

Croissance et différenciation chez les Myxomycètes

Autor(en): **Larpent, Jean-Paul**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **71 (1971-1973)**

Heft 336

PDF erstellt am: **24.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-276290>

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.

Croissance et différenciation chez les Myxomycètes

PAR

JEAN-PAUL LARPENT *

Abstract. — Growth and differentiation of the plasmodium of Myxomycetes were studied on *Physarum polycephalum*. The synchronism of the nuclear divisions permits to follow the syntheses of DNA, RNA and proteins at the moment of the mitose. The differentiation of plasmodium manifests itself either in form of sporulation or in form of spherulation. Both these phenomena are characterized by the establishment of a new programme of nucleic or proteinic syntheses. The importance of the studies on the plasmodium of Myxomycetes is then discussed.

Les Acrasiales sont un matériel de choix pour l'étude de la différenciation cellulaire et des processus mis en jeu lors des régulations créées par l'édification d'un organisme pluricellulaire : le pseudoplasmode.

Longtemps confondus avec les Acrasiales, les Myxomycètes constituent un groupe très original proche des Champignons (ALEXOPOULOS, LARPENT). Le cycle de développement d'une espèce type, le *Physarum polycephalum* (fig. 1), se caractérise par l'existence d'une phase haploïde et diploïde. La spore haploïde germe en engendrant une amibe qui peut se transformer en flagellé. Deux amibes fusionnent, et le zygote est à l'origine du plasmode, masse de cytoplasme contenant jusqu'à 10^8 noyaux, tous en division synchrone (ADELMAN et TAYLOR, BRAUN et WILI, ROSS). En fiole agitée, les plasmodes restent de taille peu élevée, mais après étalement sur un substrat solide les microplasmodes peuvent, en une heure environ, entrer en coalescence. Comme chez les Acrasiales, cette phase de croissance est entièrement distincte de la phase de différenciation. Après une culture de 4 jours sur milieu non nutritif, et une exposition de 4 heures à la lumière, le plasmode différencie des sporanges. Les noyaux subissent la réduction chromatique et les spores s'individualisent (SCHUSTER). Le cycle de développement est ainsi achevé (MOHBERG et RUSCH).

* Faculté des Sciences, Physiologie végétale, Clermont-Ferrand (France).

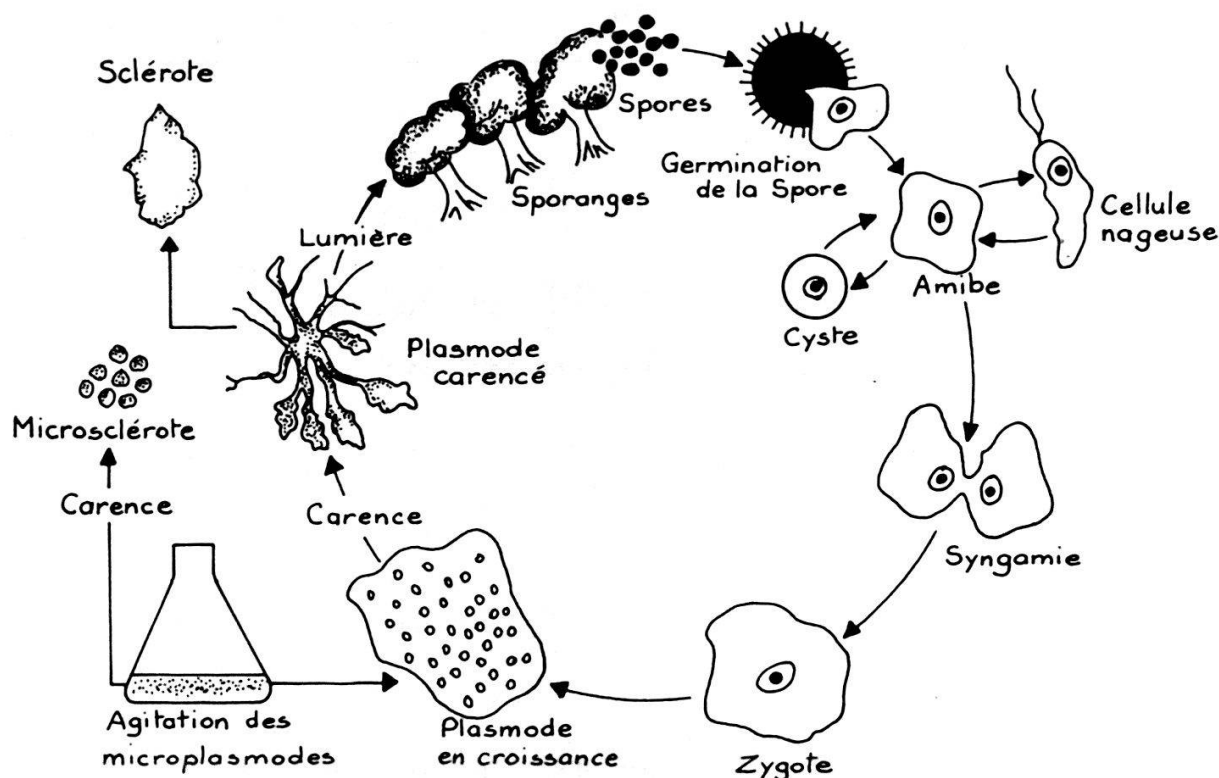


Fig. 1. — Cycle de développement du *Physarum polycephalum* (d'après RUSCH, 1969).

Si les microplasmodes privés de nourriture sont maintenus en milieu liquide agité, une différenciation nouvelle apparaît : c'est le processus de « sphérolation », c'est-à-dire de transformation en sclérote, autre forme de résistance pour l'organisme. La « sphérolation » a été plus difficile à contrôler que la sporulation, mais l'apport de mannitol a permis d'induire pratiquement à volonté la formation synchrone des sclérotés (RUSCH).

Le plasmode des Myxomycètes est donc le sujet de recherches importantes :

- 1° sur les événements biochimiques accompagnant la mitose ;
- 2° sur les synthèses nucléiques et protéiques contemporaines de la sporulation et de la sphérolation.

Nous avons déjà tenté récemment une synthèse des travaux relatifs à ces problèmes (LARPENT) ; mais la grande richesse et l'importance des nouvelles découvertes imposent que nous essayions encore une fois de résumer les principaux résultats obtenus depuis ces deux dernières années.

I. ETUDE DE LA MITOSE

La mitose plasmodiale du *Physarum polycephalum* diffère des mitoses eucaryotiques par le fait que la période intermédiaire G_1 , située entre la

caryocinèse et la réplication du DNA, a disparu (GOODMAN et RITTER). Dans les conditions de culture précisées par RUSCH, les microplasmodes sont pipetés dans un flacon agité et déposés sur une membrane Millipore. Après une heure, un seul plasmode plurinucléé est formé par coalescence de l'ensemble des individus. En 24 heures, le diamètre d'un plasmode passe de 1 cm à 8 cm. Il est ainsi possible de récupérer 17 mg de protéines, 3,5 mg de DNA et 30 mg de RNA (fig. 2). L'interphase dure 8 heures.

