle correspondrait à un état de répression des voies métaboliques alternatives, avec emprunt principal de la voie orthodoxe glucose — cycle de Krebs.

Une telle formulation est révélatrice du plan nouveau sur lequel évolueront de plus en plus les recherches futures sur les voies de la différenciation, le plan de la cybernétique biologique!

5. Différenciation phasique.

Cette différenciation concerne le protoplasme (noyau + cytoplasme), générateur soit d'une phase de développement gamétophytique, haploïde et porteuse d'organes sexuels, soit d'une phase sporophytique, diploïde et porteuse d'organes asexués ou sporanges.

Cette alternative n'est pas nécessairement liée au nombre, haploïde ou diploïde, des chromosomes (cas des gamétophytes diploïdes chez les Mousses, von Wettstein (1924) et chez *Allomyces*, Sost (1955)), mais peut dépendre des conditions de l'environnement anatomique, au moins chez les Mousses (voir Sinnott 1960). En fait, on ne sait rien de son déterminisme interne.

Chez *Allomyces*, une comparaison de l'activité respiratoire des phases gamétophytique et sporophytique de développement a montré que

l'efficience respiratoire ou consommation d' O_2 relative au nombre chromosomique est plus haute chez les plantules gamétohytiques que dans les plantules sporophytiques d'âge physiologique correspondant (Turian et Chodat 1959). Cette étude mériterait d'être complétée par des mesures similaires effectuées sur des plantules gamétohytiques diploïdes.

Cependant, les relations causales qui président à la réalisation de l'expression morphologique alternative sont encore bien obscures. En fait, leur portée dépasse le cadre de la différenciation pure pour atteindre celui, encore plus complexe, du développement organique intégré.

*Institut de Botanique générale,
Université de Genève.*

BIBLIOGRAPHIE

- BLOCH, R. 1948. The development of the secretory cells of *Ricinus* and the problem of cellular differentiation. *Growth* 12: 271-284.
- BLONDEL, B. et G. TURIAN. 1958. Etude sur le champignon *Allomyces macrogynus* Em. 4^e Congrès intern. Microscopie électronique, Berlin, Bd. II: 507-509.
- and G. TURIAN. 1960. Relation between basophilia and fine structure of cytoplasm in the fungus *Allomyces macrogynus* Em. *Jour. biophys. biochem. Cytol.* 7: 127-134.
- BRACHET, J. 1944. *Embryologie chimique*. Masson & Cie. 509 p.
- 1957. *Biochemical Cytology*. Acad. Press Inc., New-York, 516 p.
- BRENNER, S., JACOB, F. and M. MESELSON. 1961. An unstable intermediate carrying information from genes to ribosomes for protein synthesis. *Nature* 190: 576-581.
- BUNNING, E. 1952. Morphogenesis in Plants. *Survey of Biological Progress* II: 105-140.
- 1953. *Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze*. Springer Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 539 S.
- BURNETT, J. H. 1953. Oxygen consumption during sexual reproduction of some Mucoraceae. *New Phytol.* 52: 58-64.
- 1956. Carotene and sexuality in Mucoraceae, especially in *Phycomyces blakesleeanus*. *New Phytol.* 55: 45-49.
- BUVAT, R. 1950. La dédifférenciation des cellules végétales. *L'Année Biol.* 26: 399-412.
- CANTINO, E. C. 1951. Metabolism and morphogenesis in a new *Blastocladiella*. *Ant. v. Leeuwenhoek* 17: 325-362.
- 1953. The role of metabolism and α -ketoglutarate oxidase in the growth and differentiation of the aquatic Phycomycete *Blastocladiella emersonii*. *Trans. N. Y. Acad. Sci.* 15: 159-163.
- 1956. The relation between cellular metabolism and morphogenesis in *Blastocladiella*. *Mycologia* 48: 225-240.

