

Les lomasomes du *Sporotrichum schenckii*

par M. ANSEL, M. THIBAUT et Y. TOURTE

*Laboratoire de Parasitologie et de Mycologie (P^r M. LARIVIÈRE),
Unité des Cordeliers, 15, rue de l'École de Médecine, F 75 - Paris (6^e)
Laboratoire de Biologie végétale n° 5, 1, rue Victor-Cousin, F 75 - Paris (5^e)*

Résumé

Les hyphes du *Sporotrichum schenckii* ont été étudiées en coupes ultrafines, au microscope électronique. Les articles contiennent des lomasomes typiques. A partir de ces observations faites sur l'ultrastructure, l'évolution et les fonctions de ces organites sont envisagées.

Summary

The hyphae of *Sporotrichum schenckii* have been studied in thin sections with the electron microscope. The cells contain typical lomasomes. On the basis of these observations made on the fine structure, the evolution and the functions of these organelles are considered.

Le microscope photonique n'avait pas permis d'observer au bord ($\lambda\omega\mu\alpha$) des cellules un petit corpuscule ($\sigma\omega\mu\alpha$) toujours situé entre la membrane cytoplasmique ou « plasmalemma » et la paroi rigide constituant la membrane squelettique. Du fait de cette situation constante, ces organites ont été appelés lomasomes. L'usage de plus en plus fréquent du microscope électronique pour préciser les ultra-structures cellulaires a permis, depuis qu'ils ont été signalés par Girbardt en 1958, de retrouver des lomasomes chez un nombre croissant d'êtres vivants.

Nous remercions tout particulièrement le Professeur M. Larivière de son bienveillant encouragement : grâce à lui, un laboratoire de Microscopie électronique a pu être créé et peut déjà fonctionner à l'Institut de Parasitologie qu'il dirige et où ce travail a été exécuté.

I. Présence de Lomasomes.

Puisque ces formations membranaires ne se trouvent qu'entre le plasmalemme et la paroi squelettique, on peut déjà deviner que celles-ci ne seront signalées ni chez les Protistes dépourvus de paroi (par exemple : *Mycetozoa*), ni chez les animaux où il n'y a que de rares cellules présentant une paroi. Par contre, les lomasomes ont été décrits chez les Champignons et chez les plantes même « supérieures ».

On les a décrits et étudiés tant chez des Siphomycètes : Oomycètes tels que *Aphanomyces*, *Phytophthora*, *Pythium*, *Peronospora*, *Albugo* ou Zygomycètes tel que *Phycomyces*, que chez des Septomycètes. Parmi ceux-ci, on les a signalés chez des Adéomycètes des genres *Rhizoctonia* et *Geotrichum*, chez des Ascomycètes tels que les Levures, les *Penicillium* ou dans le genre *Neobulgaria* et enfin chez des Basidiomycètes tels que les genres *Lenzites*, *Schizophyllum*, *Merulius*, *Collybia* ou *Coprinus*. Enfin, les lomasomes ont même été observés chez des algues rouges (*Lomentaria*) ou vertes (*Chara*) et chez des Angiospermes (*Triticum*, *Ipomaea*).

II. Description. Définition. Distinction.

Si nous signalons la présence des lomasomes dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*, ce n'est pas tant pour ajouter une espèce de plus à la liste de celles présentant ces organites, que pour bénéficier des avantages offerts par des filaments en voie de croissance. Dans ceux-ci, la portion distale qui naît offre au point de vue constitution des caractères différents de ceux de la portion proximale plus âgée. On peut donc assister à la naissance, à l'épanouissement et à l'évolution des lomasomes au fur et à mesure de la poussée de l'hyphe.

A. DESCRIPTION.

1° Vers le front de croissance de l'hyphe où la paroi squelettique ne fait que s'ébaucher et où le cytoplasme est dense, le lomasome apparaît sous la paroi comme une invagination du plasmalemme vers l'intérieur du cytoplasme (fig. 1, a).

2° Même dans cette région, une telle poche ainsi formée peut déjà présenter les caractères du lomasome (fig. 1, b). En son intérieur, on observe des bourgeons du plasmalemme sous forme d'un ou de plusieurs tubules. On ne saurait préciser s'il s'agit d'un seul tubule plus ou moins allongé et contourné ou de plusieurs. Mais, dès lors, suivant l'incidence de la coupe, les segments de ces tubules apparaissent, soit sous forme de petites sphérules, soit sous forme de francs petits tubes. A l'intérieur de ces digitations, s'est introduit du cytoplasme, qui donne un aspect granuleux dû aux ribosomes.

3° A un stade plus avancé, la poche elle-même s'agrandit et en son intérieur, les portions de tubules se renflent, en vésicules distendues (fig. 4).

4° A un stade plus avancé encore, il semble que le ou les tubules se fragmentent en nombreuses petites vésicules d'où le nom de « multivesicular bodies » donné parfois à ces poches ainsi bourrées de « microcystes » (fig. 6).

