

Recherches sur l'ultrastructure de la forme mycelienne du *Sporotrichum schenckii* (Hetkoen et Perkins, 1900)

par Monique THIBAUT

Laboratoire de Parasitologie et de Mycologie (P^r M. LARIVIÈRE)
U.E.R. des Cordeliers, 15, rue de l'Ecole-de-Médecine, F 75 - Paris (6°)

Résumé

L'ultrastructure de la phase mycélienne de champignons dimorphiques, pathogènes pour l'homme, tel le *Sporotrichum schenckii* (Hetkoen et Perkins, 1900), n'a pas été décrite. Nous pensons qu'il est important d'utiliser la microscopie électronique dans ce domaine, car les observations en microscopie optique sont morphologiquement insuffisantes. L'examen des hyphes végétatives révèle une organisation très compliquée et différenciée, semblable à celle des organismes supérieurs.

La paroi cellulaire consiste en plusieurs couches distinctes. Des recherches sur la conformation du septum des hyphes ont aussi été entreprises, car elles peuvent donner des éléments pour clarifier la position taxinomique du *Sporotrichum schenckii*. Le septum est fait de zones d'opacité différente aux électrons. Le pore septal est un composé structural important des hyphes septées. La microscopie électronique a révélé que ce champignon semble être caractérisé par la présence d'un « appareil synaptique ». Lorsque la coupe ne passe pas au niveau du pore, le septum paraît être continu. Des corps denses, associés intimement avec les septa, sont appelés corps de Woronin. Des comparaisons ont été faites avec l'ultrastructure d'autres champignons. Quelques-uns de ces caractères ressemblent à certains de ceux des algues. Le plasmalemme qui se présente comme deux minces couches sombres entourant un espace clair, est continu à travers le pore. La membrane plasmique contournée reste contre la paroi cellulaire, sauf

aux endroits où l'on observe des invaginations: ce sont des lomasomes typiques.

Les ribosomes ne sont pas associés avec les membranes, ils sont libres dans le hyaloplasme. On observe de grandes et de petites vacuoles avec une paroi irrégulière. Les vacuoles se présentent comme des aires transparentes aux électrons (contenant quelquefois des particules variées) et entourées par une simple membrane unitaire. Dans le cytoplasme, on observe des mitochondries. Dans les jeunes hyphes, les mitochondries sont nombreuses, tandis qu'elles sont rares dans les hyphes âgées. Les mitochondries sont peu différentes de celles décrites dans d'autres matériels. Les crêtes sont parallèles au grand axe de l'organite. Les inclusions lipidiques sont présentes dans la plupart des hyphes. Les granules lipidiques se voient plus fréquemment dans les hyphes âgées que dans les jeunes. Le glycogène observé apparaît normalement sous la forme typique de particules α et β , libres dans le hyaloplasme, ou incluses dans une « vacuole ». Des figures myéliniques s'observent dans le hyaloplasme, dans les vacuoles ou à leur contact, à l'intérieur des mitochondries. Le noyau est bordé par une membrane double. La matrice nucléaire est formée d'un matériel faiblement opaque. Des nucléoles sont visibles dans la plupart des noyaux. On les identifie par leur densité plus importante que celle de la matrice nucléaire et par leurs granulations habituellement plus grosses. Il n'y a pas de membrane limitante autour du nucléole.

Summary

The ultrastructure of the mycelial phase of dimorphic human pathogenic fungi, such as *Sporotrichum schenckii* (Hetkoen and Perkins, 1900), has not been described. We deemed it important to carry out electron microscopy in this field, since observations with the light microscope are morphologically insufficient. The examination of the vegetative hyphae reveals a considerably complicated and differentiated organization similar to that of higher organisms.

The cell wall consists of several distinct layers. Research on the conformation of the septum of hyphae was also undertaken, because they could give us a clue toward clarifying the taxonomic position of *Sporotrichum schenckii*. The septum was made up of zones of different electron opacity. The septal pore is an important structural component of septate hyphae. Electron microscopy has revealed that this fungus appears to be characterized by possessing a « synopsis apparatus ». Except when the section is not made at the level of the pore then the septum appears to be continuous.

Intimately associated with all the septa are dense bodies, called Woronin bodies. Extensive comparisons with the fine structure of other mycota are been made. Some of these characters resemble those of some algae. The plasmalemma, showing as two thin dark lines with a light interspace, is continuous through the pore. The convoluted cell membrane rests again the cell wall except at places where there are observed many invaginations: there are typical lomasomes.

The ribosomes are not associated with membranes, they are free in the cytoplasm. Large and small vacuoles, with an irregular outer contour are observed. The vacuoles have been seen as an electron transparent area (sometimes with various particules) enclosed by a single unit membrane.

Within the cytoplasm, mitochondria were observed. In case of the younger hyphae the mitochondria were numerous, while they were few in number in the older hyphae. The mitochondria were little different that those described from other material. The cristae ran parallel to the long axis of the body. Lipid inclusions were present in many of the hyphae. The lipid granules were seen more often in older hyphae that in younger ones. Glycogen observed, normally appears in the typical form of α and β particules, free in the hyaloplasm or included in a « vacuole ». « Myelin » forms were observed in the hyaloplasm, into the vacuoles or close to them, inside the mitochondria. The nucleus was bound by a dual membrane. The nuclear matrix consisted of slightly opaque material. Nucleoli were observed in most nuclei. They were identified by their increased density, relative to the nuclear matrix and usually coarser granulation. No limiting membrane was observed to enclose the nucleoli.

Bien que les recherches ultrastructurales consacrées aux hyphes végétatives des champignons se soient multipliées au cours de ces dernières années, on ne possède aucun renseignement sur la structure fine de la forme mycélienne du *Sporotrichum schenckii* (Hetkoen et Perkins, 1900). Cependant, son étude au microscope électronique est d'un grand intérêt, à cause de la très petite taille des filaments mycéliens et des limites imposées par le faible pouvoir de résolution du microscope photonique. Les présentes observations consacrées à ce champignon, considéré jusqu'à ce jour comme une forme imparfaite, ont pour but d'élucider son organisation complexe et de décrire son évolution cytologique, en microscopie électronique. En effet, l'infrastructure des hyphes du *Sporotrichum schenckii* présente des variations en rapport avec l'âge. On observe donc des changements morphologiques de certains éléments structuraux suivant que l'on examine une portion de filament jeune, adulte ou sénescence.

I. Membrane externe et communications intercellulaires.

A. — Résultats.

L'examen de nos électromicrographies nous a toujours montré chez le *Sporotrichum schenckii*, au niveau des parois et des septa des hyphes, une organisation infrastructurale complexe. En effet, dans les parois latérales et les septa, nous avons pu observer (M. Thibaut, 1969) des structures particulières, dont certaines avaient déjà été mises en évidence, en microscopie optique, par M. Chadeaud, dans les hyphes des champignons et chez des algues filamenteuses. Ces structures sont particulièrement bien visibles dans les hyphes adultes.

1° LES PAROIS LATÉRALES.

Nous y avons trouvé, de dehors en dedans, les formations suivantes, que nous désignons en utilisant la terminologie mise au point par M. Chadeaud :

- une vagina tubuleuse, opaque aux électrons, dont la surface externe a un aspect pelucheux ; elle enveloppe toute l'hyphe ; l'aspect pelucheux de la face externe de la vagina se retrouve sur la plupart des micrographies électroniques de champignons, jusqu'ici publiées par divers auteurs ; l'épaisseur de la vagina est de 12 m μ ;
- une sous-vagina, beaucoup plus épaisse (30 m μ) et moins sombre aux électrons ;
- un film doublant intérieurement la sous-vagina ; il est plus dense aux électrons que la sous-vagina, mais moins dense que la vagina ; ce film est très mince (7 m μ) ;
- une locula, enveloppant chaque article, à l'intérieur de la sous-vagina ; elle est claire aux électrons ; son épaisseur varie selon les parties de la cellule examinées.

Le plasmalemme gêne parfois l'observation de la locula dans les filaments très jeunes. Dans ceux-ci, à l'extrémité distale de l'hyphe, la différenciation du système vaginal ne s'observe pas encore. Autour de la locula, se trouve une couche vaginale uniformément dense aux électrons. Ce n'est que par la suite que l'on peut voir se différencier les trois parties : vagina, sous-vagina, film sous-vaginal. De plus, dans les filaments âgés, du fait du décollement de la membrane plasmique, ces différentes formations sont beaucoup mieux mises en évidence (fig. 1 et photos 1 et 2).

2° LES SEPTA.