- CANTINO, E. C. 1961. The relationship between biochemical and morphological differentiation in non-filamentous aquatic fungi. *Sympos. Soc. Gen. Microbiol.* XI: 243-271.
- and HYATT, M. T. 1953. Carotenoids and oxidative enzymes in the aquatic Phycomycetes *Blastocladiella* and *Rhizophlyctis*. *Amer. J. Bot.* 40: 688-694.
- and HORENSTEIN, E. A. 1956. Gamma and the cytoplasmic control of differentiation in *Blastocladiella*. *Mycologia* 48: 443-446.
- and TURIAN, 1959. Physiology and development of lower fungi (Phycomycetes). *Ann. Rev. Microbiol.* 13: 97-124.
- and G. TURIAN. 1961. A role for glycine in light stimulated nucleic acid synthesis by *Blastocladiella emersonii*. *Arch. Mikrobiol.* 38: 272-282.
- CHODAT, F. 1942. Problèmes du déterminisme phénotypique du sexe chez les Végétaux. *Arch. Julius Klaus-Stiftung* 17: 496-512.
- COCHRANE, W. M. 1958. *Physiology of fungi*. J. Wiley & Sons, Inc., New-York, 524 p.
- DODGE, B. O. 1932. The non-sexual and the sexual functions of microconidia of *Neurospora*. *Bull. Torrey Bot. Club* 59: 347-360.
- EMERSON, R. 1941. An experimental study of the life cycles and taxonomy of *Allomyces*. *Lloydia* 4: 77-144.
- 1955. *Aspects of Synthesis and order in Growth*, VIII. *The biology of water molds*, 171-208. Edit. D. Rudnick, Princeton University Press.
- and D. L. FOX. 1949. γ -carotene in the sexual phase of the aquatic fungus *Allomyces*. *Proc. Roy. Soc. London*, Ser. B, 128: 275-293.
- and C. M. WILSON. 1954. Interspecific hybrids and the cytogenetics and cytobotany of *Euallomyces*. *Mycologia* 46: 393-434.
- ERIKSON, D. 1949. The morphology, cytology, and taxonomy of the Actinomycetes. *Ann. Rev. Microbiol.* 3: 23-54.
- FISCHBERG, M. and A. W. BLACKLER. 1961. How cells specialize. *Scient. American* 205: 124-140.
- FOSTER, J. W. 1956. Morphogenesis in bacteria: some aspects of spore formation. *Quart. Rev. Biol.* 31: 102-118.
- FRUTON, J. S. and S. SIMMONDS. 1958. *General Biochemistry*. J. Wiley & Sons, Inc., 2nd ed., New-York, 1077 p.
- GANESAN, A. T., H. HOLTER and C. ROBERTS. 1958. Some observations on sporulation in *Saccharomyces*. *Compt. Rend. Trav. Labor. Carlsberg* 31: 1-6.
- GAUTHERET, R. J. 1955. The nutrition of plant tissue cultures. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6: 433-484.
- 1959. *La culture des tissus végétaux. Techniques et réalisation*. Masson & Cie, Paris.
- GOLDSCHMIDT, R. B. 1958. *Theoretical Genetics*. Univ. of California Press, 563 p. (voir p. 462).
- GOODWIN, T. W. 1952. Studies in carotenogenesis. 3. Identification of the minor polyene components of the fungus *Phycomyces Blakesleeanus* and a study of their synthesis under various cultural conditions. *Biochem. J.* 50: 550-560.
- GREEN, D. E. 1959. Electron transport and oxidative phosphorylation. *Adv. in Enzymol.* 21: 73-129.