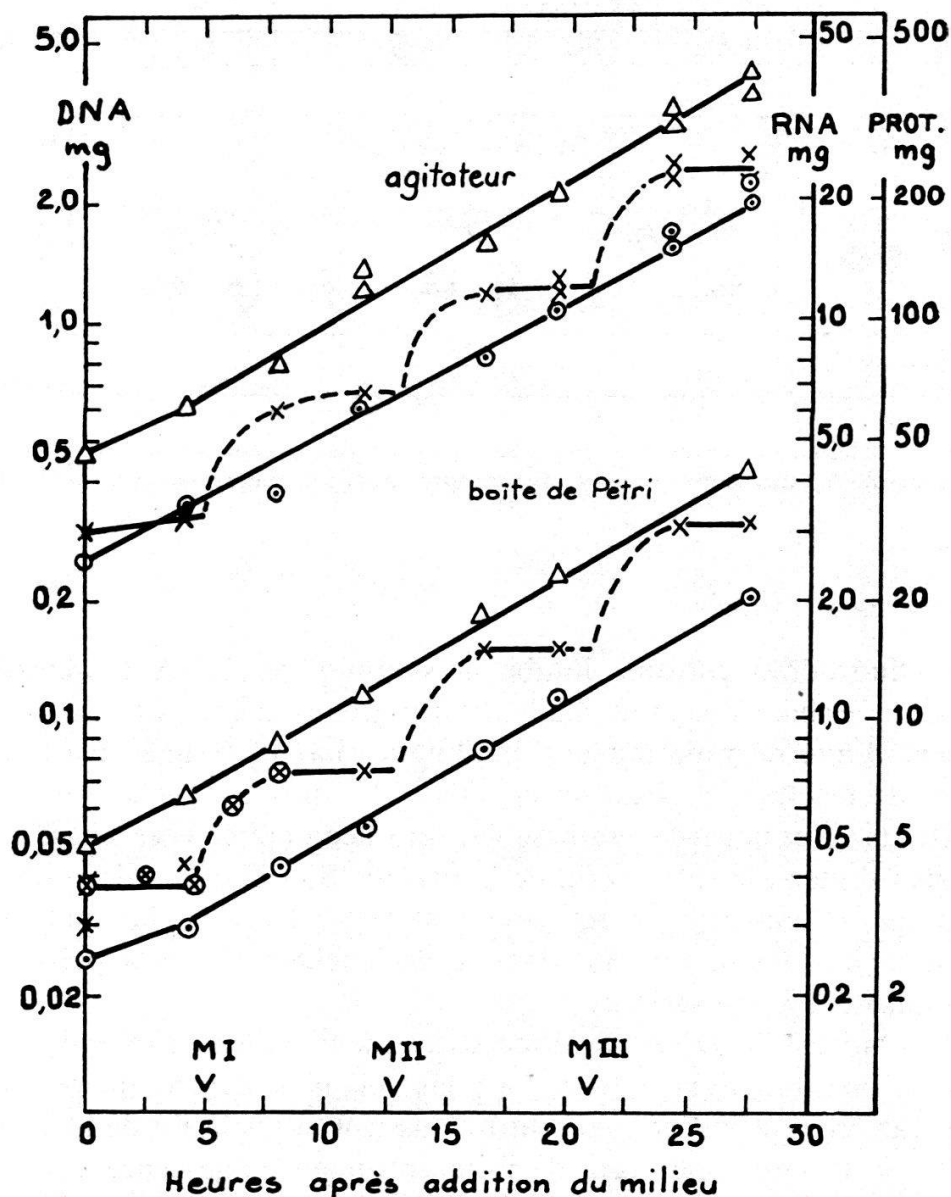


Fig. 2. — Courbe de croissance des cultures agitées ou en boîte de Petri du *Physarum polycephalum*

△ RNA × DNA expérience I
 ○ Protéine ⊗ DNA expérience II

(D'après MOHBERG et RUSCH, 1969.)

La figure 3 résume les divers stades caractéristiques de cette mitose (RUSCH).

	Interphase	Prophase précoce	Prophase	Métaphase	Anaphase
					
A	480	15 - 20	5	7	3
B	-60	-20	-5	0	+3

	Télophase	Reconstruction			Interphase
					
A	5	75			480
B	+8	+15	+20 - 25	+45 - 90	+120

Fig. 3. — Schéma des divers stades caractéristiques de l'évolution du noyau au cours de la mitose. A : durée en minutes ; B : minutes après la métaphase (d'après RUSCH, 1969).

1. Mitoses et synthèse de DNA

La fluorodésoxyuridine inhibe la synthèse de DNA et retarde la mitose. L'activité disparaît d'ailleurs progressivement par suite probablement d'une dégradation de l'inhibiteur. La thymidine lève l'inhibition et déclenche la réplication du DNA, la mitose aura lieu lorsque la totalité de la période de synthèse (S) sera accomplie. Une phase G_2 de 5 heures s'intercale entre la fin de la période S et le début des processus mitotiques (CUMMINS ; SACHSENMAIER et IVES ; RUSCH). La synthèse de DNA est un facteur limitant dans le déclenchement de la préparation de la mitose (SACHSENMAIER).

La synthèse de DNA est donc strictement indispensable au déclenchement possible de la mitose. La phase G_2 n'est cependant pas nécessaire, car on peut induire une mitose aussitôt après la fin de la synthèse de DNA. Il suffit pour cela de faire entrer en coalescence deux plasmodes. L'un de petite taille vient de terminer la réplication du DNA, l'autre plus développé en est au stade de la prophase. Après la réunion des cytoplasmes, les noyaux du petit plasmode se diviseront en même temps que ceux du gros plasmode. La phase G_2 a donc été escamotée (GUTTUS E. et GUTTUS S.).

La phase G_2 est normalement nécessaire pour permettre à certaines substances de s'accumuler dans le cytoplasme. Ces molécules au-delà

d'un certain seuil, déclencheront la mitose. Ces substances ont pu être apportées par le cytoplasme du plasmode volumineux dont les noyaux étaient déjà prophasiques. Toutefois, cette séduisante hypothèse est basée sur les expériences de coalescence entre deux plasmodes, manipulations dont les résultats peuvent cependant être différemment interprétés. On peut tout aussi bien imaginer que pour le déclenchement de la mitose il faut un seuil minimum d'un inhibiteur. Cette substance serait suffisamment « diluée » après la coalescence pour permettre d'éviter la phase G_2 . Concentration minimale d'un inhibiteur ou seuil maximal d'une molécule activatrice seraient des conditions indispensables à respecter avant que les noyaux n'entrent en mitose. Il n'est d'ailleurs pas impossible qu'un équilibre existe dans le plasmode, un excédent d'activation autorisant seul les mitoses. Il ne semble donc pas que la phase G_2 soit indispensable pour le noyau, elle est au contraire essentielle pour que le cytoplasme accumule des inducteurs mitotiques.