Nos recherches sur la conformation des septa des hyphes nous ont déjà permis de clarifier la position taxinomique du *Sporotrichum schenckii*. Au niveau de l'implantation du septum, il y a fréquemment une augmentation du diamètre du filament mycé-

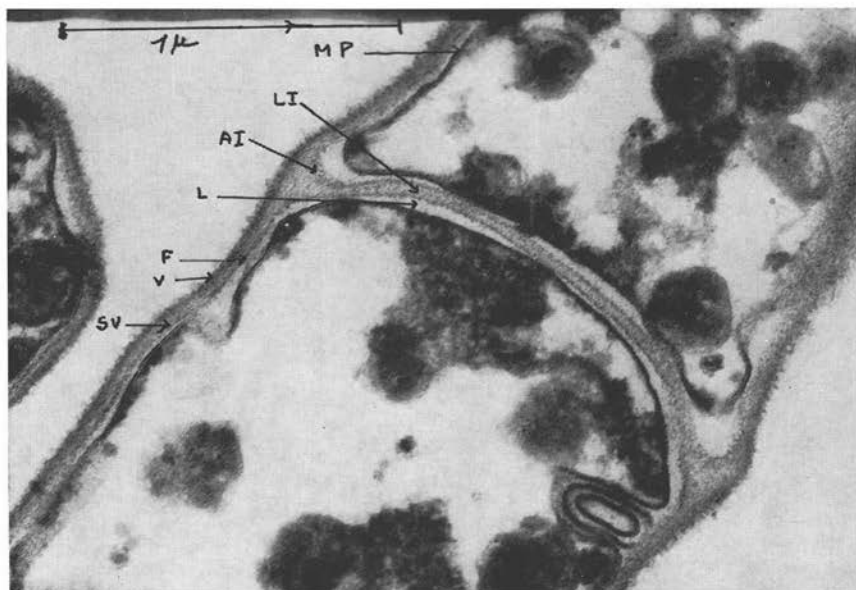


PHOTO 1. — Coupe longitudinale d'une hyphe du *Sporotrichum schenckii*, montrant les différentes couches constitutives de la paroi et du septum. Fixation: glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb. M.P.: membrane plasmique; L.I.: lame interloculaire; A.I.: anneau interloculaire; L.: locula; V.: vagina; S.V.: sous-vagina; F.: film doublant intérieurement la sous-vagina.

lien, causée par le bombement de la paroi cellulaire à cet endroit. Entre les articles successifs des hyphes, le septum, ou paroi transversale, peut être considéré comme une sorte d'invagination profonde de la couche la plus interne de la paroi cellulaire. Il est formé par :

- les extrémités des loculas des deux articles séparés par le septum ; les deux couches loculaires, comme les loculas elles-mêmes, sont claires aux électrons ; comme celles-ci, elles n'ont pas partout la même épaisseur ;
- un appareil interloculaire, situé entre ces deux extrémités et ancré dans la sous-vagina ; il comprend :
 - au centre, une lame interloculaire transversale, qui est la classique « lame intercellulaire mitoyenne » ; elle est formée par une invagination de la sous-vagina, enveloppée par une invagination de la doublure de celle-ci, et comprise entre deux lames qui appartiennent aux loculas des cellules qu'elle sépare ; on y retrouve donc des dépendances de toutes les formations membranaires de la paroi latérale, sauf la vagina ;
 - à la périphérie, un anneau interloculaire, formé par la marge épaissie de la lame interloculaire, contre la sous-vagina, à laquelle il est fixé et avec laquelle il est en continuité.

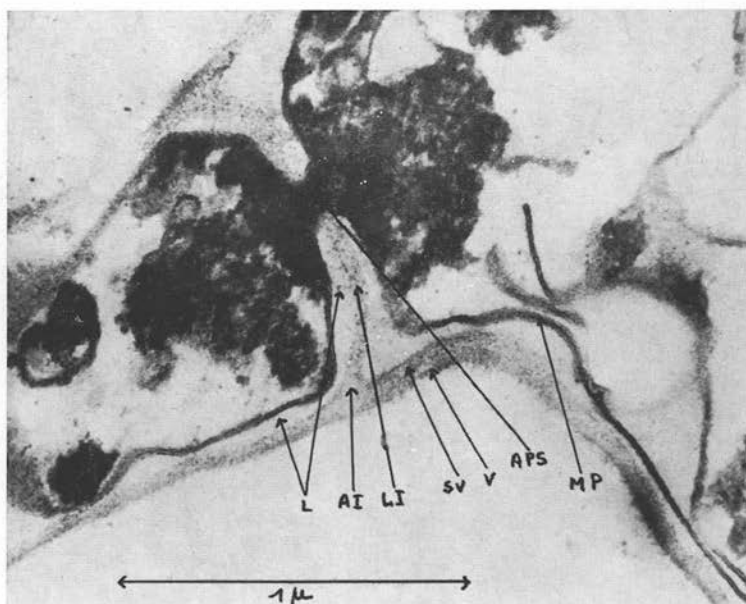


PHOTO 2. — Coupe longitudinale d'une hyphe, passant au niveau de l'appareil synaptique, montrant les différentes couches constitutives de la paroi et du septum. Fixation: glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb. M.P.: membrane plasmique; A.P.S. appareil synaptique; V.: vagina; S.V.: sous-vagina; L.I.: lame interloculaire; A.I.: anneau interloculaire; L: locula.

La progression du septum depuis la paroi cellulaire jusqu'au milieu de l'hyphe laisse un pore unique, au centre du septum adulte. Le septum du *Sporotrichum schenckii* présente donc une perforation centrale. Au niveau du pore se trouve un appareil synaptique. Lorsque la coupe longitudinale ne passe pas au niveau du pore, le septum apparaît continu (photos 1 et 5 et fig. 2).

3° L'APPAREIL SYNAPTIQUE.

Le pore est recouvert, de chaque côté, par un disque sombre, de forme convexe, aminci sur les bords. Entre les deux disques et perpendiculairement à eux, s'observent, sur les coupes axiales, de fins trabécules. Ils paraissent traverser les deux disques, puis s'épanouir en une courte gerbe évasée, à l'extérieur des disques, dans le cytoplasme de chacun des articles contigus (photos 3 et 4). Les pores, grâce à leur appareil synaptique, permettent le passage du courant cytoplasmique intercellulaire d'un article à l'autre. Le plasmalemme contourne le bord du pore, en s'insinuant entre ce bord et celui de chacun des disques. Il est donc continu d'un article à l'autre, mais à travers le pore septal. Le diamètre du pore est constant: $0,125 \mu$; la largeur de chaque disque oscille entre $0,160 \mu$ et $0,170 \mu$.

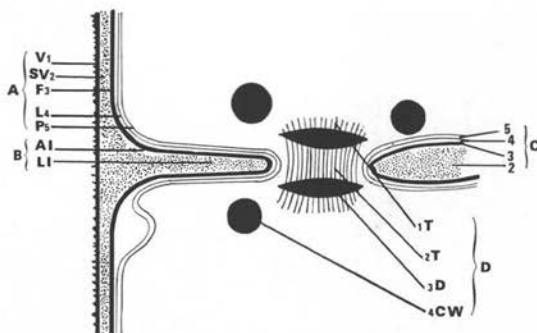


FIG. 1. — Différentes formations des parois, des septa et de l'appareil synaptique dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*. Schéma d'après une électromicrographie montrant les différentes couches des parois et des septa dans les filaments du *Sporotrichum schenckii*: V.: vagina; S.V.: sous-vagina; F.: film doublant intérieurement la sous-vagina; L.: locula; A.I.: anneau interoculaire; L.I.: lame interlocaire; D.: disque; T.: trabécules.



FIG. 2. — Pore septal du *Sporotrichum schenckii*. Schéma d'une coupe transversale d'hyphe, montrant le pore. En A, schéma d'une coupe longitudinale passant en dehors du pore. En B, schéma d'une coupe longitudinale passant au niveau du pore.

4° LES CORPS DE WORONIN.

De part et d'autre de l'appareil synaptique central, nous avons noté des organites arrondis, sombres aux électrons, bordés par un liséré périphérique plus dense. Ce sont les corps de Woronin, qui sont associés aux septa et spécialement aux pores septaux (photos 3, 4 et 5). Ils sont en général au nombre de quatre, parfois de six. Il y en a en effet deux ou trois de chaque côté du septum, de part et d'autre du pore. S'il y en a deux, ils sont quelquefois situés sur un même plan parallèle au septum; s'il y en a trois, le troisième est plus éloigné du pore à l'intérieur du cytoplasme. Dans certains cas, un des granules peut être presque accolé au plasmalemme du septum. La taille des granules varie de 0,180 μ à 0,210 μ .

Ces formations constituent un élément ultrastructural important des champignons filamenteux septés, mais ils manquent au niveau des septa dans les vieux articles. On les distingue facilement des granules de stockage, par leur forme arrondie et par leur localisation près de la paroi septale. Mais leur fonction biologique ne nous est pas actuellement connue. Ils sembleraient toutefois être associés à la morphogenèse de la paroi.