- GRIGG, G. W. 1960. The control of conidial differentiation in *Neurospora crassa*. *J. Gen. Microbiol.* 22: 662-670.
- GROB, E. C. und R. BUTLER. 1954. Über die Biosynthese des β -Carotins bei *Mucor hiemalis* Wehmer. *Helv. Chim. Acta* 37: 1908-1912.
- HÄMMERLING, J. 1955. *Biol. Zbl.* 74: 545-554, cité par A. LANG, Entwicklungsphysiologie, *Fortschr. Botanik* 18: 289-328.
- HATCH, W. R. 1935. Gametogenesis in *Allomyces arbuscula*. *Ann. Bot.* 49: 623-649.
- 1938. Conjugation and zygote germination in *Allomyces arbuscula*. *Ann. Bot., N.S.* 2: 583-614.
- HAWKER, L. E. 1958. The physiology of reproduction in fungi. *Cambridge Monogr. in Exptl. Biol.* 6, Cambridge Univers. Press, 128 p.
- HAXO, F. T. 1952. Carotenoid formation by mutant strains of *Neurospora crassa*. *Biol. Bull.* 103: 286.
- and G. TURIAN. 1952. Carotenoids in *Neurospora*. Unpublished results.
- HIRSCH, H. M. 1954. Environmental factors influencing the differentiation of protoperithecia and their relation to tyrosinase and melanin formation in *Neurospora crassa*. *Physiol. Plantarum* 7: 72-97.
- HOFSTEN, A. v. and B. v. HOFSTEN. 1958. Factors influencing cell division and vegetative morphogenesis of *Ophiostoma multiannulatum*. *Physiol. Plantarum* 11: 106-117.
- HRUSHOVETZ, S. B. 1956. *Canad. J. Botany* 34: 321-327, cité par COCHRANE, 1958, p. 389.
- JINKS, J. L. 1959. *J. Gen. Microbiol.* 20: 223-236, cité par DAY, P. R. 1960. *Ann. Rev. Microbiol.* 14: 9.
- KATO, Y. 1957. Experimental studies on rhizoid-differentiation of certain ferns. *Øyton* (Argentina) 9: 25-40.
- KELLENBERGER, E. 1960. The physical state of the bacterial nucleus. *Sympos. Soc. Gen. Microbiol.* X: 1-23.
- KING, J. T. and R. BRIGGS. 1955. Changes in the nuclei of differentiating gastrula cells as demonstrated by nuclear transplantation. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* 41: 321-325.
- KLEBS, G. 1896. *Die Bedingungen der Fortpflanzen bei einigen Algen und Pilzen*. Jena. 543 S.
- KNIEP, H. 1929. *Allomyces javanicus* n. sp., ein anisogamer Phycomycet mit Planogameten. *Ber. deutsch. bot. Ges.* 47: 199-212.
- KREBS, H. A. and J. M. LOWENSTEIN, 1960. The tricarboxylic acid cycle. Chapter 4 in D. M. GREENBERG, 1960, *Metabolic pathways*, vol. 1. Acad. Press, 572 p.
- LANG, A. 1959. Induction of reproductive growth in plants. Cité dans *Biochemistry of Morphogenesis*, Proceed. 4th intern. Congress of Biochemistry, Vienna, VI: 126-140.
- MACHLIS, L. 1953. Growth and nutrition of water molds in the subgenus *Allomyces*. II. Optimal composition of the minimal medium. *Amer. J. Bot.* 40: 450-460.
- and J. M. CRASEMANN. 1956. Physiological variation between the generations and among the strains of watermolds in the subgenus *Eualloomyces*. *Amer. J. Bot.* 43: 601-611.
- MILLER, J. J. 1959. Influence of certain nutritional factors on yeast sporulation. Proceed. IXth intern. Botan. Congress, Montréal, p. 264.