BREWER et RUSCH ont appliqué des chocs thermiques au plasmode (30 minutes à 37°C). Un retard dans la mitose est déclenché. Ce retard est d'autant plus important qu'on se situe pendant la phase G_2 , il est faible si le traitement est appliqué durant la phase S. Ces substances cytoplasmiques sont donc thermolabiles (SCHIEBEL, CHAYKA, DE VRIES et RUSCH).

Le DNA nucléaire est répliqué immédiatement après la mitose et le taux de synthèse atteint son maximum en 5 minutes. Par des mesures

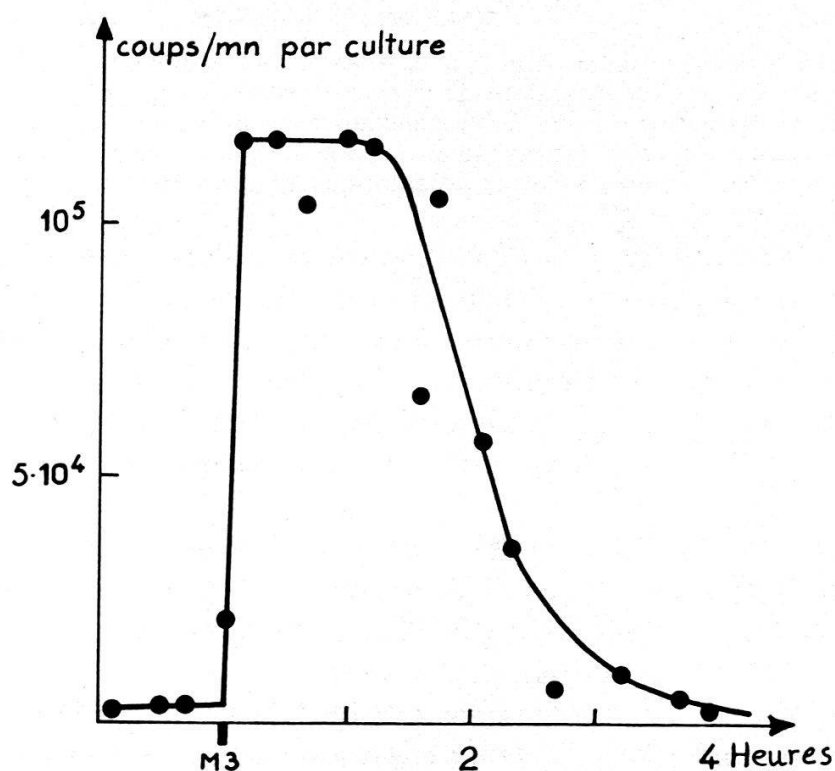


Fig. 4. — Incorporation de thymidine tritiée ($2 \mu\text{Ci/ml}$) dans le DNA (d'après RUSCH, 1969).

d'incorporation de thymidine tritiée (fig. 4), il est possible de voir que le taux maximum d'incorporation se maintient constant pendant 1 heure et demie et décroît très rapidement pour atteindre, 3 heures après la mitose, le niveau très faible prémitotique (RUSCH). Par comparaison (fig. 5), la vitesse d'incorporation de la leucine, dans les protéines, reste pratiquement constante durant toutes les phases du cycle (BRAUN et WILI).

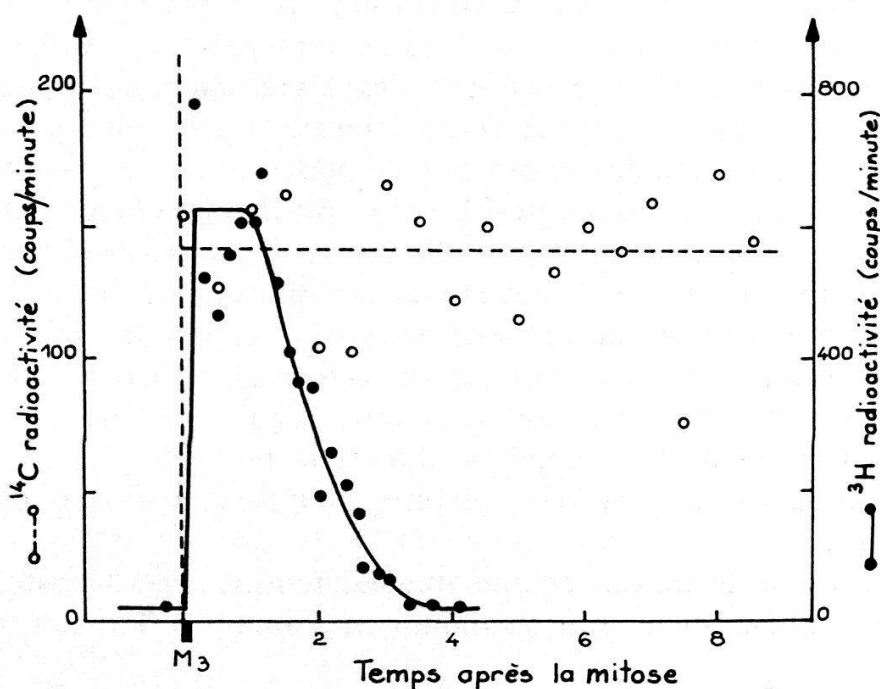


Fig. 5. — Incorporation de la thymidine et de la leucine à différents stades du cycle mitotique. La vitesse d'incorporation de la leucine est constante. La vitesse d'incorporation de la thymidine est très faible pendant la fin de l'interphase, augmente de 20 fois après la mitose, reste stable pendant 1-1,5 heure, puis tombe à une valeur égale à celle de la vitesse d'incorporation prémitotique (d'après BRAUN et WILI, 1969).

De brefs marquages à la thymidine tritiée et l'application de bromodésoxyuridine ont permis de démontrer que le fragment de molécule de DNA répliqué pendant un intervalle de temps correspondant à $1/5$ de la période S d'une interphase donnée, est également celui qui est répliqué pendant la même période de l'interphase suivante. La réplication d'une molécule spécifique de DNA est donc génétiquement fixée (BRAUN et WILI).

