

Recherches sur les caractères physiologiques d'une Mucorinée : les caractères sexuels secondaires d'ordre physiologique

Autor(en): **Schopfer, W.-H.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **43 (1934)**

Heft 2

PDF erstellt am: **25.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-29099>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Recherches **sur les caractères physiologiques d'une Mucorinée.** **Les caractères sexuels secondaires d'ordre physiologique.**

Par *W.-H. Schopfer.*

Institut botanique de l'Université de Berne.

Manuscrit reçu le 13 juin 1934.

Une Mucorinée en culture pure présente des caractères morphologiques qui servent à son identification : forme et dimensions des sporangiophores, des sporanges et des spores, dimensions et structure des zygotes, des hyphes, etc.

Ces Mucorinées sont, souvent aussi, caractérisées par des phénomènes d'ordre physiologique, physico-chimique et biochimique, qui sont plus ou moins étroitement spécifiques. Telle espèce croît sur un glucide déterminé qu'une autre espèce n'assimile ou ne fermente pas; elle se développe sur un milieu très concentré en sucre, lequel inhibe complètement une autre espèce. Ces phénomènes biochimiques liés au métabolisme du champignon s'extériorisent par un développement plus ou moins accentué : hauteur des sporangiophores, nombre des sporanges et des spores, poids de la matière organique produite par le métabolisme du champignon. Ils reposent en dernière analyse sur des différences dans l'activité enzymatique du champignon. Beaucoup de caractères morphologiques considérés comme stables sont ainsi sous la dépendance étroite et directe du milieu et sont en relation intime avec le métabolisme de l'organisme étudié.

Depuis 1910 (Korpatchewska), on a indiqué que les deux sexes de certaines Mucorinées hétérothalliques se comportaient différemment sur un milieu identique. Ces expériences sont à la base de la théorie dite chimique du sexe : les deux sexes présentent un dimorphisme biochimique et physico-chimique. Ce problème a soulevé, ces dernières années, de nombreuses controverses. Certains auteurs affirment que ces différences ne sont pas constantes, qu'elles apparaissent comme des accidents de culture. La grande plasticité morphologique et physiologique de ces organismes, leur sensibilité aux agents physiques extérieurs, lumière, température, etc., semblent justifier ce scepticisme. Les microorganismes sont évidemment d'un emploi facile, mais cependant des soins rigoureux doivent être donnés à la préparation des milieux de culture et à la conduite même des cultures, afin de réaliser des conditions d'expérience aussi rigoureusement semblables que possible.

Jusqu'à maintenant la constance de ces caractères ne fut étudiée qu'au travers de la reproduction asexuée, à l'aide d'inoculations faites à partir des spores seules. Kniep le premier attira l'attention sur le fait qu'une liaison de ces caractères avec le sexe ne peut être définitivement prouvée que si l'on montre la permanence de cette liaison au travers de la reproduction sexuée. Il tombe sous le sens qu'un caractère physiologique peut, même au travers de nombreuses « générations » asexuées, apparaître comme joint au sexe et au travers de la méiose se disjoindre.

Wesendonck, étudiant diverses souches de *Phycomyces blakesleeanus* liées génétiquement entre elles, indique précisément qu'une telle disjonction pourrait se produire. Il étudie la vitesse de germination des spores, l'aspect et le poids des cultures produites sur divers milieux et arrive à la conclusion que des différences existent certainement; les chiffres qu'il indique à ce sujet sont très démonstratifs : elles ne sont pas spécifiquement sexuelles, mais liées au sexe. « Es dürfte also ein Austausch in den Geschlechtschromosomen stattfinden und das Merkmal nicht spezifisch, aber doch geschlechtsgebunden sein. »

Les conclusions établies sur la base de cette étude génétique sont infiniment plus sérieuses que celles que d'autres auteurs ont tirées d'une étude de nombreuses souches, mais non liées génétiquement entre elles. Connaissant la platicité de ces Mucorinées et les spécificités de souches qui peuvent se manifester (à l'intérieur d'un même sexe), il n'est pas difficile de démontrer ou de croire démontrer qu'un caractère apparemment lié à un sexe peut également se retrouver chez le sexe opposé. Une telle observation n'a aucune valeur démonstrative. Un très grand nombre de générations obtenues par repiquage n'ont pas la valeur d'un seul croisement véritable.

Nous n'entendons pas discuter ici le problème du dimorphisme sexuel chimique dans son ensemble. Il est hors de doute que chez un très grand nombre d'espèces tant animales que végétales, le sexe se caractérise non seulement par la morphologie et la cytologie, mais encore par le métabolisme.

Le but de ce travail est de montrer que les caractères, étudiés au travers de la reproduction asexuée, ne sont pas de simples accidents de culture, mais qu'ils sont reproductibles à volonté. D'autre part nous essayons pour quelques caractères d'observer ce qui se passe lorsqu'ils sont transmis par voie sexuée.

Conditions de culture de *Phycomyces blakesleeanus* sur divers glucides. Milieu de Coons liquide avec 1 ‰ d'asparagine, 0,5 ‰ de sulfate de magnésium, 1,5 ‰ de phosphate acide de potassium. Les sucres sont en concentration quart normale.

Les Erlenmayer contiennent 15 cc. de solution. Milieu stérilisé 10 minutes à 110°. L'ensemencement se fait avec une grande quantité

de spores. Même nombre de gouttes et même pipette d'ensemencement pour tous les milieux.

Pour l'étude de la transmission des caractères par voie asexuée, nous avons utilisé les souches 46 (+) et 48 (—) de la 4^{me} génération; elles sont issues de la même zygote et ont maintenu leurs caractéristiques d'une façon remarquable. Il est d'ailleurs nécessaire de prendre comme point de départ un seul couple de souches, étudié d'une manière approfondie. Une seule série d'expériences ne permet jamais de tirer des conclusions définitives; il faut toujours avoir l'arrière-pensée qu'il s'agit d'accidents de culture.

Sucres utilisés.

Pentoses : Arabinose et xylose.

Hexoses : Glucose, fructose, mannose, galactose.

Dissacharides : Saccharose, lactose, maltose ordinaire et maltose puriss.

Trisaccharide : Raffinose.

En plus un essai avec inosite et avec rhamnose.