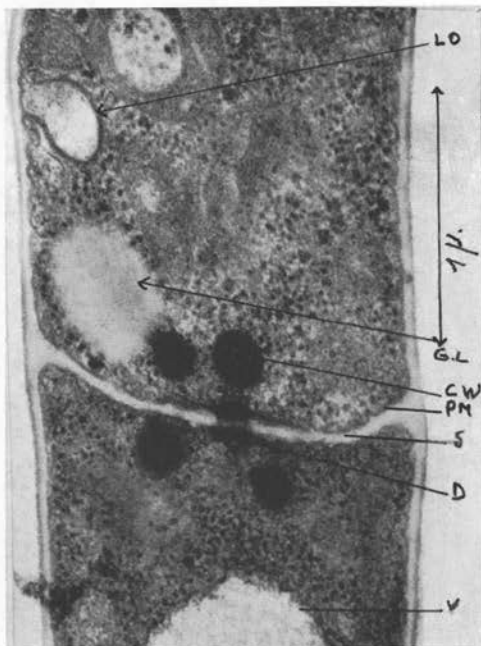
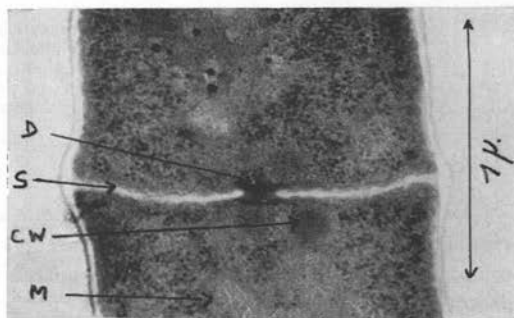


PHOTO 3. — Coupe longitudinale d'un filament mycélien. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. Au niveau du pore septal, remarquer l'appareil synaptique, composé de deux disques traversés par des trabécules. Au voisinage de cet appareil, on voit quatre corps de Woronin. L.O. : loma-some ; G.L. : globule lipidique ; C.W. : corps de Woronin ; P.M. : plasmalemme ; S. : septum ; D. : disque ; V. : vacuole.

PHOTO 4. — Coupe longitudinale d'une hyphe. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. Noter l'appareil synaptique central. D. : disque ; S. : septum ; C.W. : corps de Woronin ; M. : mitochondrie



B. — Discussion.

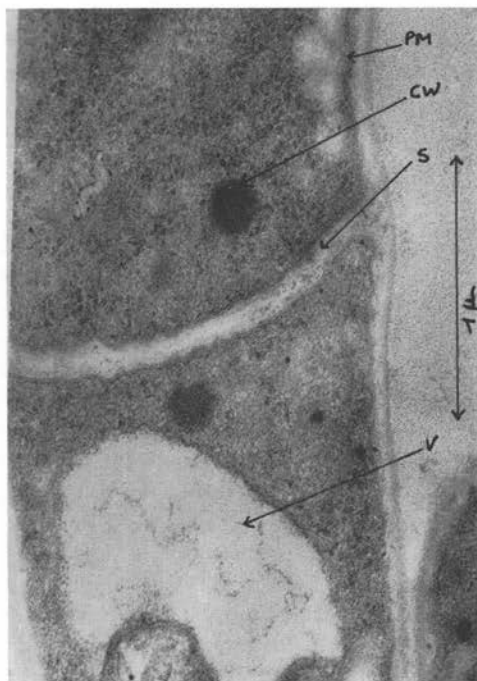
1° PAROIS LATÉRALES.

Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par différents auteurs, tant en microscopie optique qu'en microscopie électronique.

a) En microscopie photonique.

M. Chadeaud a comparé la structure des parois des hyphes et des ascospores à celle des parois des algues filamenteuses (1960, 1962, 1969). Aussi bien chez les algues filamenteuses que chez les champignons, cet auteur a noté les différents éléments que nous avons retrouvés dans l'infrastructure des hyphes du *Sporotrichum schenckii*.

PHOTO 5. — Coupe longitudinale dans un filament mycélien, passant au niveau du septum, mais en dehors du pore. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. P.M. : plasmalemme ; C.W. : corps de Woronin ; S. : septum ; V. : vacuole



Nos résultats sont également en accord avec ceux obtenus chez le *Pleurage minuta* par M. Wicker (1962), chez le *Chaetomium globosum* par M. Avellanas (1964) et chez le *Stilbothamnium nudipes* par M. Caillat (1966). Ces chercheurs ont observé, après coloration, dans chaque hyphe : une vagina, une sous-vagina et des loculas.

J.-C. et M.-C. Boissière (1968), grâce à des techniques chimiques, ont montré dans les filaments mycéliens du Discolichen *Peltigera canina* la complexité d'organisation des parois. Les photographies qu'ils ont publiées peuvent être comparées au schéma fondamental donné par M. Chadeffaud (1960, 1962) concernant l'organisation des parois cellulaires dans les filaments des algues et des champignons. J.-C. et M.-C. Boissière ont en effet mis en évidence, dans la paroi de ce Discolichen, des formations assimilables, selon M. Chadeffaud, à une vagina, une sous-vagina, une locula et une « périlocula ».

b) En microscopie électronique.

Plusieurs chercheurs ont observé que la paroi des filaments mycéliens était particulièrement épaisse et constituée de plusieurs couches (Northcote et Horne, 1952 ; Laden et Ericson, 1958 ; Sagami, 1959 ; Blank, Taplin et Roth, 1960 ; Vitols, North et Linnane, 1961 ; Tsukahara, 1963).

Les différentes couches de la paroi fongique, décrites par M. Chadeffaud, sont évidemment beaucoup mieux visibles en microscopie électronique. Moore et McAlear

(1962), chez le *Pseudoplea gaeumanni*, ont obtenu des électromicrographies sur lesquelles on les retrouve. Ces formations sont également bien apparentes sur les photographies électroniques de J.-P. Schrantz, relatives aux Discomycètes *Peziza aurantia* et *Ciliaria hirta* (1964). Dans les parois des fructifications de l'Hémiascomycète *Ascochybe grovesii*, les micrographies de Besson les mettent aussi en évidence.

2° SEPTA.

M. Wicker (1962), M. Avellanas (1964), M. Caillat (1966) ont noté dans chaque septum deux lames locales et une lame interloculaire, cette dernière entourée d'un anneau interloculaire.

J.-C. et M.-C. Boissière (1968) ont observé en microscopie optique, dans le septum du *Peltigera canina*, la même complexité que dans les parois. Ils y ont retrouvé les éléments déjà mis en évidence antérieurement par M. Chadeaud, dans le septum des algues filamenteuses et des Septomycètes, à savoir, selon l'interprétation qu'en donne M. Chadeaud, une lame interloculaire aux marges épaissies en un anneau interloculaire, formant le mur annulaire, et une pièce interloculaire en H, prise entre deux cupules épiloculaires tournées dos à dos.

Les recherches anciennes de de Bary (1887), Wahrlich (1893), conduisaient à la conception que le septum est un simple disque avec un pore central. Buller (1933) fut le premier à suggérer que le septum pouvait avoir une structure plus complexe. Depuis ses travaux, on sait que le septum des champignons se forme à partir d'une invagination de la paroi cellulaire et qu'un petit pore persiste au centre du septum complètement développé. A travers cette perforation, la continuité du cytoplasme est maintenue entre les deux articles adjacents. Des travaux plus récents ont confirmé ce mode de formation. Shatkin et Tatum (1959) ont suggéré dans une étude cytologique du *Neurospora crassa* que la formation du septum pouvait résulter d'un processus d'invagination annulaire de la paroi cellulaire. Chez l'*Aspergillus niger*, Tsukahara et Yamada (1965) ont montré que le septum apparaît comme une simple invagination de la paroi cellulaire des deux articles. Chez les Thallophytes, donc, la nouvelle cloison progresse, après division de l'appareil nucléaire, depuis la paroi de la cellule-mère jusqu'au centre. Le septum s'édifie à la manière d'un diaphragme qui se ferme (A. Nougarede, J. Guern et C. Grignon, 1968).

Buller (1933) a montré que chez les champignons existent différents types de septa : certains sont complets, d'autres présentent un ou plusieurs pores, pourvus ou non de bouchons. Pour Buller, les septa complets (sans pore) se voient dans les filaments proximaux qui sont morts ; suivant le mot de Langeron, le septum complet « isole le mort du vif ». Les septa avec bouchons de fermeture séparent les articles vivants des articles morts. Buller (1933), Shatkin et Tatum (1959), Zalokar (1960) assurent que lorsque la cellule est endommagée ou vieillit, la continuité cytoplasmique est interrompue par la formation d'un bouchon dans le pore septal. En fait, ceci n'est exact que s'il s'agit de bouchons véritables, auxquels il faut opposer les « pseudo-bouchons » dont le *Sporotrichum schenckii* nous fournit un exemple (M. Thibaut, 1969).

3° APPAREIL SYNAPTIQUE.