- MITCHELL, M. B., H. K. MITCHELL and A. TISSIÈRES. 1953. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* 39: 606, cité par WAGNER, R. P. and H. K. MITCHELL. 1955. *Genetics and Metabolism*. J. Wiley & Sons, Inc., New-York, 444 p.
- MOREAU, F., M. et M^{me}. 1939. Recherches sur les Saprolégniées. *Ann. Sci. Nat.*, sér. Botan. et Zoologie, 11^e série, t. 1: 221-358.
- MORTON, A. G., D. J. F. ENGLAND and D. A. TOWLER. 1958. The physiology of sporulation in *Penicillium griseofulvum* Dierckx. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 41: 39-51.
- NICKERSON, W. J. 1954. Experimental control of morphogenesis in Micro-organisms. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 60: 50-57.
- NIENBURG, W. 1924. Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung der *Equisetum*-spore. *Ber. deutsch. bot. Ges.* 42: 95-99.
- PAGE, R. M. 1956. Studies on the development of asexual reproductive structures in *Pilobolus*. *Mycologia* 48: 206-224.
- REINHARDT, M. O. 1892. Das Wachstum der Pilzhyphen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 23: 479-566.
- RITCHIE, D. 1947. The formation and structure of the zoospores in *Allomyces*. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 63: 168-205.
- RYAN, F. L., G. W. BEADLE and E. L. TATUM. 1943. The tube method of measuring the growth rate of *Neurospora*. *Amer. J. Bot.* 30: 789-799.
- RYTER, A. et E. KELLENBERGER. 1958. Etude au microscope électronique de plasma contenant de l'acide désoxyribonucléique. I. Les nucléoïdes des bactéries en croissance active. *Z. Naturforsch.* 13 b: 597.
- SCHAEFFER, P. 1961. *Le déterminisme génétique de la sporulation bactérienne étudié au moyen de la transformation*. Conférence Genève, Inst. Biophysique.
- SCHOPFER, W. H. 1928. Recherches sur la sexualité des Champignons. Le problème de la biochimie comparée du sexe. *Bull. Soc. bot. Genève*, 2^e sér. 20: 149-183.
- 1937. Recherches sur le métabolisme de l'azote d'un microorganisme acellulaire (*Phycomyces blakesleeanus* Bgf.). Le rôle des facteurs de croissance. *Protoplasma* 28: 381-434.
- et E. C. GROB. 1950. Recherches sur la biosynthèse des caroténoïdes chez un Microorganisme. Mise en évidence des précurseurs. *Experientia* 6: 419.
- et E. C. GROB. 1952. Sur la biosynthèse du β-carotène par *Phycomyces* cultivé sur un milieu contenant de l'acétate de sodium comme unique source de carbone. *Experientia* 8: 140.
- SINNOTT, E. W. 1960. *Plant Morphogenesis*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New-York, 550 p.
- SMITH, J. H. 1924. On the early growth rate of the individual fungus hypha. *New Phytol.* 23: 65-79.
- SÖRGEL, G. 1937. Untersuchungen über den Generationswechsel von *Allomyces*. *Zeitschr. f. Bot.* 31: 404-446.
- SOST, H. 1955. Über die Determination des Generationswechsels von *Allomyces arbuscula* (Butl.) (Polyploidieversuche). *Arch. f. Protist.* 100: 541-564.
- SPIEGELMAN, S. 1948. Differentiation as the controlled production of unique enzymatic patterns. *Sympos. Soc. Exptl. Biol.*, Cambridge Univ. Press, II: 286-325.

- STEWARD, F. C. 1958. Growth and organized development of cultured cells. III. Interpretations of the growth from free cell to carrot plant. *Amer. J. Bot.* 45: 709-713.
- M. O. MAPES and K. MEARS. 1958. II. Organization in cultures grown from freely suspended cells. *Amer. J. Bot.* 45: 705-708.
- STUMM, C. 1958. Die Analyse von Genmutanten mit geänderten Fortpflanzungseigenschaften bei *Allomyces arbuscula* Butl. *Zeitschr. f. Vererbslehre* 89: 521-539.
- TERNET, C. 1900. Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus* Pers. *Jahrb. Wiss. Bot.* 35: 273-312.
- THAXTER, R. 1892. On the *Myxobacteriaceae*, a new order of Schizomycetes. *Bot. Gaz.* 17: 389-406.
- 1904. Notes on the *Myxobacteriaceae*. *Bot. Gaz.* 37: 405-416.
- THIELKE, C. 1957. Über Morphosen bei *Aspergillus*. *Naturwiss.* 44: 521-522.
- 1958. Studien zur Entwicklungsphysiologie von *Aspergillus*. I. Sterigmenproliferation bei *Aspergillus repens*. *Planta* 51: 308-320.
- TOKUYASU, K. and E. YAMADA. 1959. *J. biophys. biochem. Cytol.* 5: 123-128, 129-134.
- TORREY, J. G. 1957. Cell division in isolated single plant cells in vitro. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 43: 887-891.
- TURIAN, G. 1950. Recherches sur la biosynthèse des caroténoïdes chez un bacille paratuberculeux. III. Inhibition de la pigmentation par la diphénylamine. *Helv. Chim. Acta* 33: 1988-1993.
- 1951. *Recherches sur la micro-action chimique chez les Mycobactéries*. Thèse Université Genève n° 1185.
- 1952. Caroténoïdes et différenciation sexuelle chez *Allomyces*. *Experientia* 8: 302.
- 1955a. Culture de la phase gamétophytique d'*Allomyces javanicus* en milieu synthétique liquide. *Compt. Rend. Acad. Sci.* 240: 1005-1007.
- 1955b. Sur la nature ribonucléique du corps paranucléaire et ses relations avec la différenciation du sexe chez *Allomyces javanicus*. *Compt. Rend. Acad. Sci.* 240: 2343-2345.
- 1956. Activation concomitante par l'hétéroauxine de la résorption du corps paranucléaire ribonucléique et de la germination des zygotes chez *Allomyces*. *Experientia* 12: 24.
- 1957a. Recherches sur l'action anticaroténogène de la diphénylamine et ses conséquences sur la morphogenèse reproductive chez *Allomyces* et *Neurospora*. *Physiol. Plantarum* 10: 667-680.
- 1957b. Recherches sur la morphogenèse sexuelle chez *Allomyces*. *Bull. Soc. bot. suisse* 67: 458-486.
- 1958. Recherches sur les bases cytochimiques et cytophysiologiques de la morphogenèse chez le champignon aquatique *Allomyces*. *Revue Cytol. Biol. vég.* 19: 241-272.
- 1959. Mitose végétative et action polyploïdisante de l'acide borique chez *Allomyces macrogynus*. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 21: 63-69.
- 1960a. Prédominance de la glycolyse aérobie et déficience oxydative lors de la différenciation gamétangiale mâle chez *Allomyces*. *Compt. Rend. Acad. Sci.* 250: 2412-2414.