Après 7 jours de culture les résultats sont les suivants (en mg.) :

	(+)	(—)		(+)	(—)
maltose ord. . . .	61,5	58,5	lévulose	2	9
maltose puriss. . .	35	31	Inosite	faible	
saccharose	8	10	galactose	5	10
lactose	faible		glucose	6,5	11
mannose	12	13			
rhamnose	nul				
raffinose	7	13			

Le développement est excellent sur maltose même purifié et complètement privé de facteur accessoire de croissance. Le mycelium aérien atteint 2 à 3 cm.

Avec tous les autres sucres, développement très faible et émergence presque nulle. Le lactose en particulier, le fait a été vérifié maintes fois dans la suite, n'est pas assimilé.

Sur maltose, un dimorphisme très net se manifeste en ce qui concerne le poids en faveur du sexe (+) et par contre en faveur du sexe (—) en ce qui concerne le développement du mycélium aérien.

	maltose ordinaire		maltose puriss.	
	(+)	(—)	(+)	(—)
poids . .	61,5	58,5 mgr.	35	31 mgr.
haut. . .	1,5	7 cm.	1,5	2,5 cm.

Il semble que l'on doive séparer le caractère : *poids de la matière sèche* produite par le champignon et le caractère *développement du mycelium aérien* (manifestation qui est certainement liée à la respiration).

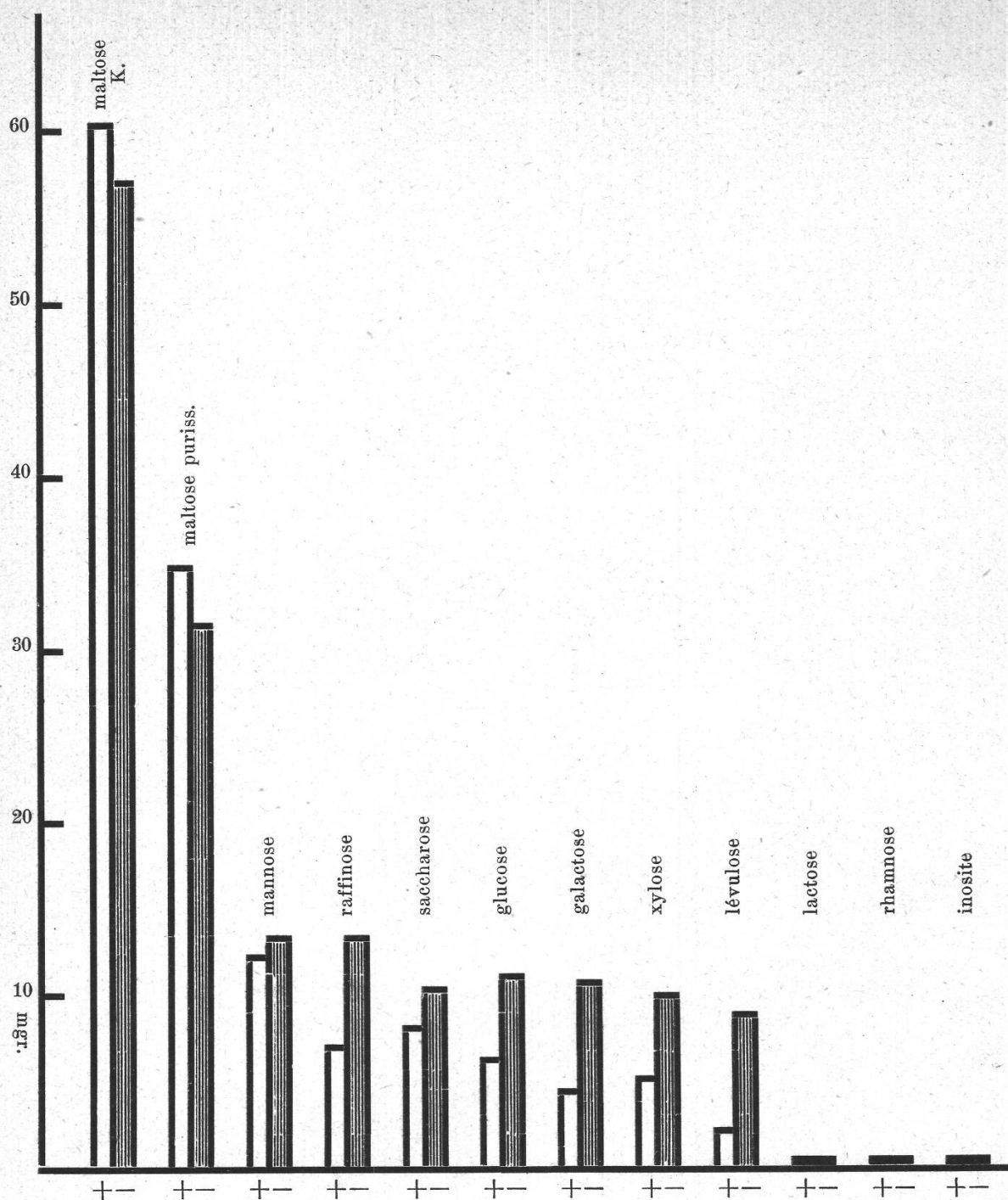


Fig. 1.
Influence des divers glucides.

Les deux caractères peuvent coïncider, mais peuvent également être disjoints.

Les recherches qui vont suivre ont été effectuées uniquement avec le maltose de Kahlbaum, qui, tout en étant considéré comme chimiquement pur, contient un facteur accessoire de croissance de nature vitaminique sans lequel le développement sur maltose est aussi mauvais qu'avec d'autres sucres. Ce milieu peut être considéré comme synthétique pour les recherches courantes; pour nous il introduit une inconnue