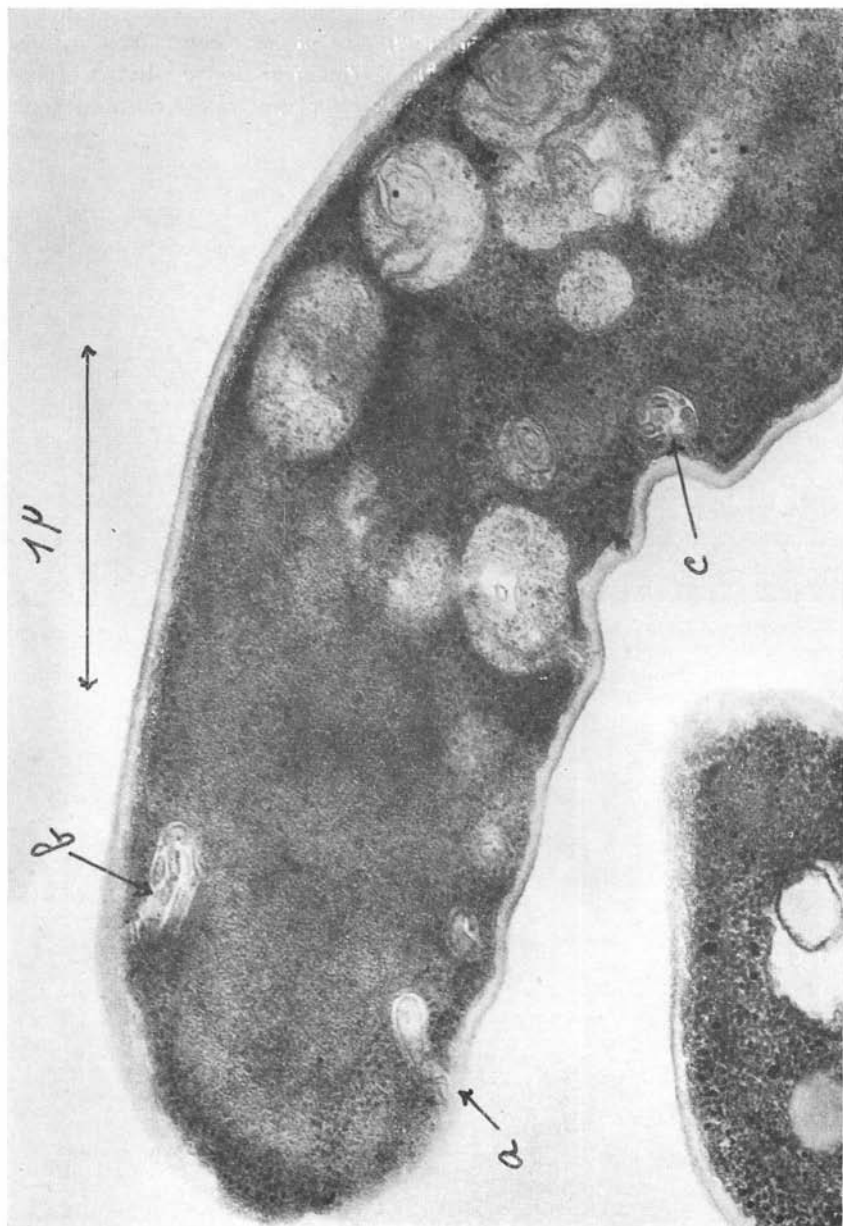


FIG. 1. — Extrémité d'une hypha du *Sporotrichum schenckii*. X 48.000
Fixation : glutaraldéhyde, OsO₄ ; Contrastation : acétate d'uranyle, citrate de plomb ; a) simple invagination ; b) présence de tubules ; c) situation apparemment intra-cytoplasmique.

5° Par la suite, il semble que ces poches lomasomiques distendues par ces vésicules ont atteint là leur maximum de différenciation. Chacune des vésicules présente un petit point dense aux électrons (polyphosphate ?). Les poches peuvent ainsi occuper une partie importante de l'hyphe ou faire saillie à l'intérieur des vacuoles qui, abondantes, caractérisent l'hyphe âgée (fig. 6, 7, 8) où le cytoplasme raréfié est rejeté contre la paroi.

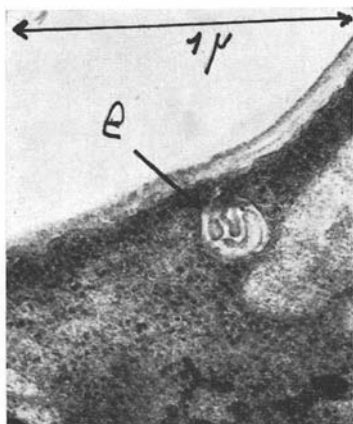


FIG. 2. — Sphérule et tubule dans un lomasome. Situation encore apparemment intra-cytoplasmique. X 48.000. Même technique