La synthèse du DNA nucléaire est parfaitement synchronisée, mais BRAUN et EVANS ont mis en évidence deux DNA nouveaux qu'ils ont appelés satellites. Une fraction plus légère que le DNA nucléaire correspond au DNA mitochondrial, l'autre plus lourde est un DNA nucléaire. Le DNA mitochondrial représente 7 % du DNA total, le DNA satellite nucléaire en représente 1 % (HOLT et GURNEY). Les deux DNA satellites sont synthétisés à un taux constant durant tout le cycle mitotique. Puisque le satellite nucléaire se réplique pendant la phase G_2 , cela signifie

que les précurseurs et les enzymes (désoxynucléosides phosphates, DNA-polymérase) sont toujours présents en quantité suffisante. Si le DNA nucléaire et le satellite sont synthétisés grâce aux mêmes mécanismes, il devient alors impossible d'admettre que la concentration en substrat ou l'activité enzymatique puissent seules contrôler la réplication du DNA chez ces eucaryotes (SACHSENMAIER et IVES).

2. Mitose et synthèse de protéines

a) La dernière protéine nécessaire pour le déroulement de la mitose est synthétisée 15 minutes avant la métaphase. En effet, la cycloheximide appliquée, avant ce délai, à un plasmode, bloque la mitose ; au contraire, l'inhibition reste sans effet si elle est apportée 7 minutes avant la métaphase (CUMMINS, BLOMQUIST et RUSCH).

La réplication du DNA dépend elle-même d'une synthèse protéinique qui se déroule pendant toute la période S. L'addition de cycloheximide pendant cette période bloque en effet partiellement la synthèse du DNA (CUMMINS et RUSCH).

Les protéines nécessaires à la réplication du DNA ne s'accumulent pas en l'absence de synthèse du DNA. En effet, la fluorodésoxyuridine bloque la synthèse nucléique sans affecter immédiatement la biosynthèse des protéines. L'addition de cet inhibiteur à un plasmode inhibe totalement la synthèse du DNA. L'addition de thymidine supprime l'action de la FUdR, mais il y a seulement une augmentation très partielle du DNA si la cycloheximide est présente, empêchant toute synthèse de protéines (CUMMINS). Les protéines initiatrices de la réplication ne se sont donc pas accumulées pendant l'arrêt de la synthèse nucléique. La synthèse des protéines déclenchant un nouveau cycle de réplication est donc liée à celle des acides désoxyribonucléiques. La connaissance de la nature encore hypothétique de ces protéines serait fondamentale pour notre analyse des phénomènes contrôlant la mitose nucléaire.

b) Chez le *Physarum polycephalum*, BRAUN et BEHRENS ont caractérisé une ribonucléase. Cette enzyme extracellulaire est thermolabile et son pH optimum d'activité se situe à 4,0. Son poids moléculaire est de 31 000 daltons et elle n'a pas besoin de cofacteurs ioniques. L'enzyme est une endonucléase ; son activité double avant le milieu de chaque interphase (fig. 6). Cette augmentation de l'activité ribonucléasique est sous la dépendance des synthèses de protéines.

c) Histones et mitose : sur gel de polycrylamide, six bandes distinctes ont pu être identifiées par électrophorèse, à partir des histones du *Physarum*. Ces protéines sont synthétisées durant la période S et une inhibition prolongée de la synthèse du DNA par la FUdR ne supprime pas totalement leur augmentation. De même, les concentrations en

cycloheximide qui bloquent l'incorporation de la leucine dans les protéines, permettent encore une augmentation de 20 % des histones (MOHBERG et RUSCH).

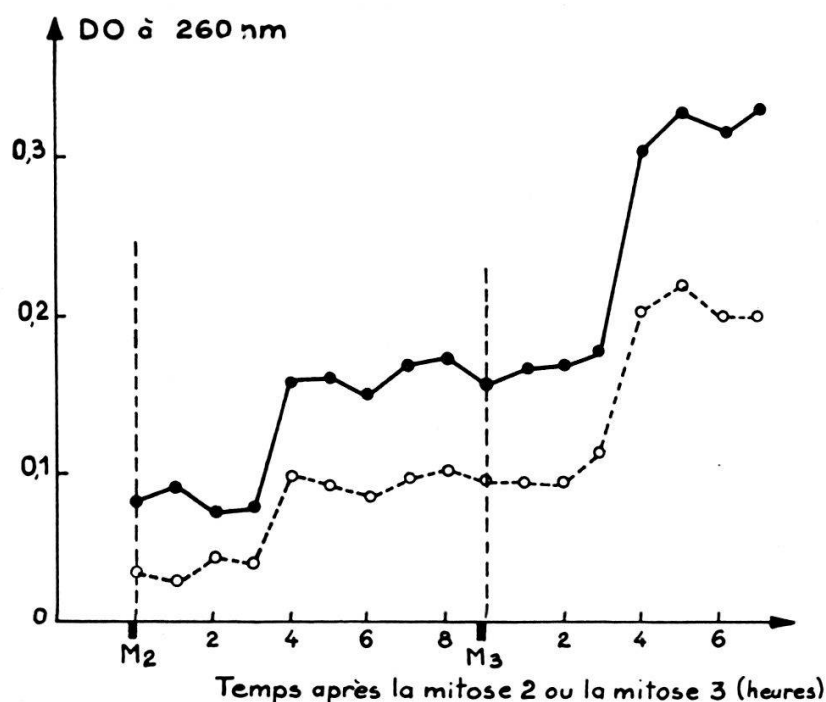


Fig. 6. — Activité de la ribonucléase sur deux cycles mitotiques (M₂ et M₃)

○ — — — — — ○ extrait de plasmode
● — — — — — ● bouillon de culture
(D'après BRAUN et BEHRENS, 1969.)

Si quantitativement les histones subissent une évolution notable au cours du cycle mitotique, des modifications qualitatives interviennent également. En effet, la bande I est discrète pendant l'interphase, puis avant la métaphase apparaissent deux bandes supplémentaires. La bande I est ainsi décomposée en trois sous-bandes, a, b, c. La bande c, présente durant l'interphase, est remplacée durant la mitose par a qui disparaît à la fin de la période S. Les changements au niveau de la bande I sont déclenchés au moment où le nucléole commence à gonfler et où l'activité de la thymidine-kinase et de la DNA-polymérase augmente.

3. Mitose et synthèse d'acide ribonucléique

Durant l'anaphase et la métaphase, l'uridine n'est pas incorporée dans les acides ribonucléiques. La synthèse de RNA commence au début de la phase S, atteint en 2 heures sa valeur maximale, puis décroît au milieu de l'interphase pour augmenter de nouveau au milieu de l'interphase suivante. Le rapport adénine/guanine est supérieur au début du

cycle et diminue à la fin. Les RNA nouvellement synthétisés sont transcrits au début du cycle, à partir de régions du DNA plus riches en AT et à la fin à partir de zones plus riches en GC (CUMMINS et RUSCH). Les derniers RNA nécessaires à la mitose sont transcrits 35 minutes avant la métaphase. Passé ce délai, l'actinomycine D est inefficace.