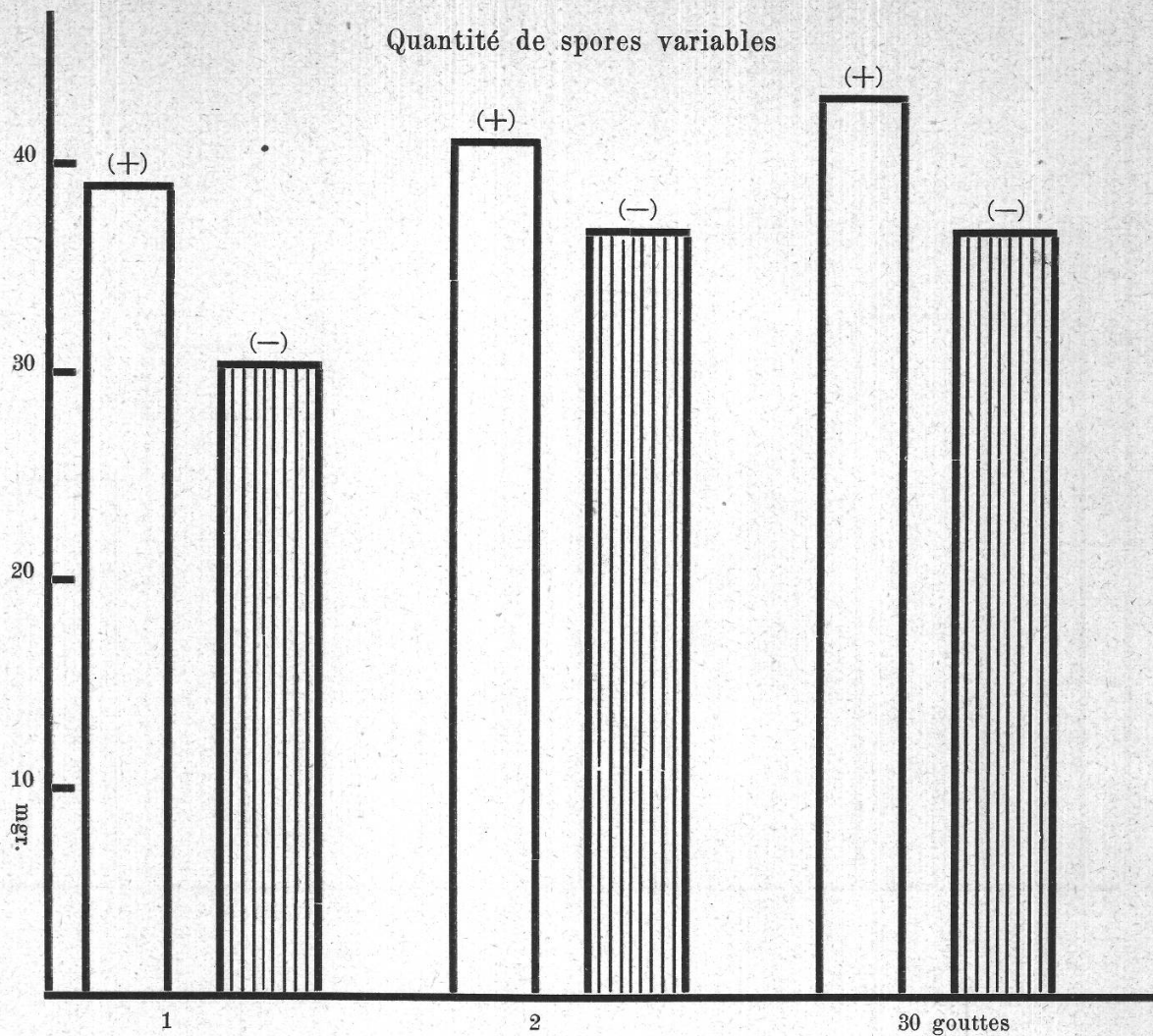


Fig. 2.

Influence de la quantité de sporesensemencées.

que nous n'avons pas éliminée, puisqu'elle est indispensable au bon développement du microorganisme. Comme elle se retrouve dans tous les essais, sa présence ne change rien aux conclusions et à leur validité.

Constance des différences observées sur maltose.

Huit expériences pour chaque sexe attestent que partout les mycéliums (—) sont très fortement développés avec de nombreux sporangiophores aériens et une teinte grise du mycélium submergé, alors que le sexe (+) présente un développement aérien beaucoup plus faible et une teinte jaune (carotinoïde) du mycelium submergé.

Poids, sexe (+) 125, 118, 116, 120, 122, 137, 126, 120 mg.

Moyenne **123 mg.**

sexe (—) 98, 95, 100, 96, 115, 117, 108, 102 mg.

Moyenne **103,9 mg.**

La concentration en maltose est de 6 %, la quantité de milieu de 50 cm³.