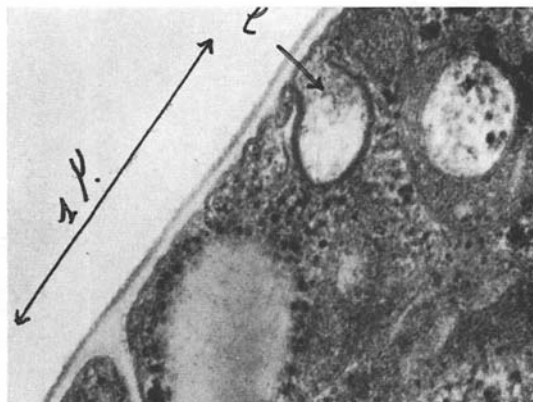


FIG. 3. — Lomasome avec paroi très dense aux électrons. X 48.000. Même technique

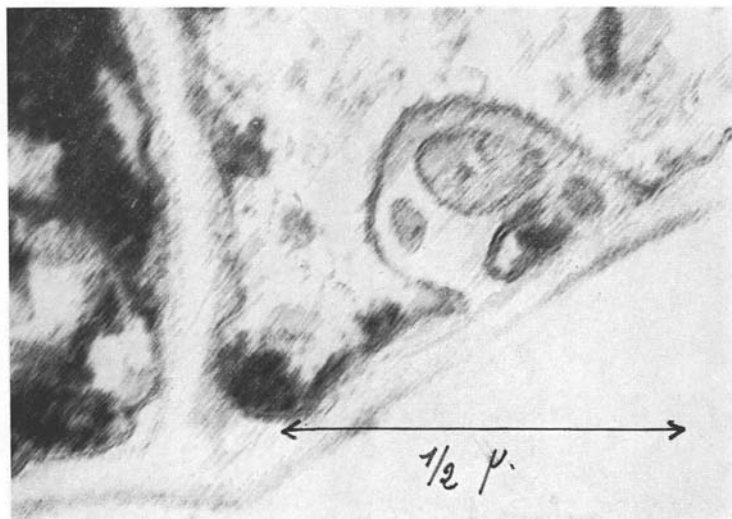


FIG. 4. — Lomasome typique avec sphérule, tubule et vésicule. X 113.250. Même technique

B. DÉFINITION.

On peut donc définir le lomasome ainsi :

1° C'est un organe situé entre le plasmalemme et la paroi squelettique.

2° Il est constitué à l'origine par une poche saillant dans le cytoplasme et formée par le plasmalemme ; celle-ci présente par la suite en son intérieur des sphérules et tubules.

3° Au terme de son évolution, le lomasome toujours situé au bord de la cellule est bourré de vésicules.

C. DIAGNOSTIC.

1° On ne peut confondre les lomasomes :

a) D'une part avec de simples vésicules de pinocytose, mais leur évolution montre immédiatement la différence.

b) D'autre part, il ne faut pas les confondre avec des vésicules pariétales, aussi saillant de même dans le cytoplasme, mais dont l'intérieur présente des membranes concentriques de type myélinique (fig. 9 et 10). Ces vésicules myélinoides ont été trouvées par nous chez le *Sporotrichum schenckii*, elles sont comparables à celles décrites par divers auteurs sous la cuticule de Protozoaires (Grégarines).

2° Il ne faut cependant pas se laisser abuser par la situation parfois exclusivement intracytoplasmique des lomasomes, en l'absence de raccordement avec la paroi. La poche lomasomique peut se recourber à l'intérieur du cytoplasme et l'incidence de la coupe peut la faire sembler sans rapport avec le plasmalemme pariétal (fig. 1, b, c, fig. 2). Il s'agit là au contraire de bien y reconnaître un lomasome.

III. Structures des membranes lomasomiques.

A. La membrane ectoplasmique, qui présente normalement deux feuillets denses aux électrons, séparés par un espace clair, est aussi celle qui constitue la poche du lomasome et celle des sphérules, tubules et vésicules.

Cependant, des modifications apparaissent dans les lomasomes. Tout d'abord, on note pour la paroi du lomasome une densité plus grande aux électrons (fig. 3) que pour celle du plasmalemme. D'autre part, on peut remarquer, au cours de son évolution, des modifications locales dans les parois de cette poche, modifications qui consistent, par exemple en un épaississement (fig. 5).

B. Le contenu des sphérules et tubules est, à l'origine granuleux. Une telle structure granuleuse nous semble devoir être rapprochée, de celle du mésosome observé dans un septum de la bactérie cyanophycée « *Phormidium* ». Par la suite, le contenu des vésicules apparaît clair, perméable aux électrons, sauf au niveau d'un granule intensément dense (fig. 8), comparable au granule de polyphosphate que l'on observe dans l'arthrospore du genre *Mycobacterium*.