Chez ce *Sporotrichum*, en effet, nous avons observé un autre type de cloisons transversales : des septa avec « pseudo-bouchons », constitués par un appareil synaptique, entre des articles bien vivants. Mais il n'est pas exclu que cet appareil synaptique (que nous avons par prudence qualifié de pseudo-synaptique) prélude à la formation d'un bouchon de fermeture véritable.

L'appareil synaptique du *Sporotrichum schenckii* est très différent de l'appareil qui occupe le pore septal des Basidiomycètes, tel qu'il a été décrit par Bracker et Buller

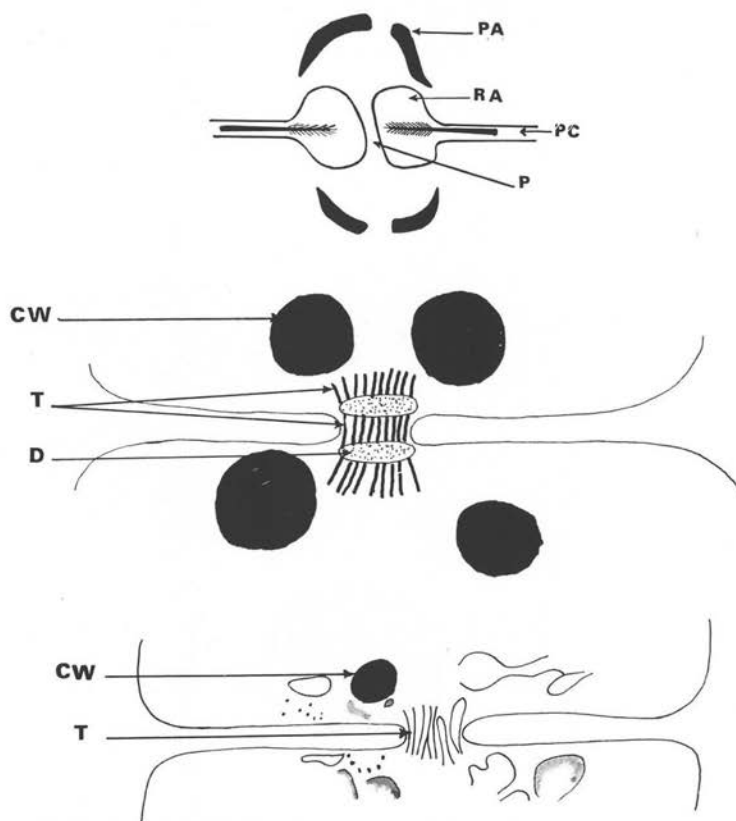


FIG. 3. — *Rhizoctonia solani*. Schéma, d'après Bracker, montrant le pore septal chez les Basidiomycètes. P.A. : parenthosome ; R.A. : renflement annulaire ; P.C. : paroi cellulaire ; P. : pore

FIG. 4. — Appareil synaptique du *Sporotrichum schenckii*. Appareil synaptique constitué par deux disques traversés par des trabécules. C.W. : corps de Woronin ; D. : disque ; T. : trabécules

FIG. 5. — *Ascodesmis nigricans*. Schéma, d'après une électromicrographie de Bracker, montrant au niveau du pore septal, l'existence de trabécules. C.W. : corps de Woronin ; T. : trabécules

chez le *Rhizoctonia solani* (1963-1964). En effet, chez les Basidiomycètes, à l'exception des Urédinales et des Ustilaginales, le septum présente, au niveau du pore et de chaque côté, un renflement annulaire, et le pore lui-même est entouré par ce double renflement. De plus, ce septum complexe, nommé par Moore et McAlear (1962) un « dolipore septum », est compris entre deux « parenthésomes » ou « pore caps », formations qui semblent n'exister que chez les Basidiomycètes (fig. 3).

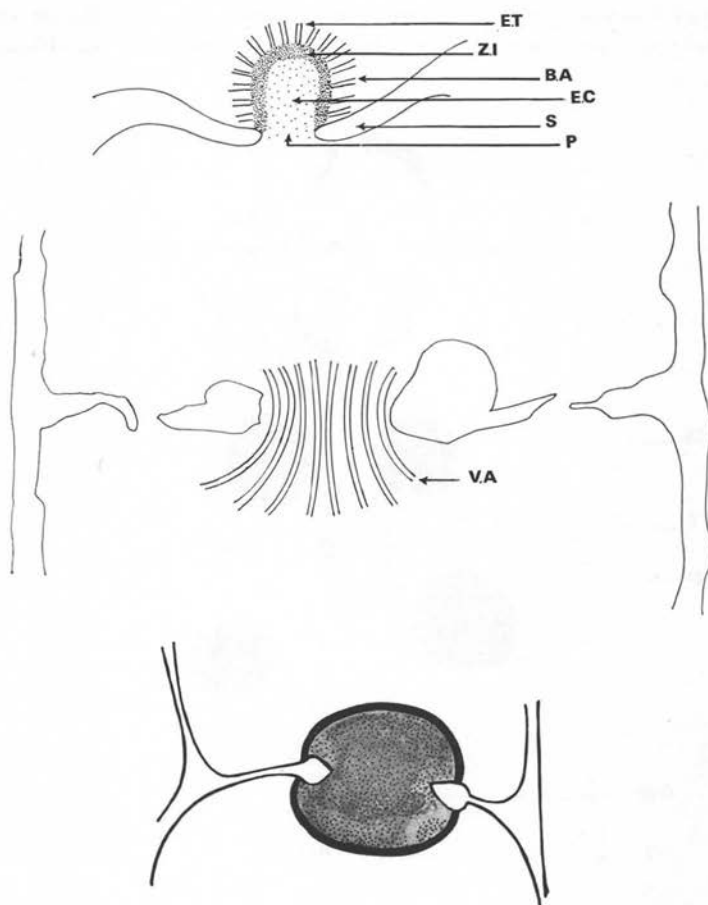


FIG. 6. — *Ascodesmis sphaerospora*. Schéma, d'après une photographie électronique de Caroll, montrant le pore septal, à la base de l'asque. E.T. : éléments tubulaires ; Z.I. : zone intercalaire ; B.A. : base de l'asque ; E.C. : évagination du cytoplasme de l'hyphe ascogène à l'intérieur de l'asque ; S. : septum ; P. : pore

FIG. 7. — *Pseudogloiophloe*. Schéma, d'après une micrographie électronique de Ramus, montrant le pore traversé par des vésicules aplaties (V.A.)

FIG. 8. — Bouchon chez le *Pseudogloiophloe*. Schéma, d'après une photographie électronique de Ramus, montrant la morphologie du bouchon, chez cette algue rouge

L'appareil synaptique du *Sporotrichum schenckii* montre beaucoup d'affinités avec celui des Ascomycètes (fig. 4). En effet, Bracker, chez l'*Ascodesmis nigricans*, a mis en évidence, dans les pores septaux des paraphyses et des hyphes, un appareil strié, composé d'une série de cylindres concentriques ou peut-être, pensons-nous, d'un faisceau de trabécules (fig. 5). Ce type d'appareil évoque les fins trabécules que nous avons nous-même notés au niveau des deux disques synaptiques du *Sporotrichum schenckii*. Ces trabécules pourraient, selon nous, être formés par l'accolement de travées du réticulum endoplasmique se continuant d'un article à l'autre. La différence avec le *Sporotrichum schenckii* tiendrait à ce que chez celui-ci des travées analogues traversent deux disques synaptiques qui feraient défaut chez l'*Ascodesmis*.

D'autre part, les observations faites par Carroll (1967), en microscopie électronique, sur les pores à la base des asques du *Saccobolus* et de l'*Ascodesmis*, ont révélé la présence d'un organite en forme de dôme, faisant saillie dans le cytoplasme de l'asque et traversé par des tubules rayonnant à l'intérieur de l'asque (fig. 6). Schrantz (inédit, communication orale de M. Chadeffaud) a obtenu des images semblables chez quelques Ascomycètes. On peut rapprocher ces tubules des trabécules que nous avons observés dans la synapse du *Sporotrichum schenckii*.

Des travaux très récents, effectués en microscopie électronique, sur les Floridées, nous ont amenée à réviser une hypothèse que nous avions émise. Antérieurement (M. Thibaut, 1969), nous pensions que les deux disques convexes recouvrant le pore du *Sporotrichum schenckii* ne constituaient pas un appareil synaptique comparable à celui des Floridées, mais plutôt une « pseudo-synapse ». Les données actuelles sur l'ultrastructure de la synapse des Floridées (Ramus, 1969 ; Priou, 1969 ; M. Peyrière, inédit, communication orale de M. Chadeffaud) ont montré des ressemblances frappantes avec le *Sporotrichum schenckii*. En effet, chez le *Pseudogloiophloea* par exemple, les septa, comme ceux du *Sporotrichum schenckii*, sont incomplets et pourvus d'un pore central qu'entoure le plasmalemma. Dans ce pore se forme, selon Ramus, un bouchon, dont l'ébauche se compose d'une série de vésicules aplaties qui, disposées parallèlement l'une à l'autre, traversent l'ouverture du pore (fig. 7).