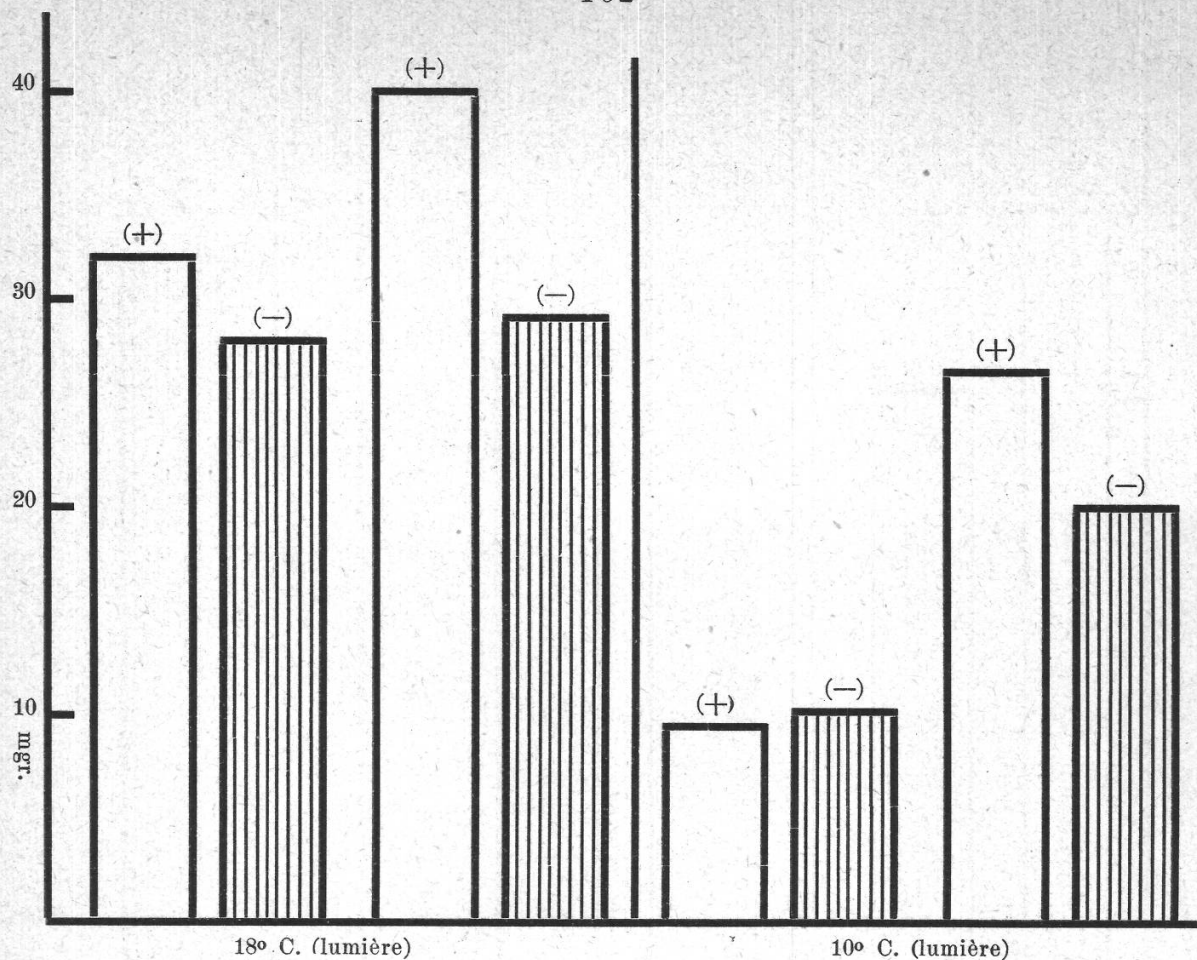


Fig. 3.
Influence de la température.

On peut donc considérer cette différence comme constante dans les conditions de culture données, avec les souches utilisées.

Influence de la quantité de spores inoculées.

Même milieu avec 6 % de maltose. La suspension de spores homogène est la même pour les trois essais.

Après 5 jours de culture les poids en mg. sont les suivants :

	1 goutte		3 gouttes		20 gouttes de suspension de spores	
	(+)	(-)	(+)	(-)	(+)	(-)
poids frais. . . .	353	300	390	382	450	343
poids sec	39	34,5	40,5	37	41,5	37
différence en faveur de (+)	13,04 %		9,46 %		12,16 %	

La quantité de sporesensemencées ne joue pas un grand rôle dans ce cas. L'augmentation de poids est minime et les différences entre les deux sexes restent les mêmes.

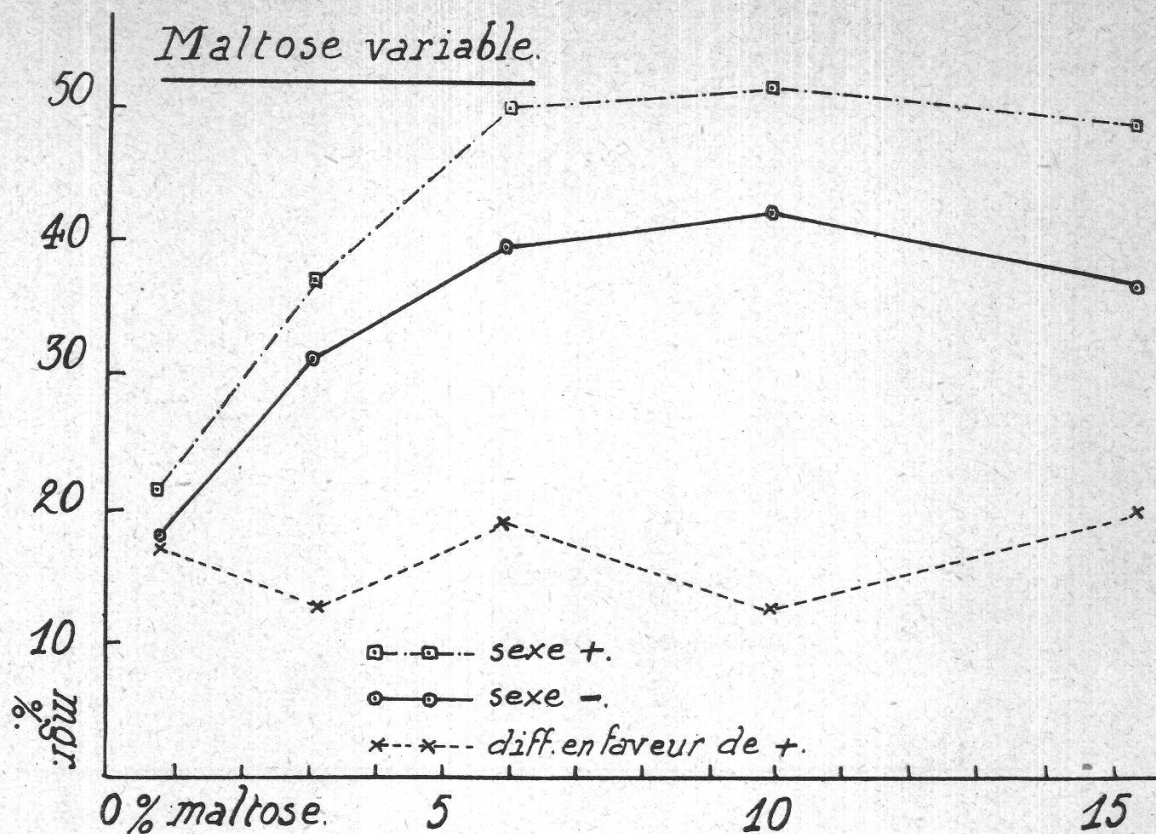


Fig. 4.

Influence de la concentration en maltose.

Influence de la température.

Les différences persistent aussi bien à 18 ° qu'à 10° C., lorsque les cultures sont faites à la lumière. Dans un cas il y a eu égalité de poids entre les deux sexes, mais la culture était peu développée.

Influence de la concentration du milieu en maltose.

Les mesures sont faites après 7 jours.

Maltose	1 %	3 %	6 %	10 %	15 %
sexe (+)	21,5	36,5	48	49,5	47 mgr.
sexe (—)	18	31,5	39	42,5	37,5 mgr.

L'augmentation du poids de la matière sèche dépasse 100 % en passant de 1 à 15 % de maltose. Dans tous les termes de l'expérience la différence de poids en faveur de (+) se maintient (de 13 à 20 %).

Tous les mycéliums aériens (—) sont beaucoup plus élevés que les (+).

Tous les mycéliums submergés (+) ont une teinte jaune plus intense que les (—).