FIG. 5. — Lomasome avec modifications locales de la paroi moins dense et plus épaisse. X 30.000. Même technique

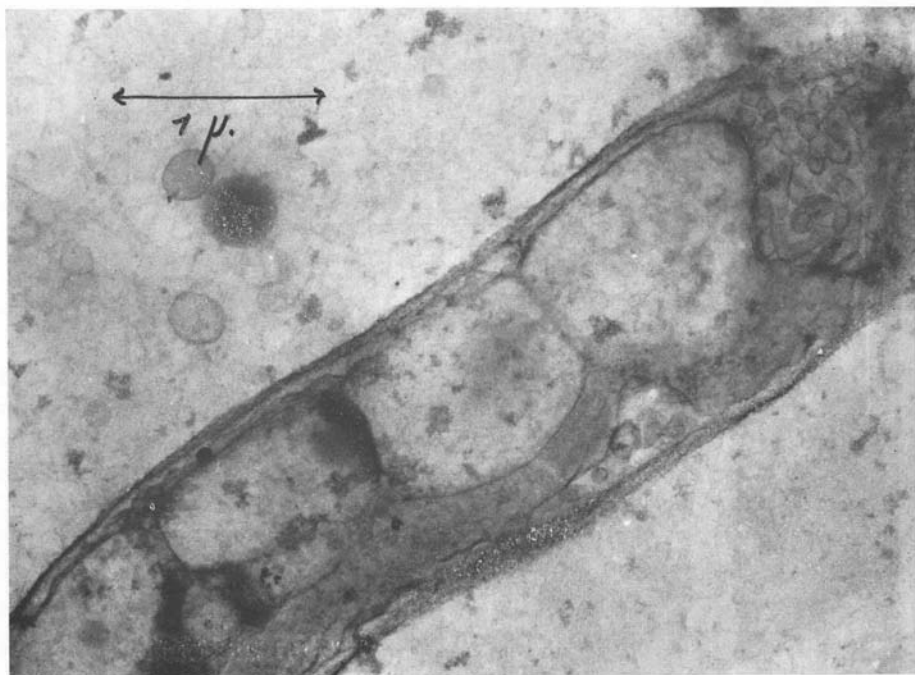
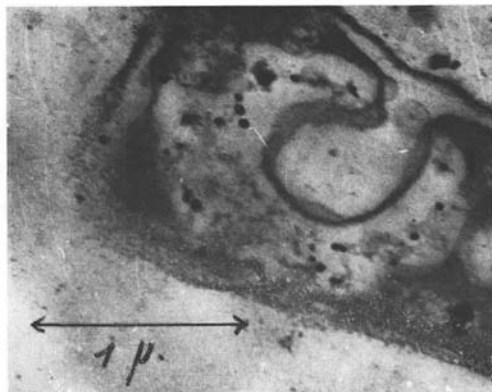


FIG. 6. — Hyphe âgée montrant des vacuoles, un cytoplasme raréfié et un lomasome avec poche très développée remplie de vésicules. X 30.000. Même technique

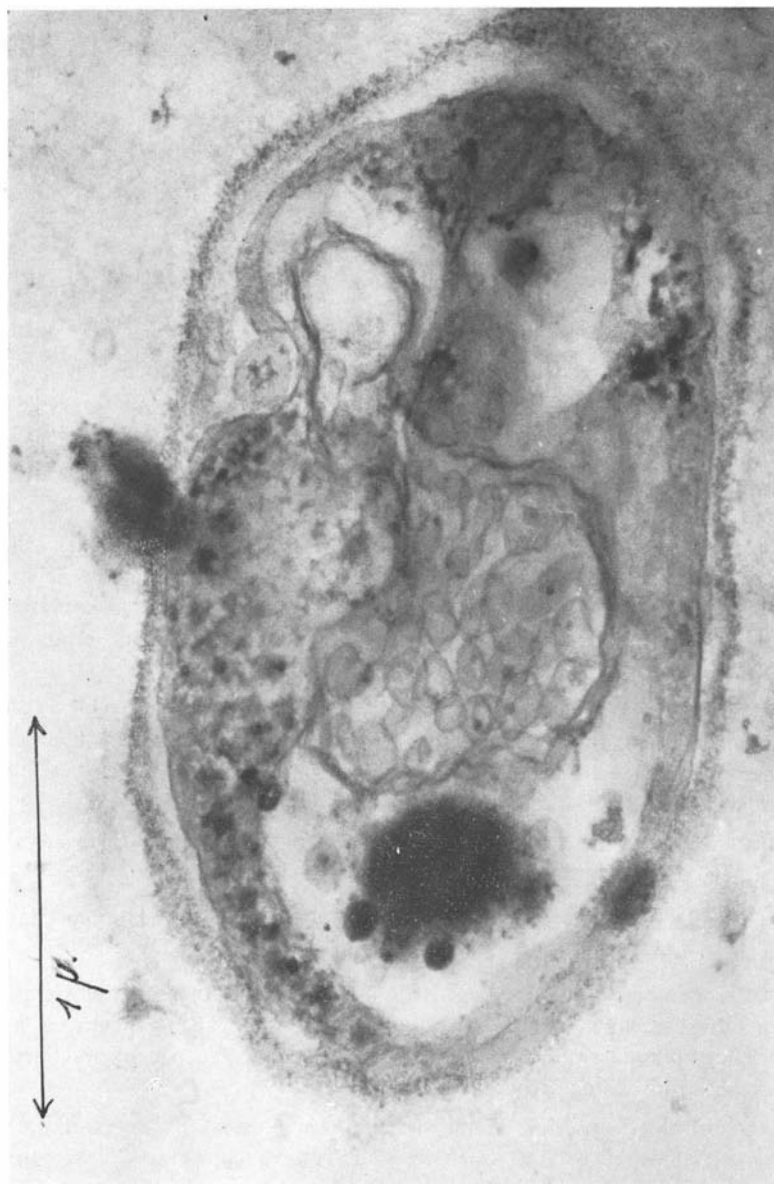


Fig. 7. — Section presque transversale d'une hyphe âgée, montrant une poche lomasomique saillant fortement à l'intérieur de l'hyphe et bourrée de vésicules. Quelques-unes de ces dernières ont un granule dense. X 57,000. Même technique