Ces vésicules membranaires dérivent vraisemblablement du réticulum endoplasmique. Ultérieurement, ce bouchon devient une synapse, formée de deux disques convexes, opaques aux électrons, avec entre les deux une substance plus claire (fig. 8). Ces deux disques sont comparables à ceux que nous avons observés chez le *Sporotrichum schenckii*, et la substance claire intercalée entre eux, aux systèmes de trabécules observables entre les disques du *Sporotrichum* ; ce système à son tour peut être comparé au système de vésicules qui forme l'ébauche du bouchon du *Pseudogloiophloea*.

Les synapses du *Sporotrichum schenckii* présentent donc des ressemblances remarquables avec celles des Floridées, formées également d'une masse centrale claire aux électrons, comprise entre deux lames recouvrantes, sombres, la masse centrale pouvant être traversée de trabécules allant d'une lame à l'autre et les lames recouvrantes pouvant être le point de départ de très fins tractus cytoplasmiques.

Mais il existe aussi des différences : chez les Floridées, les deux lames recouvrantes sont réunies latéralement par une mince lame annulaire sombre, et l'ensemble de la

synapse est enveloppé d'une membrane, formée de deux feuillets sur ses faces, simple sur ses côtés. Il se peut d'ailleurs que ces différences soient plus apparentes que réelles, car en raison de leur petitesse les synapses du *Sporotrichum* ne se prêtent pas à une analyse aussi fine que celles des Floridiées.

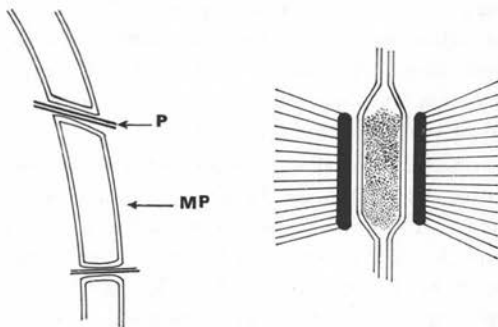


FIG. 9. — *Plasmodesmes*. Schéma de plasmodesmes, d'après une micrographie électronique de Buvat. P.L. : plasmodesme ; M.P. : membrane plasmique

FIG. 10. — *Desmosome*. Schéma d'un desmosome, d'après Berkaloïff et coll. E.I. : espace intercellulaire ; M.P. : membrane plasmique

Des similitudes existent également entre la formation du septum dans le *Pseudogloiophloea* et l'Ascomycète *Ascodesmis nigricans* (Bracker, 1967). Dans les deux cas, les septa sont formés comme des invaginations des parois latérales. A un certain moment du développement, leur pore est traversé par une série de vésicules parallèles et aplaties. Les ressemblances infrastructurales entre les septa du *Pseudogloiophloea* et du *Sporotrichum schenckii* pourraient donc être un argument en faveur de l'hypothèse selon laquelle ce champignon pourrait être un Ascomycète imparfait, les Ascomycètes étant eux-mêmes apparentés aux algues rouges.

On peut également comparer les trabécules reliant les deux disques synaptiques du *Sporotrichum schenckii* aux plasmodesmes des cellules des végétaux supérieurs, ces fins canaux qui assurent la continuité entre le cytoplasme de deux cellules voisines. Chaque plasmodesme est traversé par un canalicule du réticulum endoplasmique (Buvat, 1958-1968) (fig. 9). Il convient d'ailleurs de noter que des plasmodesmes analogues à ceux des végétaux supérieurs ont été mis en évidence par Takada, Yagi et Hiroaka (1965), dans les septa d'*Endomycopsis fibuliger*. Hawker, Gooday et Bracker (1966) en ont aussi décrit dans les filaments de certains champignons. D'autre part, Kirk et Sinclair (1966) ont vu des structures identiques aux plasmodesmes, dans les septa de trois souches du *Geotrichum candidum*, isolées à partir de végétaux. Besson (1967) a également observé des plasmodesmes chez l'*Endomycopsis capsularis*. Ces structures sont tout à fait comparables aux plasmodesmes trouvés dans les plantes supérieures et jouent le rôle de pont entre les deux cellules de l'hyphe.

Une comparaison peut aussi être tentée entre les desmosomes des cellules animales et l'appareil synaptique du *Sporotrichum schenckii*. Les desmosomes des animaux sont des sortes de boutons adhésifs réalisant un dispositif d'accrochage entre deux cellules voisines. Chaque desmosome est formé par deux disques, d'où partent des trabécules s'épanouissant à l'extérieur des disques, dans le cytoplasme de l'une et l'autre des cellules contigues (fig. 10). Cela évoque les observations que nous avons faites chez le *Sporotrichum schenckii*. Entre les deux disques du desmosome, l'espace intercellulaire est deux fois plus large que dans les autres régions. Dans cet espace se trouve un matériel intercellulaire très dense aux électrons, entouré de chaque côté par les deux feuillettes de la membrane plasmique. Ce dernier point constitue une différence avec le *Sporotrichum*, où le plasmalemma contourne le bord du pore, en s'insinuant entre ce bord et celui de chacun des disques.

4° CORPS DE WORONIN.

Woronin (1866) fut le premier à rapporter la présence de petits corps arrondis associés avec les septa. Ternetz (1900) confirma ses observations. Buller (1933), dans une revue de la littérature antérieure, corrobora les observations citées. Mais les limites imposées par le pouvoir de résolution du microscope optique n'avaient pas permis des investigations plus détaillées, jusqu'à l'utilisation du microscope électronique.

Comme d'autres auteurs (Moore et McAlear, 1962 ; Schrantz, 1964 ; Bracker, 1967 ; Carroll, 1967), dans divers Ascomycètes, nous avons observé au voisinage des septa du *Sporotrichum schenckii* des corps arrondis, denses aux électrons : les corps de Woronin. Le nombre visible de ces corps dépend évidemment du trajet par lequel passe la coupe au niveau du pore et des aires adjacentes au pore.

Les corps de Woronin ont été interprétés comme des corps lipidiques et comme des corps de nature inconnue associés aux pores et aux bouchons intercellulaires (Bracker, Dickson, Schrantz). Ternetz (1900) et Schrantz (1964) ont remarqué qu'aucune tentative n'a été faite pour les colorer avec des colorants nucléaires. Schrantz a également noté que, les granulations synaptiques étant fortement imprégnables par le permanganate de potassium, il se pourrait qu'elles soient, du moins en partie, protéiques. Cet auteur a d'ailleurs remarqué que les corps de Woronin disparaissent lorsqu'on les traite par les enzymes protéolytiques. Les corps de Woronin pourraient, selon M. Chadeffaud (1962), témoigner d'un métabolisme spécial dans les extrémités des articles, du fait soit des échanges, soit du ralentissement des métabolites à ce niveau. D'autre part, la constante association des corps de Woronin avec les pores pourrait indiquer, pour certains auteurs (Buller, 1933 ; Schrantz, 1964 ; Reichle et Alexander, 1965 ; Carroll, 1966 ; Denison et Carroll, 1966 ; Lowry et Sussmann, 1966 ; Bracker, 1967) qu'ils servent à la formation de bouchons obstruant les pores. Lorsqu'un article adjacent est endommagé, la pression dans l'article contigu pourrait forcer l'un de ces corps à obturer le pore. Les observations que nous avons faites chez le *Sporotrichum schenckii* ne nous ont pas permis d'arriver à la même conclusion. En effet, dans notre matériel, l'ultrastructure des corps de Woronin est très différente de celle de l'appareil

synaptique. Pour Tanaka et Yanagita (1963), les granules septaux pourraient être une structure comparable aux phragmosomes décrits dans les cellules végétales par Porter et Machado (1960) (fig. 11). Les corps de Woronin semblent n'exister que chez les Ascomycètes.

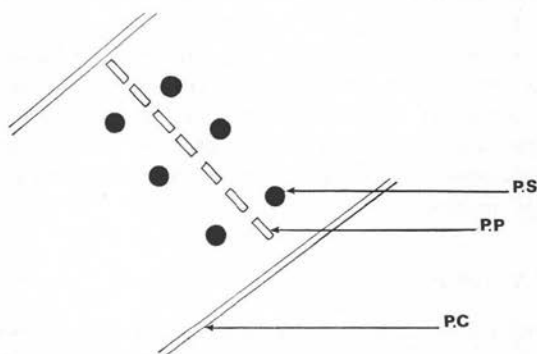


FIG. 11. — *Phragmosomes*. Schéma de phragmosomes, chez les plantes supérieures, d'après une électromicrographie de Porter & Machado. P.S. : phragmosome ; P.P. : phragmoplaste ; P.C. : paroi cellulaire

L'appareil synaptique du *Sporotrichum schenckii* offre beaucoup de ressemblances avec celui des Ascomycètes parfaits. Ceci serait en faveur de l'hypothèse selon laquelle le *Sporotrichum schenckii* pourrait n'être que la forme conidienne d'un Ascomycète dont la forme sexuée est encore inconnue. D'autre part, la structure et l'ultrastructure des parois et des septa du *Sporotrichum schenckii* peuvent être comparées à celles des Floridées. Ces similitudes structurales pourraient être un argument venant à l'appui de la théorie selon laquelle les Ascomycètes parfaits et imparfaits pourraient être apparentés aux algues rouges. Cette parenté avait déjà été affirmée par Sachs (1872). Plus récemment, M. Bessey (1950), puis M. Chadeffaud (1952, 1960, 1962, 1969) ont apporté des arguments en faveur de cette hypothèse. L'étude des parois et des septa en microscopie électronique la renforce (Schantz, 1964-1970 ; Denison et Carroll, 1966 ; M. Thibaut, 1969). L'apparition des Ascomycètes serait donc le résultat d'une évolution régressive : ils auraient pu avoir pour ancêtres des algues filamenteuses comparables à des ancêtres des Floridées actuelles.