Dans ces expériences de marquage du RNA, l'interprétation la plus directe n'est pas nécessairement la plus correcte. Il faut considérer la possibilité de fluctuations des pools, ce qui peut considérablement influencer les taux d'incorporation de précurseurs radioactifs (BRAUN, communication personnelle).

La FUDR n'affecte pas la synthèse des acides ribonucléiques si elle est appliquée en présence d'uridine pendant la phase G_2 . Au contraire, la même expérience réalisée pendant la phase S, montre une réduction très sensible du taux de production des RNA. Ces résultats suggèrent qu'au moins une partie des DNA nouvellement synthétisés devient immédiatement fonctionnelle pour la synthèse des RNA (RAO et GONTCHAROFF).

Ces synthèses de RNA sont à mettre en parallèle avec les modifications intervenant sur les polyphosphates du plasmode. Ces molécules sont en plus grande quantité avant la mitose. L'inhibition des synthèses de RNA par l'actinomycine entraîne une stimulation de l'incorporation du ^{32}P dans les polyphosphates. Par contre, il n'y a aucune corrélation entre les synthèses de DNA ou de protéines et le métabolisme des polyphosphates (SAUER, GOODMAN, BABCOCK et RUSCH).

II. ETUDE DE LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE

I. *Sporulation*

La différenciation du plasmode est indépendante de toute croissance. Elle s'accompagne d'une perte élevée en protéines totales et d'une synthèse active de protéines et de RNA néoformés. Le plasmode est induit à sporuler après avoir été privé de nourriture pendant 4 jours, et illuminé 4 heures par une lumière de longueurs d'onde égales à 350-415 m μ .

1. *Sporulation et synthèse de DNA.*

La figure 7 résume les résultats obtenus en utilisant divers inhibiteurs des synthèses nucléiques et protéiques. La FUDR appliquée 2 heures avant l'illumination empêche la sporulation ; passé ce délai, l'inhibiteur est sans action.

Une réplication du DNA doit être réalisée avant la période d'illumination. La période S est d'ailleurs plus longue dans le plasmode carencé que dans le plasmode en croissance.

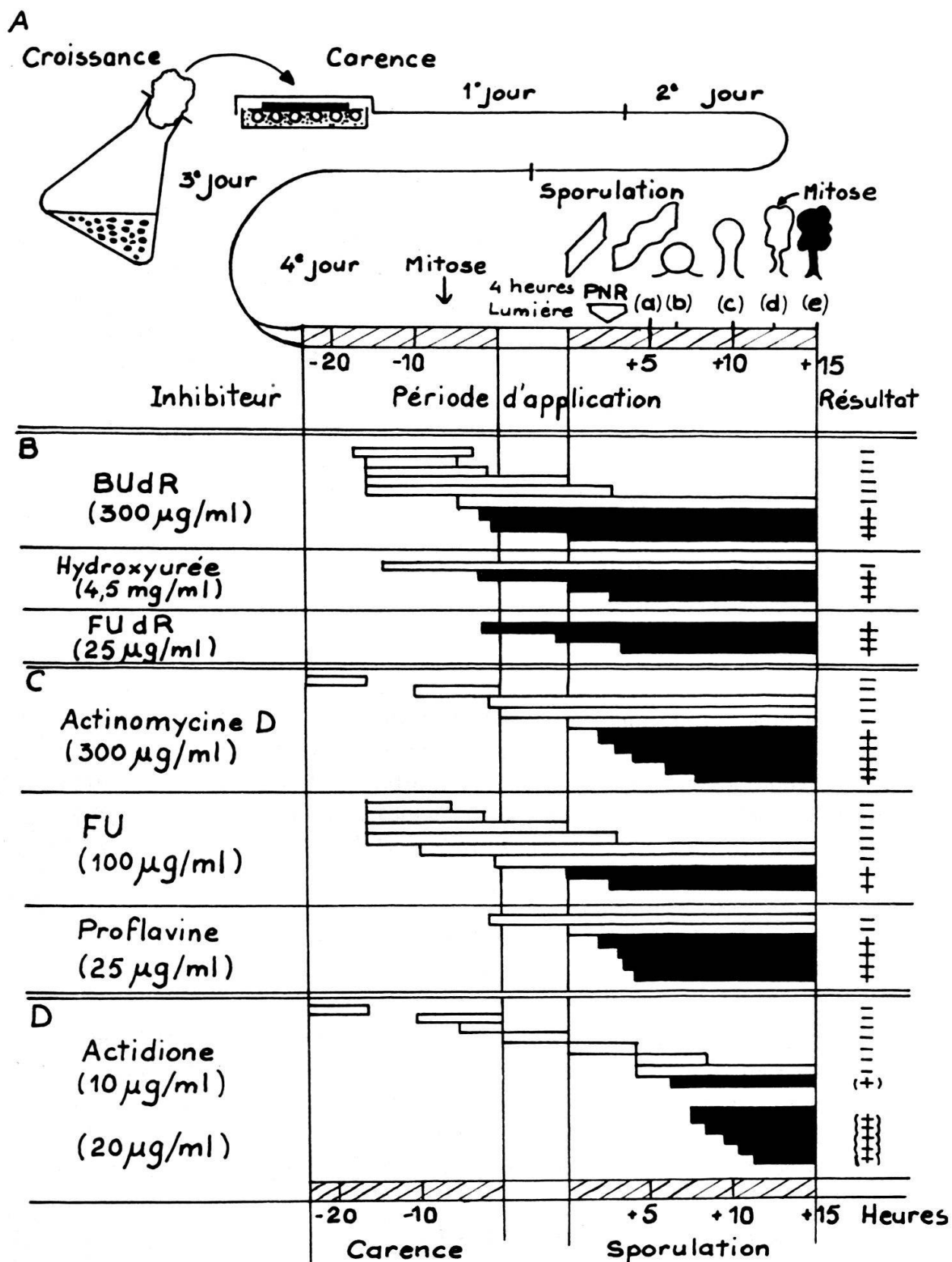


Fig. 7. — Sensibilité de la sporulation à divers inhibiteurs : A) A partir d'une suspension de microplasmodes en erlenmeyer, des cultures stationnaires (macroplasmodes) sont préparées en boîte de Petri et carencées pendant 4 jours avant l'illumination inductrice de la sporulation. Les changements morphologiques durant la sporulation sont indiqués par des schémas. Les cultures étaient traitées par des inhibiteurs des synthèses : B (DNA), C (RNA), D (protéines), pendant des périodes indiquées par la longueur des barres. Des groupes de 6 cultures sont mis en expérience et caractérisés par + si une ou plusieurs cultures sporulent après le traitement, ou par (+) si les sporanges sont anormaux. PNR = point de non retour (d'après SAUER, BABCOCK et RUSCH, 1969b).