IV. Fonctions des lomasomes.

A. Divers auteurs ont successivement attribué aux lomasomes :

1° Soit un rôle fonctionnel :

- a) de sécrétion,
- b) d'absorption au niveau d'haustoria,
- c) dans la formation de la paroi,
- d) dans la prolifération de la membrane,
- e) dans le maintien de la turgescence des basides,
- f) dans la synthèse du glycogène,
- g) dans la micropinocytose des hyphes.

2° Soit une signification non fonctionnelle, ne voyant en eux que la manifestation d'une dégénérescence du cytoplasme ou que la réponse à une agression ou épreuve (« stress »), subie par l'hyphe ou la cellule.

B. Des arguments négatifs contre diverses des propositions précédentes peuvent être avancées :

1° Il ne semble pas qu'il faille voir dans le lomasome une dégénérescence, car ils naissent précisément au front de croissance des hyphes, dans une zone où celles-ci sont jeunes, nous dirions : en « euphorie physiologique ». Pour la même raison on ne peut y voir une réponse à un stress dû à de mauvaises conditions puisque les filaments étudiés se développent abondamment sur un milieu nutritif et dans des conditions optimum de température (25°) et d'humidité.

2° Un rôle dans la synthèse du glycogène ne paraît pas probable. Celui-ci apparaît au sein du cytoplasme sous forme d'amas en rosettes caractéristiques, alors que les lomasomes, qui se trouvent à distance, n'ont pas encore évolué en vésicules et celles-ci restent toujours à la périphérie de l'hyphe.

3° Il est difficile de dire par quel mécanisme les lomasomes interviennent dans la physiologie et de la paroi squelettique et de la membrane plasmique.

C. Des fonctions probables peuvent cependant être évoquées en s'appuyant sur les arguments suivants :

1° Il est vraisemblable que dans son stade de jeunesse, le lomasome puisse assurer une fonction de pinocytose. D'autre part, un rôle dans les échanges entre le milieu ambiant et le cytoplasme situé à son niveau peut être suggéré par les modifications que l'on observe au niveau de sa paroi.

2° Il est difficile de préciser si les vésicules qui finissent par le remplir représentent un matériel de déchet ou un matériel de réserve alimentaire. Ceci constitue une fonction terminale au stade ultime d'évolution.

3° La fonction la plus probable du lomasome nous paraît être une fonction de respiration. La multiplication de la surface cellulaire qu'il réalise correspond aux fonc-

FIG. 8. — Extrémité d'une poche lomasonique saillant dans une vacuole et montrant des vésicules avec granules denses.
X 48.000. Même technique

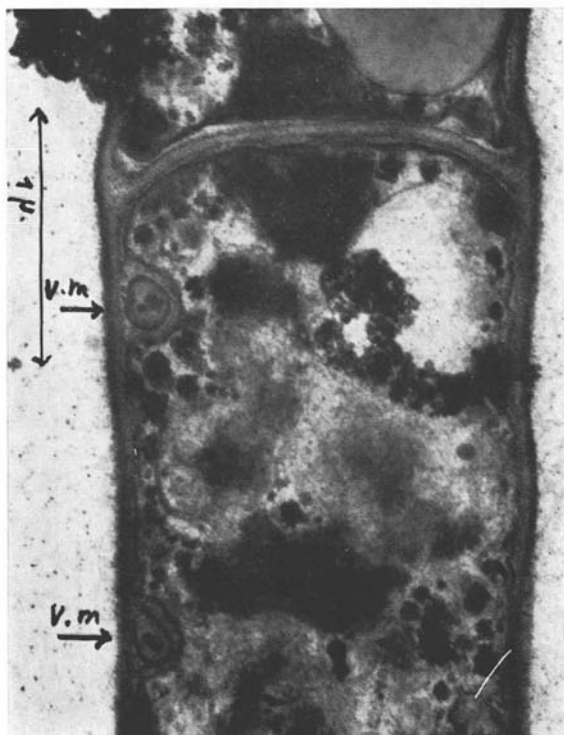
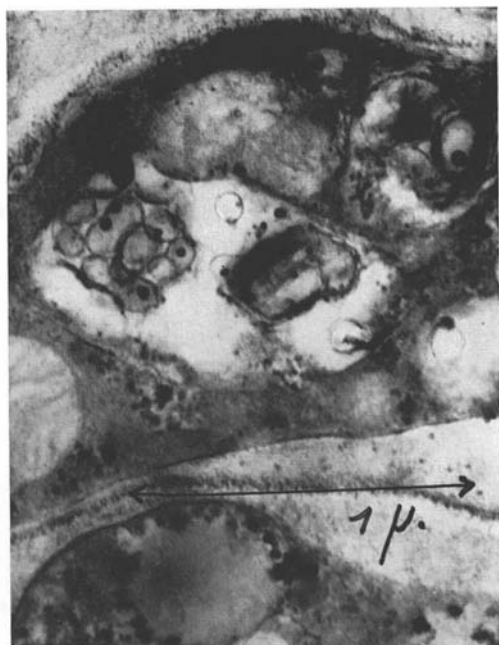