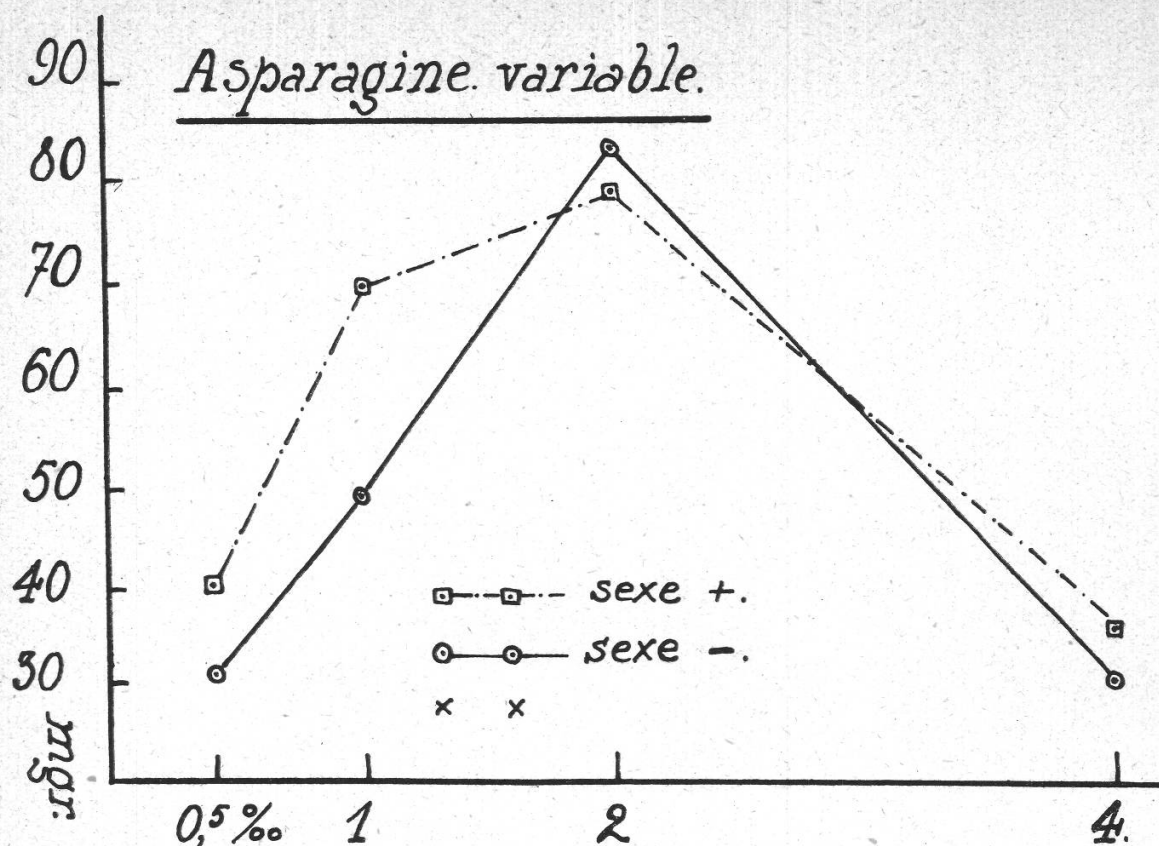


Fig. 5.

Influence de la concentration en asparagine.

Influence de la concentration en asparagine.

Même milieu, avec 10 % de maltose.

Asparagine	0,5	1	2	4 ‰
sexe (+)	40	69	79	36 mgr.
sexe (—)	31	48	83	30 mgr.

Comme nous l'avons souvent observé avec les Mucorinées, une dose trop forte d'asparagine inhibe le développement de la culture.

Les différences se maintiennent sauf avec 2 ‰. Avec 1 ‰, qui est la dose utilisée dans tous les essais, la différence est la plus forte. La différence dans le développement du mycélium aérien est nette avec 0,5 et 1 ‰; elle s'atténue ensuite, les deux cultures présentant un développement aérien très faible.

Avec 0,5 ‰ la différence va de 3 cm. pour (+) à 6 cm. pour (—).

Influence de la concentration en sels minéraux.

Le maximum représente 2 ‰ de sulfate de magnésium et 6 ‰ de phosphate acide de potassium (dans un milieu contenant 1 ‰ d'asparagine et 10 % de maltose).

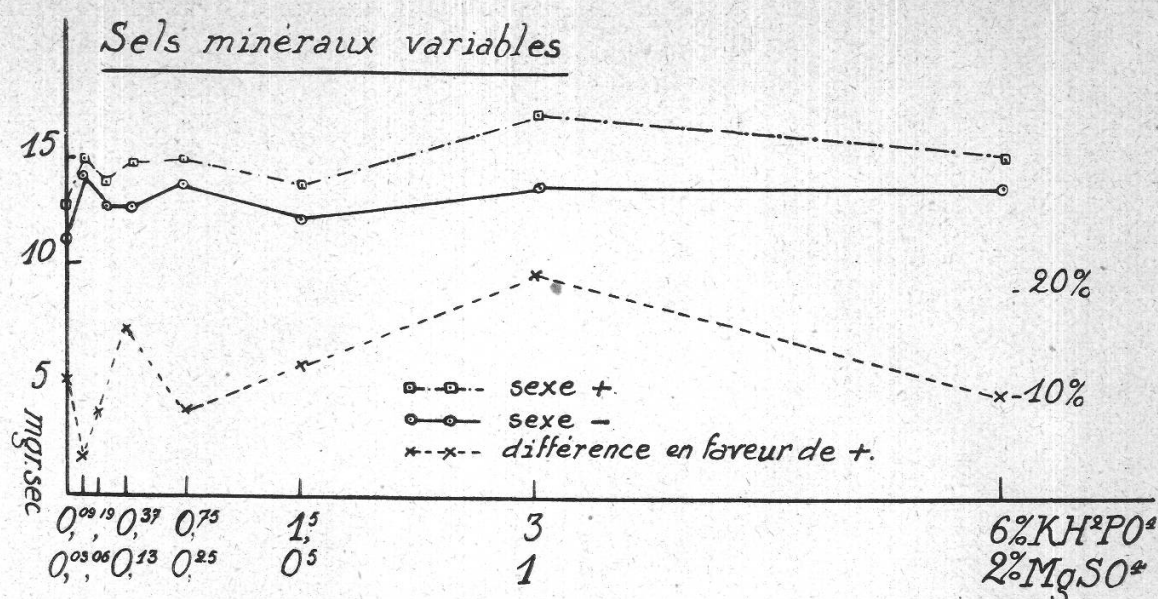


Fig. 6.

Influence de la concentration en sels minéraux.