2. Sporulation et synthèse de RNA.

Après l'illumination, les RNA subissent un turn-over intense et de nouveaux acides nucléiques sont synthétisés (fig. 8). Une large proportion de ces RNA est d'ailleurs de type ribosomal (SAUER, BABCOCK et RUSCH, 1969a). Les expériences d'hybridation suggèrent que les RNA sont différents dans les plasmodes en croissance et dans les plasmodes carencés.

Le dernier RNA essentiel pour la sporulation est transcrit approximativement 3 heures après la fin de la période d'illumination. L'actinomycine, passé ce délai, n'a plus aucune action alors qu'elle empêche toute sporulation si elle est appliquée avant 3 heures. Ce temps correspond à un véritable « point de non retour ». En effet, avant ce délai de 3 heures, le plasmode remis dans de bonnes conditions de croissance reprend une croissance végétative, après ce temps il ne croît pas et sporule de toute manière.

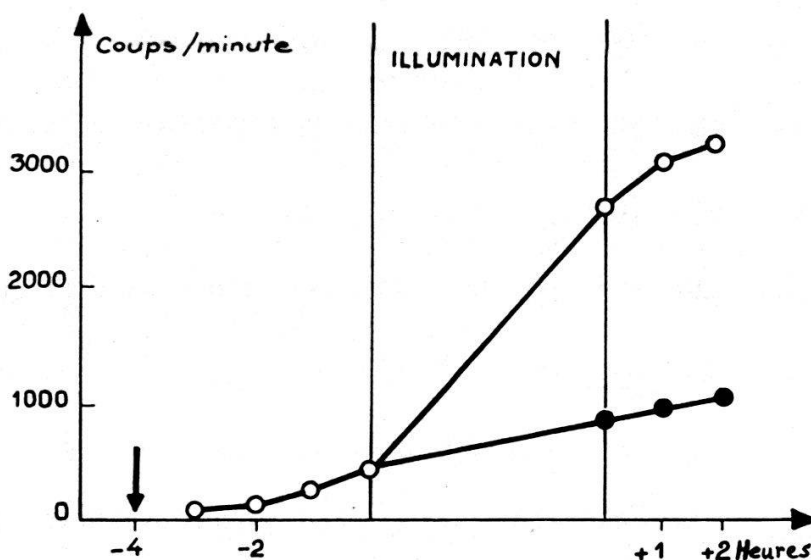


Fig. 8. — Incorporation des précurseurs de RNA durant le stade carencé et pendant la sporulation. Les plasmodes étaient carencés pendant 4 jours, l'UTP (^3H) était ajouté à la concentration de $0,5 \mu\text{Ci/ml}$ au milieu non nutritif (flèche).

● ——— ● témoin ○ ——— ○ culture illuminée

(D'après SAUER, BABCOCK et RUSCH, 1969.)

3. Sporulation et synthèse de protéines

La synthèse protéinique doit rester active pendant tout le temps de la sporulation. La cycloheximide bloque à tout instant ce processus.

Ces remaniements protéiniques se traduisent par des variations considérables de l'activité de certaines enzymes dont l'étude commence à peine.

La comparaison de plasmodes du *Physarum*, végétatif ou en sporulation, montre que les chaînes polypeptidiques sont plus longues dans les cultures sporulantes et que la quantité d'histones présentes est égale à 30 % de celle mesurée dans le plasmode végétatif. Trois protéines, respectivement de poids moléculaire égal à 70 000-75 000, 55 000 et 41 000, sont synthétisées deux fois plus rapidement dans les cultures en sporulation que dans le plasmode végétatif (JOCKUSCH, SAUER et BROWN).

II. Sphérulation

Le plasmode se résout en sphérules quand il est placé dans une solution agitée saline non nutritive. Les granules de glycogène disparaissent. Un complexe de Golgi devient distinct après 18 heures de carence et semble associé à une synthèse de polysaccharide. La cytokinèse intervient après fusion de vésicules et 24 heures de carence. Passé ce stade, un réticulum endoplasmique lisse est observé ; il devient rugueux quand la sphérulation progresse. Des expériences, avec la cycloheximide, suggèrent que des synthèses de protéines sont nécessaires 20 à 21 heures après le début de la carence. Par contre, l'actinomycine D reste toujours sans effet sur le clivage du plasmode et la formation de la paroi des microscélérotés. La synthèse de RNA ne semble donc pas nécessaire (GOODMAN et RUSCH).

Les activités enzymatiques varient en cours de cette différenciation cellulaire. La figure 9 illustre les résultats obtenus avec la glutamate-déshydrogénase, la glucose-6-phosphate-déshydrogénase et l'histidase.

CONCLUSIONS

Jusqu'à présent, l'espèce la plus étudiée parmi les Myxomycètes est le *Physarum polycephalum*. La parfaite synchronisation des mitoses a permis :

1. L'étude des synthèses protéiques et nucléiques au cours du cycle mitotique.
2. La mise en évidence des substances cytoplasmiques déclenchant la division nucléaire.
3. La recherche des protéines indispensables au démarrage d'un cycle mitotique. Avec ce matériel, il est permis d'espérer comprendre toujours mieux le déterminisme même de la mitose et le rôle des protéines telles que les histones dont on entrevoit maintenant l'importance.

Si ces thèmes de recherche apparaissent comme très originaux, il ne faut pas oublier que le plasmode est aussi le siège de deux cycles de