FIG. 9. — Vésicules à lamelles concentriques de type myélinique en bordure de la paroi. X 36.000. Même technique

tions d'absorption (alimentaire ou d'oxygène) ou aux fonctions d'excrétion (de toxines ou de CO_2) qui s'accompagnent d'une telle augmentation des surfaces. Un autre argument de morphologie comparée nous le montre ressemblant aux mésosomes des bactéries qui dérivent, eux aussi, de la membrane ectoplasmique et se trouvent aussi situés sous la paroi bactérienne. L'impossibilité de voir les lomasomes au microscope photonique, ne permet malheureusement pas d'utiliser la coloration vitale au vert Janus ni la NADI réaction, qui permettraient d'y mettre en évidence la cytochrome-oxydase.

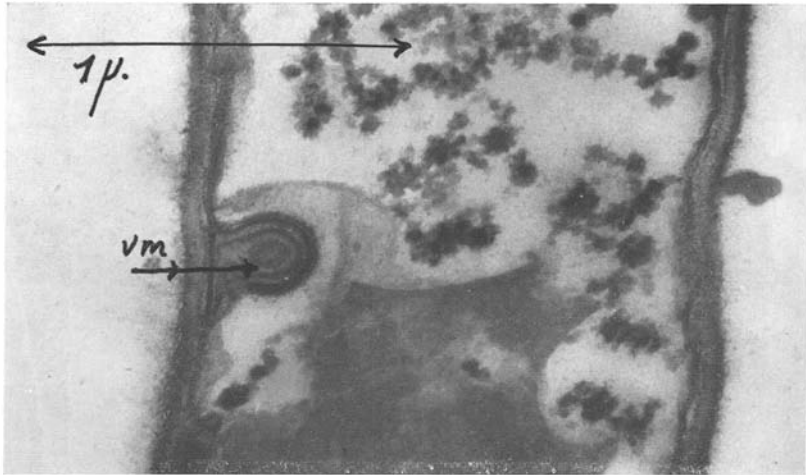


FIG. 10. — Vésicule à membranes concentriques, bien développée, en position pariétale. X 54.000. Même technique

Il est hautement probable que les Champignons ont hérité des bactéries ce mode de respiration. Autant nous avons constaté l'existence de mitochondries dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*, il n'en est pas moins vrai, que nous avons pu les mettre en évidence dans les portions d'hyphes où nous constatons la présence de lomasomes. La coexistence de ceux-ci avec les mitochondries ne saurait d'ailleurs, *a priori*, être incompatible. On sait, de toute façon que la présence des cytochromes oxydases et des succino-deshydrogénases est connue au niveau des simples membranes bactériennes.

En conclusion : nous pensons que les lomasomes, après un premier stade de jeunesse où la fonction de pinocytose n'est pas exclue, remplissent très vraisemblablement, au stade de maturité, par leurs sphérules et tubules, une fonction respiratoire. Leur involution se traduit par la transformation en vésicules, sans que l'on puisse actuellement prévoir, si elles constituent une substance de réserve ou de déchet.