A partir de cette concentration nous effectuons 6 dilutions avec 50 % d'eau; en plus un témoin sans sels minéraux ajoutés.

n°	1	2	3	4	5	6	7	8
sexe (+)	14,2	16	13	14	14	13	14	12 mgr.
sexe (—)	13	13	11,5	13	12	12	13,5	10,8 mgr.

Le n° 1 correspond à la concentration maxima, le n° 7 à la concentration la plus faible, le n° 8 au témoin sans sels.

Il semble que la concentration en sels minéraux ne joue pas un rôle important dans la marche de la culture. Le fait que le témoin fournit un développement appréciable en l'absence de ions minéraux prouve que la très petite quantité nécessaire à tout développement de microorganisme provient d'ailleurs (eau, verre, ions minéraux joints au maltose, etc.).

Une différence constante (de 7 à 18 %) se manifeste en faveur du sexe (—). La différence dans le développement du mycélium aérien se maintient en faveur du sexe (—).

Influence de l'âge de la culture.

jour	2	3	4	8	9
sexe (+)	2,9	15,5	37	43,8	44,5 mgr.
sexe (—)	1,8	13,5	33,8	42,5	33 mgr.

La différence en faveur de (+) se maintient constante, de 3 à 37 %. Elle est très forte au début et tend à s'atténuer par la suite.

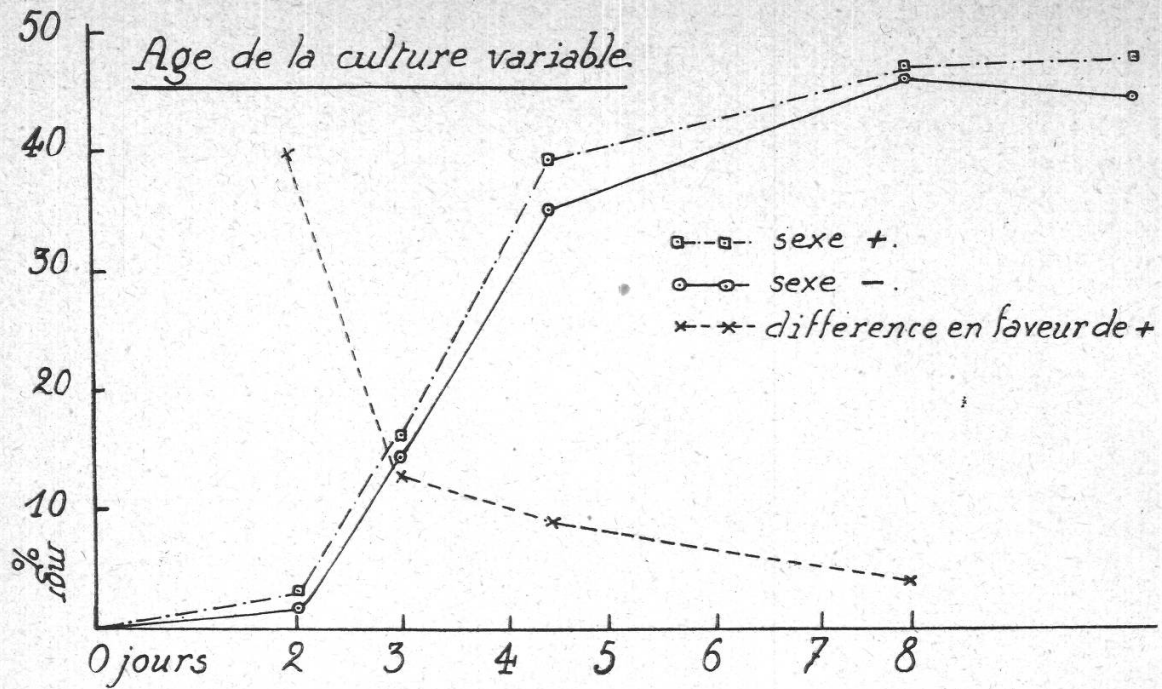


Fig. 7.

Influence de l'âge de la culture.

Le dimorphisme général (couleur et hauteur du mycélium aérien) est le même que précédemment.

De toute façon l'âge de la culture doit être pris en considération si l'on fait des expériences comparatives.

Influence de la concentration en ions hydrogènes.

Nous trouvons ici le seul facteur dont les variations font inverser les différences.

pH.	4,5	6	6,5	7,5	8
sexe (+) . .	31	31,5	25	24	13 mgr.
sexe (-) . .	31,5	26,5	20,5	19	15,8 mgr.
diff. en faveur de (+)	- 1,59	+ 15,8	+ 18	+ 20	- 6,5 %

Le développement en poids est plus fort dans un milieu acide. Dans un tel milieu les deux sexes réagissent d'une manière semblable. Dans un milieu dont le pH est voisin de la neutralité, le développement en poids est d'un tiers plus faible, mais la différence en faveur de (+) atteint son maximum.

Il est donc nécessaire de fixer avec précision le pH du milieu de culture; dans ces recherches, le facteur concentration en ions hydrogènes est le seul dont les variations aient amené des modifications dans les différences sexuelles observées.