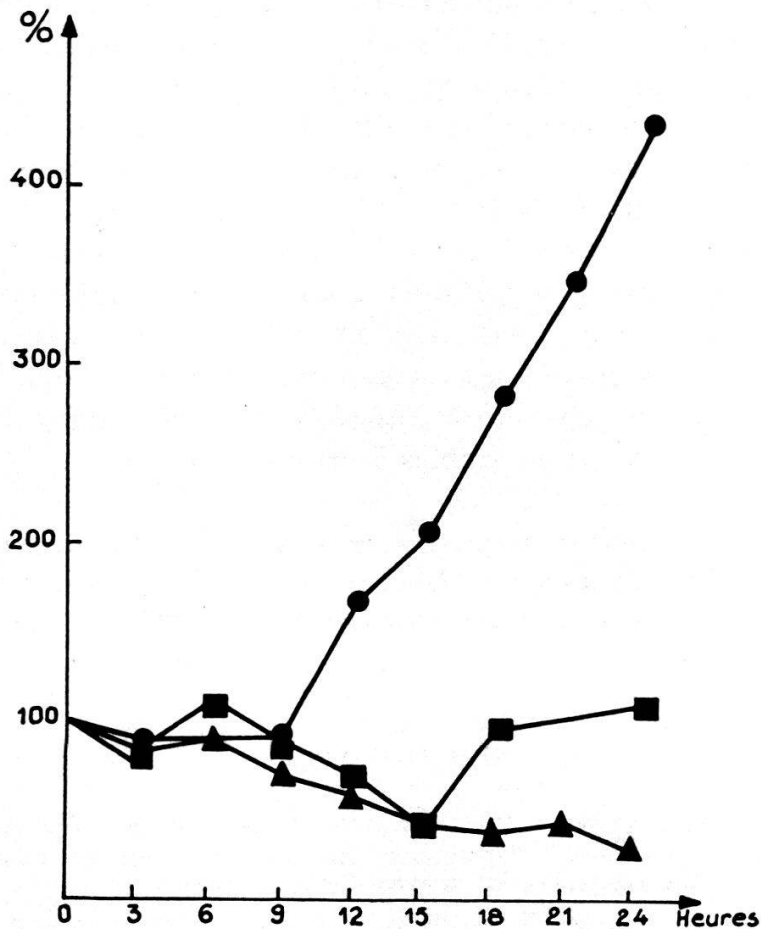


Fig. 9. — Activité enzymatique durant la différenciation (formation de sphérule):

glutamate-déshydrogénase ●
 glucose-6-phosphate-déshydrogénase ▲
 histidase ■

(D'après RUSCH, 1969.)

différenciation : la sporulation et la sphérulation. Les voies de recherche rejoignent ici celles qui ont été déjà exploitées abondamment chez les Acrasiales.

Il faudrait ajouter que la connaissance des compatibilités cytoplasmiques, des signes sexuels et des phénomènes de recombinaison fera progresser la génétique. Si les incompatibilités cytoplasmiques sont bien connues au cours des anastomoses chez les Champignons, le plasmode des Myxomycètes est un matériel éminemment favorable à ce genre de recherches.

Chez le *Physarum polycephalum*, 4 allèles (f_1 - f_4) d'un gène f contrôlent la fusion des plasmodes, qui n'est possible que si les organismes mis en présence portent des allèles identiques. L'action de ces facteurs (f) serait d'inhiber la coalescence plasmodiale. Si les gènes ne sont pas pleinement fonctionnels, comme cela a pu être observé, des plasmodes porteurs d'allèles différents pourront fusionner (POULTER et DEE).

Dans tous les cas, les efforts des chercheurs qui s'intéressent à la nutrition et à la croissance de ces organismes (HENNEY et LYNCH) sont indispensables pour conduire des cultures synchrones et parfaitement contrôlées. On peut espérer que l'étude expérimentale du *Physarum polycephalum* ne fera pas oublier l'immense richesse en espèces de ce groupe extrêmement diversifié des Myxomycètes. Certes, de nombreux travaux intéressent par exemple : *Didymium iridis* (COLLINS), *Didymium nigripes* (KERR, SCHUSTER), *Echinostelium minutum* (HASKINS), *Physarum rigidum* (HENNEY et JUNGKIND), *Stemonitis herbatica* (INDIRA), mais l'étude de formes très simples ou peu évoluées, telles que les *Echinostelium*, sera capitale pour notre compréhension de l'édification de plasmodes très complexes comparables à celui du *Physarum*.

Je tiens à remercier M. le professeur R. BRAUN, de l'« Institut suisse de Recherches expérimentales sur le Cancer », qui a bien voulu accepter de revoir ce manuscrit. Qu'il soit remercié ici de toutes les aimables suggestions qu'il a bien voulu me faire.

BIBLIOGRAPHIE

- ADELMAN, M. R. et TAYLOR, E. W. 1969a. — Isolation of an Actomyosin-like protein complex from slime mold Plasmodium and the separation of the complex into actin and myosin-like fractions. *Biochemistry*, 8, 4964-4975.
- ADELMAN, M. R. et TAYLOR, E. W. 1969b. — Further purification and characterization of slime mold myosin and slime mold actin. *Biochemistry*, 8, 4976-4988.
- ALEXOPOULOS, C. J. 1969. — The experimental approach to the taxonomy of the myxomycetes. *Mycologia*, 61, 219-239.
- BRAUN, R. et BEHRENS, K. 1969. — A ribonuclease from *Physarum*, biochemical properties and synthesis in the mitotic cycle. *Biochem. Biophys. Acta*, 195, 87-98.
- BRAUN, R. et EVANS, T. E. 1969. — Replication of nuclear satellite and mitochondrial DNA in the mitotic cycle of *Physarum*. *Biochem. Biophys. Acta*, 182, 511-522.
- BRAUN, R. et WILI, H. 1969. — Time sequence of DNA replication in *Physarum*. *Biochem. Biophys. Acta*, 174, 246-252.
- BREWER, R. N. et RUSCH, H. P. 1968. — Effect of elevated temperature shocks on mitosis and on the initiation of DNA replication in *Physarum polycephalum*. *Exp. Cell. Res.*, 49, 79-86.
- COLLINS, O'NEIL RAY. 1969. — Complementation between two color mutants in a true slime mold, *Didymium iridis*. *Genetics*, 63, 93-102.
- CUMMINS, J. E. 1969. — Sequential temporal replication of DNA in *Physarum*. *Proc. XII Intern. Congr. Gen.*, 2, 68.
- CUMMINS, J. E., BLOMQUIST, J. C. et RUSCH, H. P. 1966. — Anaphase delay after inhibition of protein synthesis between late prophase and prometaphase. *Science*, 154, 1343-1344.
- CUMMINS, J. E. et RUSCH, H. P. 1966. — Limited DNA synthesis in the absence of protein synthesis in *Physarum polycephalum*. *J. Cell. Biol.*, 31, 577-583.
- CUMMINS, J. E. et RUSCH, H. P. 1967. — Transcription of nuclear DNA in nuclei isolated from plasmodia at different stages of the cell cycle of *Physarum polycephalum*. *Biochem. Biophys. Acta*, 138, 124-132.
- DEE, J. 1966. — Multiple alleles and other factors affecting plasmodium formation in the true slime mold *Physarum polycephalum* Schw. *J. Protozool.*, 13, 610-616.