II. Plasmalemme et lomasomes.

Le microscope optique permettait, certes, de voir la membrane plasmique, mais, grâce au microscope électronique, on a pu en étudier la structure fine. Par contre, le microscope photonique n'avait pas permis d'observer, au bord des cellules, des petits corpuscules toujours situés entre la membrane plasmique ou plasmalemme et la paroi rigide constituant la membrane squelettique. Du fait de leur situation constante, ces organites ont été appelés lomasomes (du grec $\lambda\omicron\mu\alpha$ = bord et $\sigma\omega\mu\alpha$ = corps).

A. — Observations personnelles.

1° LE PLASMALEMME.

Chez le *Sporotrichum schenckii*, le plasmalemme est toujours visible, que les hyphes soient fixées au permanganate de potassium ou à la glutaraldéhyde et au tétroxyde d'osmium, à condition évidemment de travailler à haute résolution et à fort grossissement. C'est une structure bien caractérisée, sans transition avec le cytoplasme sous-jacent. La membrane cytoplasmique est située à la périphérie du protoplasme et in-

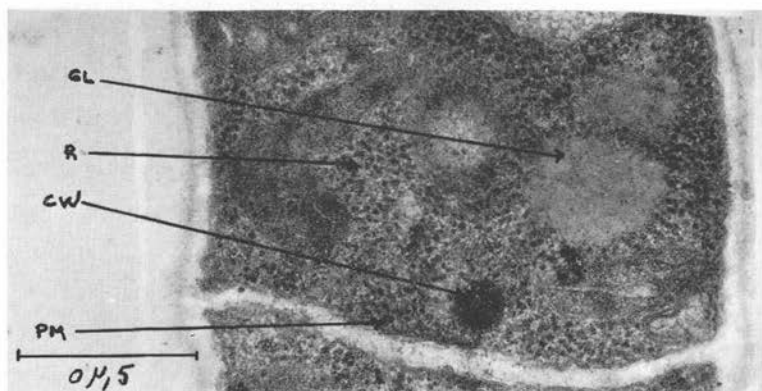


PHOTO 6. — Plasmalemme légèrement ondulé, tapissant l'intérieur de la paroi et du septum. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. P.M. : plasmalemme ; C.W. : corps de Woronin ; R. : ribosomes ; G.L. : globules lipidiques

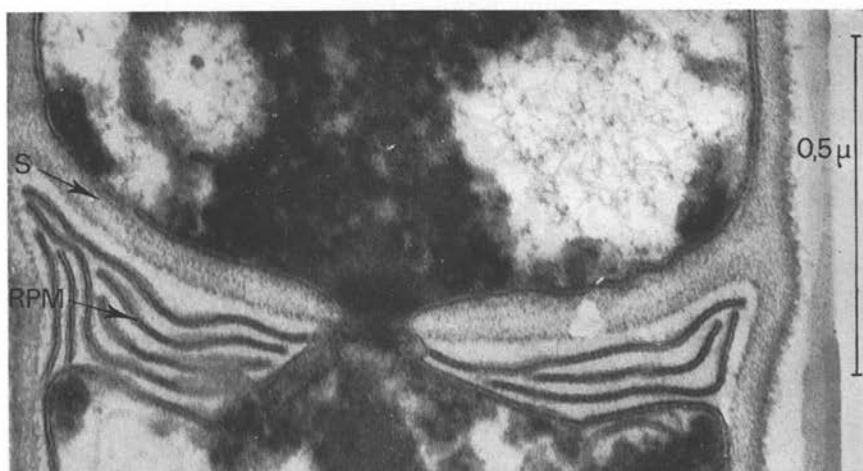


PHOTO 7. — Replis du plasmalemma au niveau du septum dans un filament âgé. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. R.P.M. : replis du plasmalemma ; S. : septum

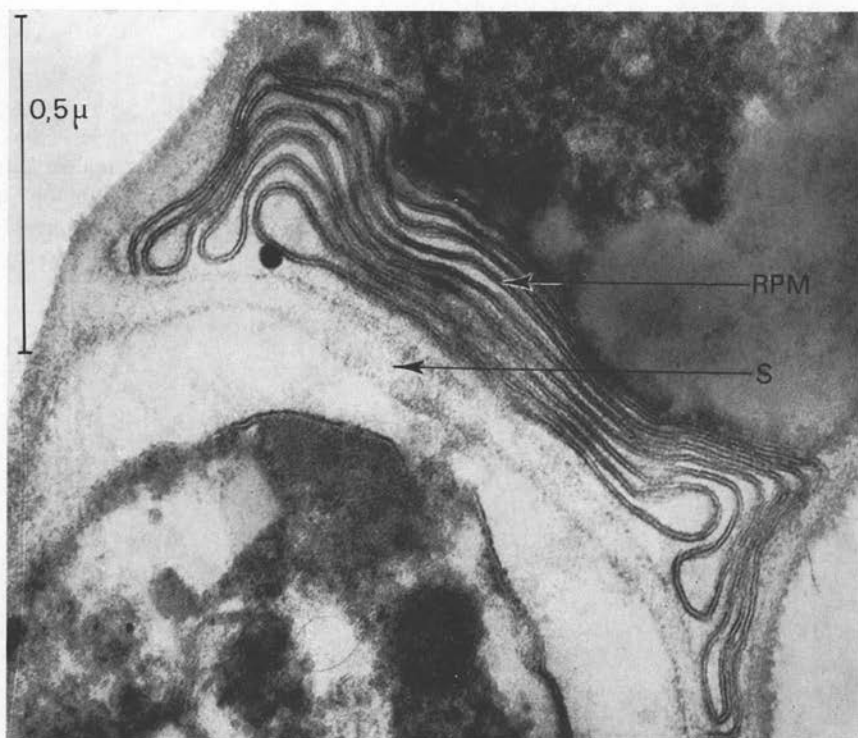


PHOTO 8. — Replis de la membrane plasmique au niveau du septum, dans une hyphe âgée. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. R.P.M. : replis du plasmalemme ; S. : septum

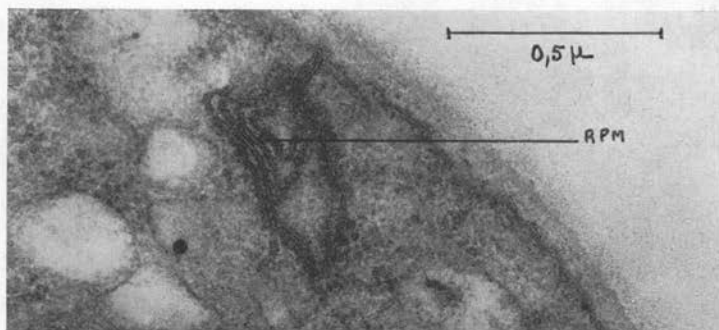


PHOTO 9. — Replis du plasmalemme à l'intérieur du cytoplasme. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. R.P.M. replis du plasmalemme

térieurement par rapport aux parois. Elle tapisse la face interne de celles-ci et des septa. Elle est continue d'un article à l'autre, à travers le pore septal. Elle se présente comme une « unit membrane » formée de deux couches denses aux électrons (de 20 Å d'épaisseur chacune), séparées par un espace clair (de 35 Å d'épaisseur).

Dans les jeunes filaments mycéliens et dans leurs apex, le plasmalemme est souvent ondulé, plus ou moins régulièrement selon les cas (photo 6) ; il peut même être largement denté.