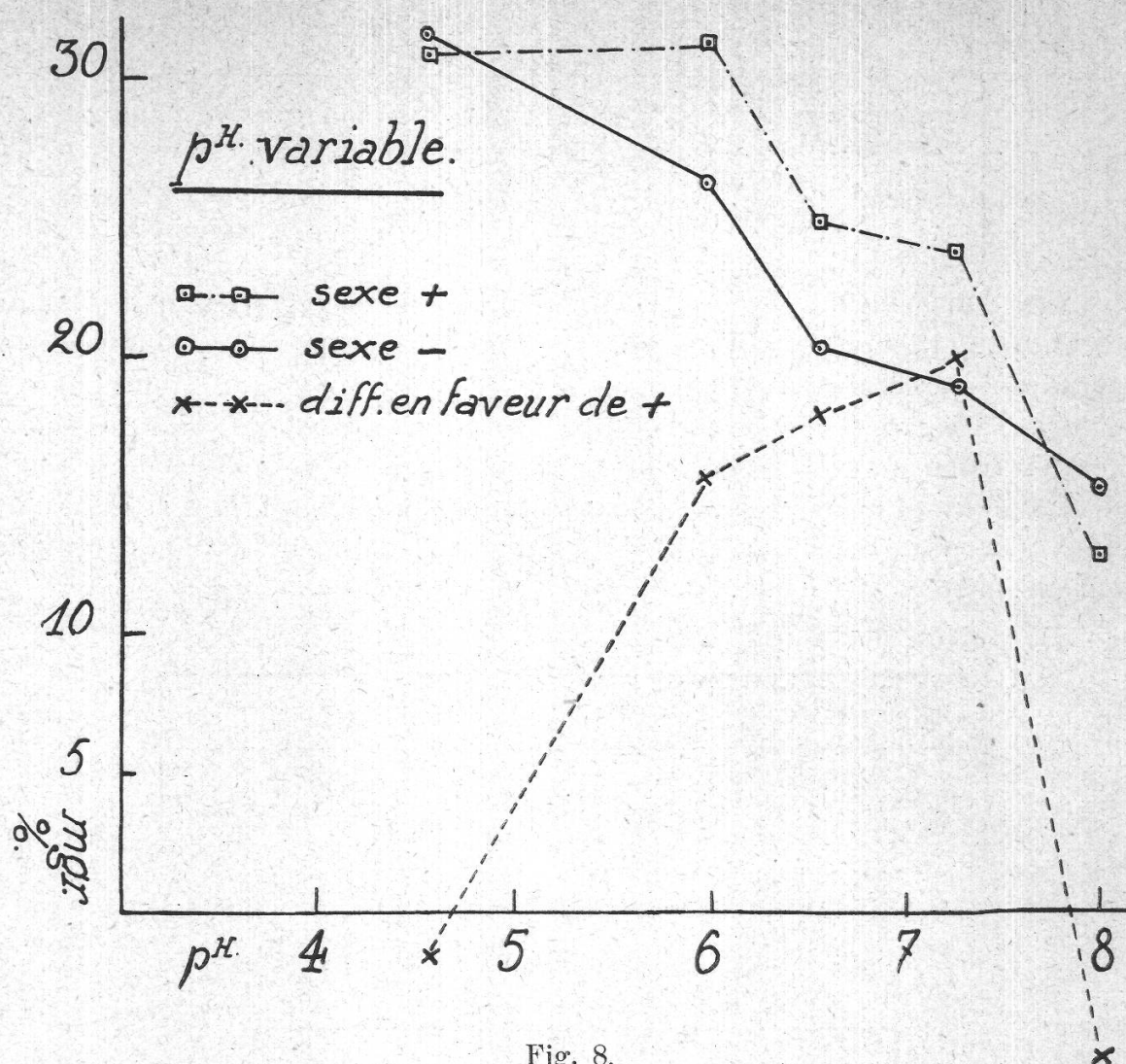


Fig. 8.

Influence de la concentration en ions hydrogène.

Influence d'un ion toxique (cuivre).

Au milieu de Conns avec 10 % de maltose sont ajoutées des quantités croissantes de Sulfate de cuivre (à 10 %).

Les Erlenmeyers contiennent 12 cc. de milieu.

sulfate de cuivre	0	0,005 gr.
sexe (+) . . .	56,5	9,8 mgr.
sexe (—) . . .	50,2	7,5 mgr.

Avec sulfate de cuivre il ne se forme aucun mycélium aérien.

Le dimorphisme constaté avec le milieu contrôle se maintient donc malgré le faible développement de la culture.

Adjonction de colorants vitaux au milieu de culture.

Au milieu de Conns avec 10 % de maltose sont ajoutées de petites quantités de solution de rouge neutre et de bleu de méthylène préparées dans de l'eau distillée stérile.

Avec rouge neutre :

expérience n°	1	2	contrôle
sexe (+) . . .	35	34	perdu
sexe (—) . . .	32,4	32,8	32 mgr.

Les trois essais (+) ont un mycélium submergé épais, mais aucun mycélium aérien. Les trois essais (—) montrent une masse épaisse de sporangiophores aériens de 4 à 5 cm.

Chez les trois (+) le mycélium apparaît coloré en *jaune orange*; chez les trois (—) il présente une légère teinte *rose*.

Le liquide restant après extraction du champignon est d'une teinte rose pâle beaucoup plus claire que le liquide d'un flacon témoin non ensemencé.

2^{me} essai avec rouge neutre :

expérience n°	1	2	contrôle
sexe (+) . . .	17,2	18,4	19 mgr.
sexe (—) . . .	17	15,6	15 mgr.

Les trois mycéliums (+) sont jaune-orange; les trois (—) présentent une légère teinte rose.

Avec bleu de méthylène :

expérience n°	1	2
sexe (+) . . .	17,2	19,2 mgr.
sexe (—) . . .	16,3	15,4 mgr.

Les deux essais (+) montrent un mycélium coloré en jaune verdâtre; les deux (—) sont verts.

Le liquide restant présente également une teinte beaucoup plus claire que le liquide témoin.

Dans les deux cas les différences sexuelles persistent.

Il est donc hors de doute après ces expériences que deux mycéliums de sexe opposé peuvent présenter des différences physiologiques d'une grande constance. Elles apparaissent assez indépendantes des conditions extérieures; elles ne semblent pas liées au poids total du mycélium produit; elles se manifestent aussi bien avec des poids secs de l'ordre de 50 mg. que de 10 mg. Régulièrement elles se transmettent au travers des spores.

Ces caractères doivent être pris en considération lors des descriptions morphologiques; ils ont la même valeur que des caractères mor-

phologiques. Il est cependant singulier qu'avec un même milieu on obtienne des poids secs qui varient de 15 à 50 mgr., toutes les conditions de cultures étant égales. Comme le nombre de spores ensemencées ne joue pas dans le cas présent un grand rôle, il faut chercher un autre facteur. Nous croyons le trouver dans l'état de la culture souche qui sert à l'ensemencement et dans son âge. Suivant le moment du développement de cette culture et suivant l'âge des spores, la marche de la nouvelle culture ensemencée doit être différente. Si l'on veut obtenir des résultats encore plus rigoureux, il faudrait donc pratiquer les ensemencements avec des spores de même âge. Mais là encore les résultats sont relatifs, car il n'est pas certain qu'après de nombreux repiquages les qualités physiologiques de la souche type se maintiennent constantes. On en serait donc réduit à effectuer toutes les expériences en une seule fois avec la même souche d'ensemencement, condition difficile à réaliser. On ne peut considérer comme comparable que les essais avec une même souche au même moment. Comme dans nos recherches les différences se maintiennent malgré les variations de poids de matière produite, la critique que nous nous faisons n'est pas capitale.