- DEE, J. et POULTER, R. T. M. 1970. — A gene conferring actidione resistance and abnormal morphology on *Physarum polycephalum* plasmodia. *Genet. Res. Camb.*, 15, 35-41.
- GOODMAN, E. M. et RITTER, H. 1969. — Plasmodial mitosis in *Physarum polycephalum*. *Arch. Protistenk.*, III, 161-169.
- GOODMAN, E. M. et RUSCH, H. P. 1970. — Ultrastructural changes during spherule formation in *Physarum polycephalum*. *J. Ultr. Res.*, 30, 172-183.
- GOODMAN, E. M., SAUER, H. W., SAUER, L. et RUSCH, H. P. 1969. — Polyphosphate and other phosphorus compounds during growth and differentiation of *Physarum polycephalum*. *Can. J. Microb.*, 15, 1325-1331.
- GUTTES, E. et GUTTES, S. 1969a. — Replication of nucleolus-associated DNA during « G₂-phase » in *Physarum polycephalum*. *J. Cell Biol.*, 43, 229-236.
- GUTTES, E. et GUTTES, S. 1969b. — Initiation of mitosis in interphase plasmodia of *Physarum polycephalum* by coalescence with premitotic plasmodia. *Experientia*, 25, 1168-1170.
- GUTTES, E., GUTTES, S. et DEVI, R. V. 1969. — Division stages of the mitochondria in normal and actinomycin-treated plasmodia of *Physarum polycephalum*. *Experientia*, 25, 66-68.
- GUTTES, S. et GUTTES, E. 1968. — Regulation of DNA replication in the nuclei of slime mold *Physarum polycephalum*. *J. Cell Biol.* 37, 761-772.
- GUTTES, S., GUTTES, E. et ELLIS, R. A. 1968. — Electron microscope study of mitosis in *Physarum polycephalum*. *J. Ultr. Res.*, 22, 508-529.
- GUTTES, V. R. D. et GUTTES, S. 1968. — Effects of ultraviolet light on mitosis in *Physarum polycephalum*. *Exp. Cell Res.*, 50, 589-598.
- HASKINS, E. F. 1970. — Axenic culture of myxamoebae of the myxomycete *Echinostelium minutum*. *Can. J. Bot.*, 48, 663-664.
- HENNEY, H. R. et JUNGKIND, D. 1969. — Characterization of ribosome from the Myxomycete *Physarum rigidum* grown in pure culture. *J. Bact.*, 98, 249-255.
- HENNEY, H. R. jr. et LYNCH, T. 1969. — Growth of *Physarum flavicomum* and *Physarum rigidum* in chemically defined minimal media. *J. Bact.*, 99, 531-534.
- HOLT, C. F. et GURNEY, E. G. 1969. — Minor components of the DNA of *Physarum polycephalum*. *J. Cell Biol.*, 40, 484-496.
- INDIRA, P. V. 1969. — The life cycle of *Stemonitis herbatica*. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 53, 25-38.
- JOCKUSCH, B. M., SAUER, H. W. et BROWN, D. F. 1970. — Differential protein synthesis during sporulation in the slime mold *Physarum polycephalum*. *J. Bact.*, 103, 356-363.
- KERR, S. 1968. — Ploidy level in the true slime mold *Didymium nigripes*. *J. Gen. Microbiol.*, 53, 9-15.
- LARPENT, J. P. 1970. — *De la cellule à l'organisme : Acrasiales, Myxomycètes, Myxobactériales*. Masson & C^{ie}, éd., Coll. Monographies de Botanique et de Biologie végétale publiée sous la direction du Professeur Champagnat.
- LING, H. et COLLINS, O'NEIL RAY. 1970a. — Control of plasmodial fusion in a Panamanian isolate of *Didymium iridis*. *Am. J. Bot.*, 57, 292-298.
- LING, H. et COLLINS, O'NEIL RAY. 1970b. — Linkage studies in the true slime mold *Didymium iridis*. *Am. J. Bot.*, 57, 299-303.
- MCGRATH, R. A. et WILLIAMS, R. W. 1967. — Interruptions in single strands of the DNA in slime mold and other organisms. *Biophys. J.*, 7, 309-317.
- MOHBERG, J. et RUSCH, H. P. 1969. — Growth of large plasmodia of the myxomycete *Physarum polycephalum*. *J. Bact.*, 97, 1411-1418.
- POULTER, R. T. M. et DEE, J. 1968. — Segregation of factors controlling fusion between plasmodia of the true slime mold *Physarum polycephalum*. *Genet. Res. Camb.*, 12, 71-79.

- RAO, B. et GONTCHAROFF, M. 1969. — Functionality of newly synthesized DNA as related to RNA synthesis during mitotic cycle in *Physarum polycephalum*. *Exp. Cell. Res.*, 56, 269-274.
- ROSS, I. K. 1968. — Nuclear membrane behaviour during mitosis in normal and heteroploid Myxomycetes. *Protoplasma*, 66, 173-184.
- RUSCH, H. P. 1969. — Some biochemical events in the growth cycle of *Physarum polycephalum*. *Fed. Proc.*, 28, 1761-1770.
- SACHSENMAIER, W. 1966. — Analyse des Zellzyklus durch Eingriffe in die Makromolekülbiosynthese. 3. *Wissenschaftliche Konferenz der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte*, Semmering bei Wien, 1965. Funktionelle und morphologische Organisation der Zelle. Probleme der biologischen Reduplikation.
- SACHSENMAIER, W. et IVES, D. H. 1965. — Periodische Änderungen der Thymidinkinase-Aktivität in Synchronen Mitosezyklus von *Physarum polycephalum*. *Biochem. Zeitsch.*, 343, 399-406.
- SAUER, H. W., BABCOCK, K. L. et RUSCH, H. P. 1969a. — Changes in RNA synthesis associated with differentiation (sporulation) in *Physarum polycephalum*. *Biochem. Biophys. Acta*, 195, 410-421.
- SAUER, H. W., BABCOCK, K. L. et RUSCH, H. P. 1969b. — Sporulation in *Physarum polycephalum*. *Exp. Cell Res.*, 57, 319-327.
- SAUER, H. W., BABCOCK, K. L. et RUSCH, H. P. 1969c. — High molecular weight phosphorus compound in nucleic acid extracts of the slime mold *Physarum polycephalum*. *J. Bact.*, 99, 650-654.
- SAUER, H. W., GOODMAN, E. M., BABCOCK, K. L. et RUSCH, H. P. 1969. — Polyphosphate in the life cycle of *Physarum polycephalum* and its relation to RNA synthesis. *Biochem. Biophys. Acta*, 195, 401-409.
- SCHIEBEL, W., CHAYKA, T. G., DE VRIES, A. et RUSCH, H. P. 1969. — Decrease of protein synthesis and breakdown of polyribosomes by elevated temperature in *Physarum polycephalum*. *Biochem. Biophys. Res. Com.*, 35, 338-345.
- SCHUSTER, F. L. 1969. — Nuclear degeneration during spore formation in the true slime mold, *Didymium nigripes*. *J. Ultr. Res.*, 29, 171-181.
- SIMON, H. L. et HENNEY, H. R. jr. 1970. — Chemical composition of slime from three species of myxomycetes. *Febs Le Hers*, 7, 80-82.

Manuscrit reçu le 15 février 1971.