Bibliographie

- ARRIGONI (O.) & ROSSI (G.), 1963. — I Lomasomi, loro probabili rapporti con la crescita per distensione della parete cellulare. *G. bot. ital.*, 70, 476-481.
- & —, 1963. — I lomasomi strutture cellulari sconosciute nelle piante superiori, *Accademia nazionale dei lincei*, 34, 305-308.
- & —, 1964. — Osservazioni sulla morfologia dei lomasomi. *G. bot. ital.*, 71, 57-61.
- BARTON (R.), 1963. — Electron microscope studies on surface activity in cells of *Chara vulgaris*. *Planta*, 66, 95-105.
- BENEKE (E. S.), 1963. — Calvatia, calvacin and cancer. *Mycologia*, 55, 257-270.
- BERLIN (J. D.) & BOWEN (C. C.), 1964. — The host parasite interface of *Albugo candida* on *Raphanus sativus*. *Am. J. Bot.*, 51, 445-452.
- BOUCK (G. B.), 1962. — Chromatophore development, pits and other fine structure in the red alga *Lomentaria bayleyana* (Hatv) Farlow. *J. Cell. Biol.*, 12, 553-569.
- BRACKER (C. E.), 1966. — Ultrastructural aspects of sporangiospore formation in *Gibbertella persicaria*. In the « Fungus spore ». *Proced. Symp. Colston Res. Soc. 18th*, Bristol, England, Madelin ed. Butterworths, London.
- , 1967. — Ultrastructure of fungi. *Ann. Rev. Phytopath.*, 5, 343-374.
- & BUTLER (E. E.), 1963. — The ultrastructure and development of septa in hyphae of *Rhizoctonia solani*. *Mycologia*, 55, 35-58.
- & WILLIAMS (C. M.), 1966. — Comparative ultrastructure of developing sporangia and asci in fungi. In *Electron microscopy. Proc. Intern. Congr. Electron. Microscopy 6th*, Kyoto, 11, 307-308, Maruzen Co, ed. Tokyo.
- BUCKLEY (P. M.), SHAHOLM (V. E.), & SOMMER (N. F.), 1962. — Electron microscopy of *Botrytis cinerea* conidia. *J. Bacteriol.*, 91, 2037-2044.
- CARROLL (G. C.), 1966. — A study of asexual sporogenesis in *Saccobolus kernerii* and *Ascodesmis sphaerospora*. Doctoral Thesis of Univ. Texas, Austin, Texas.
- CHAPMAN (J. A.) & VUJICIE (R.), 1965. — The fine structure of sporangia of *Phytophthora erythroseptica* Pethyt. *J. Gen. Microbiol.*, 41, 275-282.
- CHEN (P. L.), 1964. — The membrane system of *Streptomyces cinnamomensis*. *Amer. J. Bot.*, 51, 35-58.
- CRAWLEY (J. C. W.), 1965. — A cytoplasmic organelle associated with the cell walls of *Chara* and *Nitella*. *Nature*, 205, 200-201.
- ECHLIN (P.), GODWIN (H.), CHAPMAN (B.) & ANGOLD (R.), 1966. — The fine structure of polyvesicular bodies associated with cell walls in the developing anthers of *Ipomoea purpurea* L (Roth). In *Electron Microscopy. Proc. Intern. Congr. Electron. Microscopy 6th*, Kyoto, Maruzen Co Tokyo.
- EDWARDS (M.) & STEVENS (R. W.), 1963. — Fine structure of *Listeria monocytogenes*. *J. Bact.*, 86, 414-428.
- EHRlich (M. A.) & EHRlich (H. G.), 1966. — Ultrastructure of the hyphae and haustoria of *Phytophthora infestans* and hyphae of *Phytophthora parasitica*. *Can. J. Bot.*, 44, 1495-1503.

- ESAU (K.), CHEADLE (V. I.) & GILL (R. M.), 1966. — Cytology of differentiating tracheary elements. 2. Structures associated with cell surfaces. *Am. J. Botany*, 53, 765-771.
- FOERSTER (R. C.), BEHRENS (P. Q.) & AIRTH (R. L.), 1965. — Bioluminescence and other characteristics of *Collybia velutipes*. *Amer. J. Bot.*, 52, 487-495.
- FREY-WISSLING & MUHLETHALER. — Ultrastructural plant cytology. 1 vol., 377 p. Elsevier Publishing Company.
- FULLER (M. S.), 1966. — Structures of the uniflagellate zoospores of Aquatic Phycomycetes. In «The Fungus spore». *Proc. Symp. Colston. Soc. 18th*, Bristol, England, 67-84. Madelin ed. Butterworths, London.
- GAY (J. L.) & GREENWOOD (A. D.), 1966. — Structural aspects of zoospore production in *Saprolegnia ferax* with particular reference to the cell and vacuolar membranes. In «The Fungus spore». *Proc. Symp. Colston. Res. Soc. 18th*, Bristol, England, 95-108. Madelin M. F. éd. Butterworths, London.
- GIESY (R. M.) & DAY (P. R.), 1965. — The septal pores in *Coprinus lagopus* in relation to nuclear migration. *Am. J. Bot.*, 52, 287-293.
- GIRBARDT (M.), 1958. — Über die Substruktur von *Polystictus versicolor*. *Arch. Mikrob.*, 28, 255-269.
- , 1961. — Licht und Elektronen mikroskopische Untersuchungen an *Polystictus versicolor*. II. Die Feinstruktur von Grundplasma und Mitochondrien. *Arch. Mikrob.*, 39, 351-359.
- HANCHEY (P.) & WHEELER (H.), 1966. — Lomasome and spherosome — like structures in victorin treated oat roots. *Phytopathology*, 56, 880.
- HASHIMOTO (T.) & YOSHIDA (N.), 1966. — Unique membranous system associated with glycogen synthesis in a imperfect fungus: *Geotrichum candidum*. In «Electron microscopy». *Proc. Intern. Congr. Electron. Microsc. 6th*, Kyoto, 11, 305-306. Maruzen Co Tokyo.
- HAWKER (L.), 1965. — Fine structure of fungi as revealed by electron microscopy. *Biol. Rev.*, 40, 52-92.
- & ABBOTT (P.), 1963. — An electron microscope study of maturation and germination of sporangiospores of two species of *Rhizoctonia solani*. *J. Gen. Microb.*, 32, 295-298.
- & —, 1963. — Fine structure of the young vegetative hyphae of *Pythium debaryanum*. *J. Gen. Microb.*, 31, 491-494.
- HENDY (R. J.), 1966. — Resemblance of lomasomes of *Pythium debaryanum* to structure recently described in *Chara* and *Nitella*. *Nature*, 209, 1258-1259.
- HENNERE (E.), 1967. — Etude cytologique des premiers stades du développement d'une Coccidie *Myriosporides amphiglenae*. *J. Protozool.*, 14, 27-39.
- HYDE (J. M.) & WALKINSHAW (C. H.), 1966. — Ultrastructure of Basidiospores and mycelium of *Lenzites saepiaria*. *J. Bactériol.*, 92, 1218-1227.
- KELLENBERGER (E.), RYTER (A.) & SECHAUD (A.), 1958. — Electron microscope study of D.N.A. containing plasmids. II. Vegetative and mature phage D.N.A. as compared with normal bacterial nucleoids in different physiological state. *J. Biophys. Bioch. Cyt.*, 4, 671-676.