- TURIAN, G. 1960b. Déficiences du métabolisme oxydatif et différenciation sexuelle chez *Allomyces* et *Neurospora*. Activité d'une DPN-déshydrogénase lactique chez *Allomyces*. *Path. et Microbiol.* 23: 687-699.
- 1960c. Indices d'un fonctionnement compensatoire du cycle glyoxylique lors de la différenciation mâle chez *Allomyces* et *Neurospora*. *Bull. Soc. bot. suisse* 70: 451-458.
- 1961a. Cycle glyoxylique, transaminase alanine-glyoxylate et différenciation sexuelle chez *Allomyces* et *Neurospora*. *Path. et Microbiol.* 24: 819-839.
- 1961b. Nucleic acids and sexual differentiation in *Allomyces*. *Nature* 190: 825.
- 1961c. Differentiation in the *Blastocladiaceae*. Recent Adv. in Botany, Sympos. IX Intern. Botan. Congress Montreal 1959, 304-308.
- 1962. Cytoplasmic differentiation and dedifferentiation in the fungus *Allomyces*. *Protoplasma* 54: 323-327.
- 1962. *Activité glucose-déshydrogénasique chez Allomyces*. Inédit.
- and F. T. HAXO. 1954. Minor polyene components in the sexual phase of *Allomyces javanicus*. *Bot. Gaz.* 115: 254-260.
- and E. C. CANTINO. 1959. The stimulatory effect of light on nucleic acid synthesis in the mould *Blastocladiella emersonii*. *J. Gen. Microbiol.* 21: 721-735.
- et F. CHODAT. 1959. Recherches comparatives sur la respiration des phases gamétochtique et sporophytique du développement chez *Allomyces*. *Physiol. Plantarum* 12: 70-81.
- WARD, J. M. 1959. *Biochemical systems involved in differentiation of the Fungi*. Proceed. 4th Intern. Congress Biochemistry, Vienna 1958, Pergamon Press, VI: 33-64.
- WARDLAW, C. W. 1952. *Phylogeny and Morphogenesis*. Macmillan and Co., Ltd, London, 536 p.
- 1955. *Embryogenesis in Plants*. Methuen, London, 381 p.
- WESTERGAARD, M. and H. HIRSCH. 1954. *Environmental and genetic control of differentiation in Neurospora*. Sympos. Colston Res. Soc. Bristol. 1954.
- WETTSTEIN, F. von. 1924. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. *Zeitschr. Ind. Abst. Vererb.* 31: 1-236.
- WHITAKER, D. M. 1931-1941. *Fucus* eggs. Voir WARDLAW, C. W., *Embryogenesis in Plants*, 1955.
- YOUNG, I. E. and P. C. FITZ-JAMES. 1959. *J. biophys. biochem. Cytol.* 6: 499-506, cité par H. F. LINSKENS, *Fortschr. Botanik* 22: 367.
- ZALOKAR, M. 1959a. Enzyme activity and cell differentiation in *Neurospora*. *Amer. J. Bot.* 46: 555-559.
- 1959b. Growth and differentiation of *Neurospora* hyphae. *Amer. J. Bot.* 46: 602-610.