Dans les filaments sénescents, la membrane plasmique peut être interrompue par endroits. Elle peut même former, entre le cytoplasme et la paroi cellulaire, des profils membranaires souvent entassés parallèlement les uns aux autres. On les observe en particulier au niveau des septa, comme si le processus qui les engendre tendait à isoler

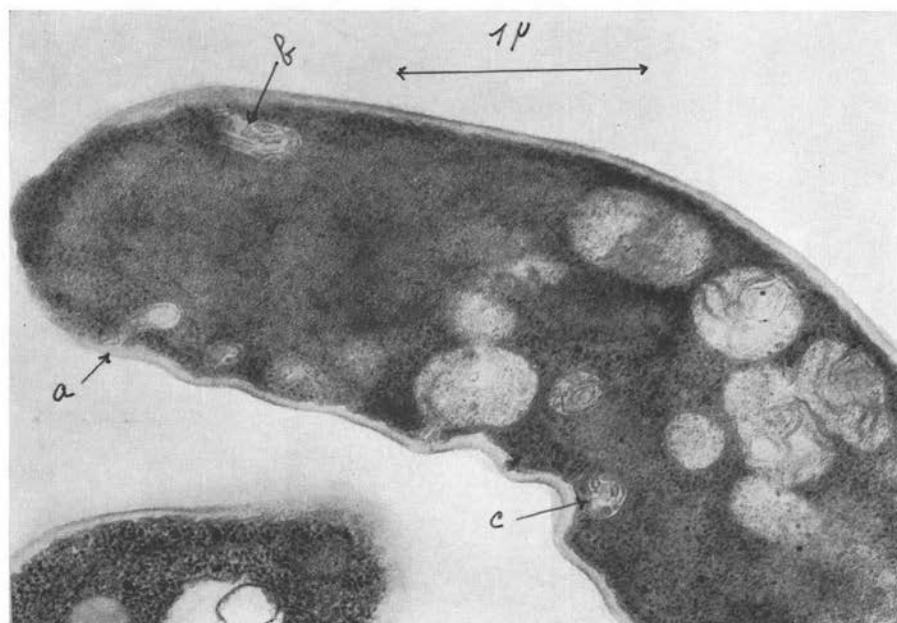


PHOTO 10 (ci-dessus). — Apex d'une hyphe montrant plusieurs lomasomes. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. a) simple invagination, b) présence de tubules, c) situation apparemment intra-cytoplasmique

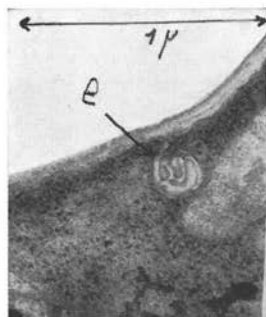


PHOTO 11 (ci-contre). — Tubules dans un lomasome. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. L. : lomasome

les articles très âgés des articles plus jeunes (photos 7 et 8). Enfin, la membrane plasmique peut former des replis plus ou moins irréguliers à l'intérieur du cytoplasme (photo 9).

2° LES LOMASOMES.

Nous avons fréquemment observé des lomasomes typiques dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii* (M. Ansel, M. Thibaut et Y. Tourte, 1969). Ces organites sont

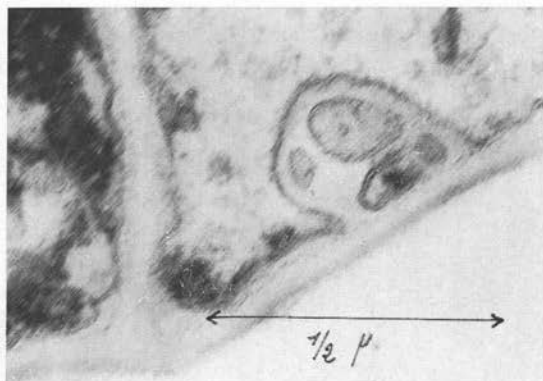


PHOTO 12. — Lomasome avec sphère, tubule et vésicule. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contraste : acétate d'uranyle et citrate de plomb



PHOTO 13. — Lomasome saillant dans une vacuole et montrant des vésicules avec granules denses. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contraste : acétate d'uranyle et citrate de plomb

formés par des invaginations plus ou moins profondes du plasmalemme et sont toujours situés entre ce dernier et la paroi.

Vers l'apex en voie de croissance du filament mycélien, là où la paroi squelettique est encore très mince, et où le cytoplasme est dense, le lomasome se présente comme une simple invagination de la membrane plasmique à l'intérieur du cytoplasme. Dans cette région, la poche ainsi formée peut déjà posséder les caractères typiques du lomasome classique. Elle contient intérieurement un ou plusieurs tubules (photos 10 et 11). Nos observations ne nous ont pas permis de préciser s'il s'agissait d'un tubule unique,

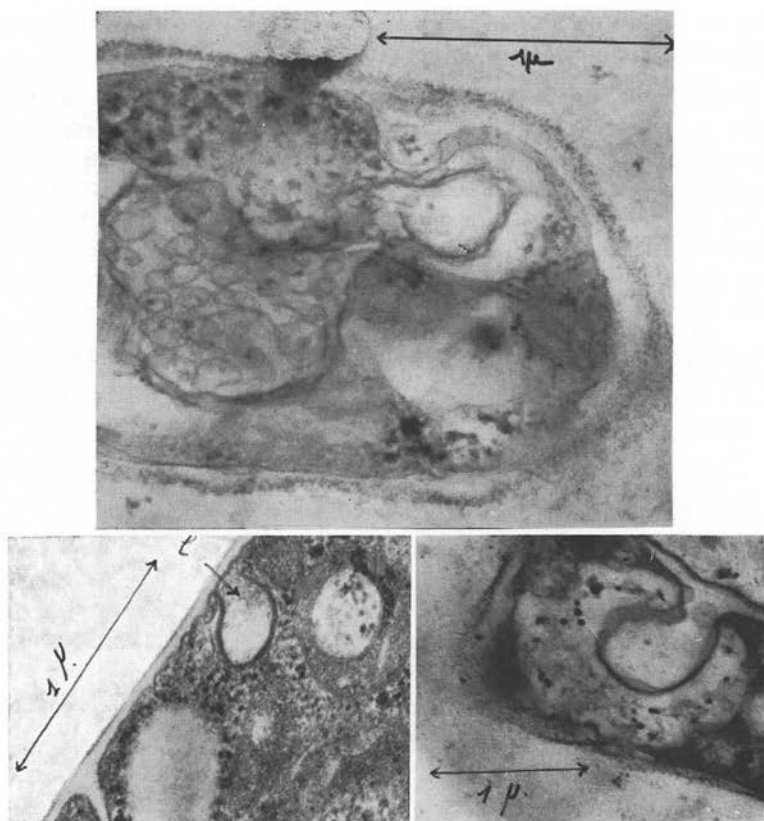


PHOTO 14. — Coupe presque transversale d'un filament âgé, montrant un lomasome saillant fortement à l'intérieur de l'hyphse et bourré de vésicules. Quelques-unes de celles-ci ont un granule dense. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb

PHOTO 15. — Lomasome avec paroi très dense aux électrons. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. L. : lomasome

PHOTO 16. — Lomasome avec modifications locales de la paroi qui s'épaissit. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb

plus ou moins allongé et coupé en différents endroits, ou de plusieurs tubules formés séparément les uns des autres.

A un stade plus avancé, la poche s'agrandit et les portions de tubules qu'elle contient se renflent pour former des vésicules (photo 12). Ultérieurement, le ou les tubules paraissent se fragmenter en de nombreuses petites vésicules, d'où le nom de « multivesicular bodies » qui a été quelquefois donné aux lomasomes par certains auteurs. Ensuite, il semble que les lomasomes distendus par les vésicules aient atteint leur maximum de différenciation. Chaque vésicule contient à ce stade un petit granule dense aux électrons, qui pourrait être un granule de polyphosphates (photos 13 et 14).

A ce stade, le lomasome ressemble beaucoup à certains des mésosomes visibles sur les photographies électroniques de Bactéries.

Le plasmalemme, normalement formé par deux feuilletts denses aux électrons, séparés par un espace clair, constitue la paroi du lomasome, ainsi que celle des tubules, vésicules et sphérules. Cependant, la paroi du lomasome présente une opacité plus grande aux électrons que le plasmalemme proprement dit (photo 15). D'autre part, au cours de son évolution, la paroi du lomasome peut s'épaissir (photo 16). Enfin, elle peut quelquefois être discontinue. A l'intérieur du lomasome, entre les sphérules, tubules et vésicules, s'est introduit du cytoplasme dont l'aspect granuleux est dû sans doute aux ribosomes.

Dans les filaments très âgés, les lomasomes se réduisent au plasmalemme, formant la paroi de la poche et des vésicules. Le cytoplasme n'y est plus reconnaissable (photo 17).