- KESKIN (B.), 1964. — Parasit in den Wurzeln von *Beta vulgaris* Tournefort, besonders während der jungen Entwicklung der Zuckerrübe. *Arch. Microbiol.*, 43, 348-378.
- LESSIE (P. E.), 1967. — Fine structure of zoospore differentiation in *Blastocladiella emersonii* Master's Thesis, Purdue Univ. Lafayette. Ind.
- MANOCHA (M. S.), 1965. — Fine structure of the *Agaricus* carpophore. *Can. J. Bot.*, 43, 1329-1334.
- , & SHAW (M.), 1964. — Occurrence of lomasomes in mesophyll cells of Khapli wheat. *Nature*. 203, 1402-1403.
- MOLLENHAUER (H. H.), WHALEY (W. G.), & LEECH (J. H.), 1960. — Cell ultrastructure responses to mechanical injury, a preliminary report. *J. Ultrastr. Res.*, 4, 473-481.
- MOORE (R. T.). — The ultrastructure of fungal cells in « The Fungi ». Vol., 1, 95-118, Academic Press, New York.
- , & Mc ALEAR (J. H.), 1961. — Fine structure of mycota. 5. Lomasomes, previously uncharacterized hyphal structures. *Mycologia*, 53, 194-200.
- , & —, 1961. — Fine structure of mycota. 8. On the aecidial stage of *Uromyces caladii*. *Phytopath. Z.*, 42, 297-304.
- , et —, 1962. — Observations on ascospore initiation in the Discomycète *Dasyscyphus* sp. *J. Gen. Microbiol.*, 28.
- , & —, 1963. — Fine structure of mycota. 4. The occurrence of the Golgi dictyosome in the fungus *Neobulgaria pura* (Fr.) Petrak. *J. Cell. Biol.*, 16, 132-142.
- , & MUHLETHALER (K.), 1963. — Fine structure in frozen-etched yeast cells. *J. Cell. Biol.*, 17, 19-28.
- PEYTON (G. A.) & BOWEN (C. C.), 1963. — The host-parasit interface of *Peronospora manshurica* on *Glycine max*. *Am. J. Bot.*, 50, 787-797.
- PITELKA (D. R.), 1963. — Electron microscopic structure of Protozoa, Pergamon Press, Oxford.
- REYNOLDS (E. S.), 1963. — The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 1963, 7, 208-212.
- SCHRANTZ (J.-P.), 1965. — Etude au microscope électronique de la localisation des pigments caroténoïdes chez un Discomycète *Ciliaria hirta* (Schum) Boudier. *Rev. Cytol. & Biol. Vég.*, 28, 31-34.
- SHATLA (M. N.), YANG (C. Y.) & MITCHELL (J. E.), 1966. — Cytological and fine structure studies of *Aphanomyces euteiches*. *Phytopathology*, 56, 923-928.
- SHAW (M.) & MANOCHA (M. S.), 1965. — The physiology of host-parasite relations. XV. Fine structure in rust-infected wheat leaves. *Can. J. Bot.*, 43, 1285-1292.
- SCANNERINI (S.), 1967. — Un particolare sistema di membrane e lomasomi in *Agaricus campester* Fr. var. bisporus. *Caryologia*, 20, 115-133.
- VAN ITERSON (W.), 1961. — Some features of X remarkable organelle in *Bacillus subtilis*. *J. Cell. Biol.*, 9, 183-192.
- VIVIER (E.), 1968. — L'organisation ultrastructurale corticale de la Grégarine *Lecudina pellucida*; rapports avec l'alimentation et la locomotion. *J. Protozool.*, 15, 230-246.

- WELLS (K.), 1964. — The basidia of *Exidia nucleata*. I. Ultrastructure. *Mycologia*, 56, 327-341.
- , 1965. — Ultrastructural features of developing and mature basidia of *Schizophyllum commune* (Fries), *Mycologia*, 57, 237-261.
- WILLIAMS (P. H.) & YUKAWA (Y. B.), 1967. — Ultrastructural studies on the host parasite relations of *Plasmodiophora brassicae*, *Phytopathology*,
- WILSENACH (R.) & KESSEL (M.), 1965. — The role of lomasomes in wall formation in *Penicillium vermiculatum*. *J. Gen. Microbiol.*, 40, 401-404.
- ZACHARIAH (K.) & FITZ JAMES (P. C.), 1967. — The structure of phialides in *Penicillium claviforme*. *Can. J. Microbiol.*, 13, 249-256.
-