Ces variations au cours du temps ont du reste été observées en ce qui concerne la formation des zygotes chez diverses Mucorinées; la capacité de former des zygotes, de manifester des affinités sexuelles peut s'atténuer et même disparaître sans régénération possible chez une souche donnée.

Hérédité d'un caractère physiologique.

Pour cette étude nous utilisons les souches de *Phycomyces blakesleeanus* du Professeur Burgeff. Elles sont issues de la germination d'une zygote primitive et se répartissent en 5 générations (+) et (—).

Comme caractère étudié nous avons choisi l'émersion du mycélium aérien. Malgré les bons résultats obtenus avec le maltose, nous avons pris comme glucide de culture deux substances qui sont rarement utilisées : l'inuline et l'arabinose.

Dans le tableau du début l'arabinose et l'inuline ne sont pas indiquées.

Nous utilisons l'inuline pure livrée par l'industrie chimique; le degré de pureté de cette substance est cependant problématique; il nous est indifférent de savoir si ce glucide contient ou non des facteurs accessoires de croissance; la même inuline étant utilisée pour tous les essais, les résultats sont comparables.

Expériences préliminaires.

Milieu de Conns avec 6 et 8 % d'inuline. Observations après 5 jours de culture.

inuline 6%	sexe (+)	sexe (—)
	bon développement; pas d'émersion	idem; formation d'une croûte superficielle; très faible émersion
inuline 8%	faible croûte superficielle; pas d'émersion	forte émersion; hauteur du myc. aérien: 4 cm

Dans un deuxième essai les poids de matière produite sont : sexe (+) 16 mgr., sexe (—) 7,2 mgr.

Dans un essai avec une souche fraîche et 4 % d'inuline les résultats ont été :

	sexe (+)	sexe (—)
poids (mgr.)	60	56
haut. (cm.)	1	6

4 essais donnant:	sexe (+)	sexe (—)
poids en mgr.	77, 70, 68, 60	70, 70, 60, 56
haut. en cm.	1	4 à 6

La différence entre les deux sexes nous paraît suffisamment nette pour que l'inuline puisse être utilisée ici.

12 souches (+) et 12 souches (—) sont expérimentées en même temps avec des milieux préparés dans les mêmes conditions.

Souches (—) n^{os} 4, 13, 15, 26, 48, 51, 64, 129, 130, 160, Burgeff. 1 souche de Berlin et une de Washington.

Souches (+) n^{os} 3, 7, 8, 10, 11, 46, 50, 52, 53, 54, Burgeff. 1 souche de Berlin et une de Washington.

Résultats totaux, après 7 jours de culture :

inuline	sexe (+)		sexe (—)	
	émersion		émersion	
	forte	nulle	forte	nulle
5 %	3	9	8	4
10 %	4	8	7	5
20 %	5	7	7	5
40 %	6	6	8	4
total	18	30	30	18
après 12 jours de culture				
	forte	nulle	forte	nulle
5 %	3	9	8	4
10 %	4	8	7	5
20 %	5	7	9	3
40 %	6	6	9	3
total	18	30	33	15

Exprimé en pour-cent, nous avons :

	sexe (+)		sexe (—)	
	émersion		émersion	
	forte	nulle	forte	nulle
7 ^{me} jour	37,5 %	62,5 %	62,5 %	37,5 %
12 ^{me} jour	37,5 %	62,5 %	68,75 %	31,25 %

Culture sur arabinose.

Les milieux contiennent 18 ‰ d'arabinose pure; stérilisation par ultrafiltration.

Résultats avec 12 souches (+) et 10 souches (—) :

	sexe (+)	sexe (—)
pas d'émersion	8	2
émersion faible	3	1
émersion forte	1	7
total	12	10

Pour le sexe (+) 75 % des souches ne présentent aucun mycélium aérien; pour le sexe (—) 25 % seulement.

Dans la 4^{me} génération nous trouvons :

sexe (+) 2 émersion faibles et 2 non émersion,
sexe (—) 5 émersion fortes.

Les résultats sont tels qu'ils nous empêchent d'admettre une liaison fixe de ce caractère avec le sexe. Mais par contre il est impossible de le considérer comme totalement indépendant du sexe.

Pour ce caractère comme pour les caractères biométriques nous observons une fréquence d'apparition plus grande dans un sexe que dans un autre. Cette différence de fréquence atteint 50 %; elle est trop élevée pour que nous puissions admettre des accidents de cultures ou des résultats occasionnels. Une disjonction doit donc se produire, mais elle n'affecte qu'une petite partie des souches d'un sexe.

Sans avoir pu le démontrer, nous avons prévu ce cas lors de notre étude sur *Mucor hiemalis* lorsque nous disions : le dimorphisme physiologique qui peut avoir précédé le dimorphisme morphologique, peut être masqué et c'est à l'expérimentateur de trouver le milieu détecteur capable de le mettre en évidence, *en ayant soin de préciser s'il s'agit de caractères sexuels proprement dits ou de caractères non sex-linked, susceptibles éventuellement de se disjoindre et de s'atténuer*. Il n'y a rien d'étonnant à ce que la composition chimique du milieu se modifiant les caractères considérés arrivent à se modifier aussi.

Nous ne pouvons pas conclure, dans les limites du présent travail, à une liaison stricte des caractères considérés avec le sexe; par contre nous ne pouvons admettre qu'ils en soient complètement indépendants.

Ouvrages cités.

- Bur geff, H. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens*. Flora, 1914, Bd. 107, S. 259—316. 1915, Bd. 108, S. 353—448.
- K niep, H. Vererbungserscheinungen bei Pilzen. Bibliographica Genetica, 1929, Bd. 5.
- K orp atch wes ka, I. Sur le dimorphisme physiologique de quelques Mucorinées hétérothalliques. Thèse, Genève, 1910 (Institut botanique).
- S chopfer, W. H. Sur une substance active de nature vitaminique jointe au sucre. Action physiologique. C. R. Société de Physique et d'Histoire naturelle, Genève, 1930, V. 47, p. 165.
- Recherches sur l'hérédité d'un caractère physiologique chez un champignon. Idem, 1933, V. 50, p. 87.
- Recherches sur la sexualité des Champignons. Le problème de la biochimie comparée du sexe. Bulletin de la Société botanique de Genève. 1928, V. 20, p. 149—323.
- W esendonck, J. Ueber sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Phycomyces blakesleanus*. 1930, Bd. 10, S. 456.
-