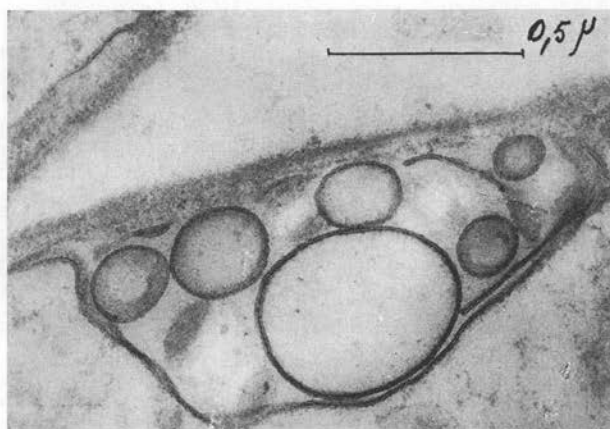


PHOTO 17. — Lomasome dans une hyphe très âgée. Le plasmalemme forme la paroi de la poche et des vésicules. Le cytoplasme n'est plus reconnaissable. Fixation: glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb

B. — Discussion.

1° LE PLASMALEMME.

Il n'y a aucune raison de supposer que le plasmalemmme des champignons et du *Sporotrichum schenckii* en particulier, diffère de celui des autres êtres vivants. En effet, toutes les cellules examinées au microscope électronique sont bordées par une membrane plasmique. De nombreux auteurs: Shatkin et Tatum (1959), Swanson (1960), Manton (1961), Mercer (1961), Robertson (1962), utilisant des microscopes à haute résolution, ont montré que cette membrane est une fine « unit membrane », formée par deux couches sombres, séparées par une zone centrale plus claire. La membrane plasmique a été parfois décrite, de façon erronée, comme une double membrane. Mais Manton (1961) a remarqué qu'elle est en réalité tripartite, et suggéré l'usage du terme de plasmalemmme, de préférence à celui de membrane plasmique.

Les travaux des différents chercheurs: Schrantz (1964), Hawker (1965), Carroll (1967), Bracker (1967), ont montré, comme les nôtres, la continuité du plasmalemmme d'un article fungique à l'autre, à travers le pore septal.

D'autre part, Delay (1963), dans le mycélium sénescant du *Podospora anserina*, a remarqué comme nous-même, dans les hyphes âgées du *Sporotrichum schenckii*, que le plasmalemmme peut s'y transformer en un système membranaire qui devient avec l'âge de plus en plus important et qui se compose de profils membranaires entassés parallèlement les uns aux autres.

Les replis de la membrane plasmique, que nous avons observés dans les hyphes sénescantes, forment des invaginations, puis se rompent en segments. Ces replis, dans les parties âgées, font penser à ceux du réticulum endoplasmique, dont ce réseau d'ailleurs peu développé chez le *Sporotrichum schenckii* est localisé seulement dans les parties jeunes.

2° LES LOMASOMES.

Les lomasomes ont d'abord été reconnus chez les champignons par Moore et McAlear (1961) et par Girbardt (1961). Moore et McAlear les ont décrits comme des structures en éponge, contigues à la paroi et enveloppées par la membrane plasmique. Du fait de la situation constante de ces organites, Moore et McAlear leur ont donné le nom de lomasomes.

Ces auteurs pensaient que les lomasomes n'existaient que chez des champignons. On les a en effet décrits chez les Oomycètes, des genres *Albugo*, *Aphanomyces*, *Pero-nospora*, *Pythium*, *Phytophthora*, chez des Zygomycètes du genre *Phycomyces*, chez des Adélomycètes des genres *Geotrichum* et *Rhizoctonia*. Nous-même, avec M. Ansel et Y. Tourte (1969), en avons fréquemment observé dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*. Ils ont été également étudiés chez des Ascomycètes tels que le *Peziza aurantia* (Schrantz, 1964), les levures, les *Penicillium* et dans le genre *Neobulgaria*. Des lomasomes ont été vus aussi chez des Basidiomycètes, dans les genres *Collybia*, *Coprinus*, *Lenzites*, *Merulius*, *Schizophyllum*. Mais de telles formations ne sont pas l'apanage des seuls champignons, car on en a décrit chez des Algues rouges (*Lomentaria*) ou vertes (*Chara*) et même chez des Angiospermes (*Ipomaea*, *Triticum*).

Les structures décrites sous le nom de « polyvesicular bodies », « multivesicular bodies », « plasmalemmasomes », sont semblables en apparence aux lomasomes. L'ultrastructure des lomasomes du *Sporotrichum schenckii* est identique à celle de ces organites, observés à divers niveaux du règne végétal.

Les différents auteurs ont en effet décrit les lomasomes comme une série complexe de vésicules, tubules et citernes, bordés par une membrane commune, qui peut quelquefois être asymétrique et occasionnellement discontinue. La membrane commune est formée par une invagination du plasmalemme. Cependant, Moore et McAlear (1961), observant la proximité de vésicules endoplasmiques et de lomasomes dans le *Neobulgaria pura*, ont suggéré comme mécanisme de formation des lomasomes que les vésicules se meuvent puis fusionnent avec la membrane plasmique (fig. 12).

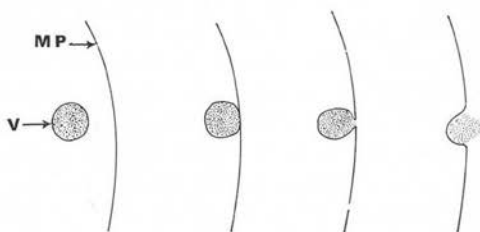


FIG. 12. — Schéma de la formation des lomasomes, d'après Moore & McAlear. Pour ces auteurs, les lomasomes se formeraient aux dépens de vésicules, dont la paroi fusionnerait avec la membrane plasmique. M.P.: membrane plasmique ; V.: vésicule

Le faible pouvoir de résolution du microscope optique n'a pas permis de voir les lomasomes, du fait de leur très petite taille. Ils n'ont donc pas été identifiés dans des cellules vivantes. On n'a pu les observer que dans les cellules fixées, en microscopie électronique. Toutefois, il ne semble pas que ces organites puissent être des artefacts de fixation ou de plasmolyse, car on les a vus quel que soit le fixateur utilisé.

Si les auteurs sont d'accord sur l'infrastructure des lomasomes, par contre leurs fonctions sont encore du domaine des hypothèses. Moore et McAlear (1961) pensaient qu'ils pourraient « d'une manière quelconque » être impliqués dans la formation de la paroi cellulaire. C'est également l'opinion de Crawley (1965), Carroll (1966), Schrantz (1966). Par contre, Wilsenach et Kessel (1965), ayant remarqué chez le *Penicillium vermiculatum* la présence de lomasomes à proximité des parois cellulaires, ont envisagé la possibilité qu'ils jouent un rôle dans la formation de celles-ci, comme des vésicules golgiennes le font dans celle de la membrane squelettique des cellules végétales. De façon analogue, Zachariah et Fitz-James (1967) suggèrent que les lomasomes sont impliqués dans la prolifération du plasmalemme. Mais d'autres fonctions ont été attribuées aux lomasomes. Pour Moore et McAlear (1961), ils ont un rôle sécrétoire ; Peyton et Bowen (1963) pensent qu'ils participent à l'absorption par les haustoria du *Pero-nospora manshurica* ; Carroll (1966) émet l'hypothèse qu'ils interviennent dans la micro-

pinocytose des hyphes ; Hashimoto et Yoshida (1966) leur attribuent chez le *Geotrichum candidum* un rôle dans la synthèse du glycogène ; Wells (1965) suggère qu'ils interviennent dans le maintien de la turgescence des basides. D'autres auteurs ne voient au contraire dans la formation de lomasomes que la réponse à une agression subie par l'hyphé ou la cellule (Bracker, Grove) ou la manifestation d'une dégénérescence cytoplasmique (Wells).

Il ne nous semble pas qu'il faille admettre que les lomasomes sont le résultat d'une dégénérescence, car ils naissent dans l'apex des hyphes du *Sporotrichum schenckii*, dans une zone où celles-ci sont très jeunes. Pour la même raison, on ne peut y voir la réponse à un stress dû à de mauvaises conditions, car ils se forment dans des filaments qui se développent abondamment, sur un milieu nutritif approprié et dans des conditions optimales de température et d'humidité.

Un rôle dans la synthèse du glycogène nous semble improbable. En effet, celui-ci apparaît au sein du cytoplasme sous forme d'amas en rosettes caractéristiques, tandis que les lomasomes, qui se trouvent à distance, n'ont pas encore évolué en vésicules, et que celles-ci restent toujours à la périphérie de l'hyphé.

Nous ne pensons pas non plus que les lomasomes interviennent dans la physiologie de la paroi squelettique et de la membrane plasmique. Wilsenach et Kessel (1965) appuyaient leur théorie sur le fait que les corps de Golgi n'ont jamais été observés chez les champignons chez lesquels des lomasomes ont été trouvés. Chez le *Sporotrichum schenckii*, où nous avons noté de nombreux lomasomes, nous n'avons certes jamais observé de dictyosomes. Cependant, différents auteurs ont signalé la coexistence de lomasomes et de dictyosomes chez plusieurs champignons : Hawker et Abbott (1963) chez le *Pythium debaryanum*, Moore et McAlear (1963) chez le *Neobulgaria pura*, Peyton et Bowen (1963) chez le *Peronospora manshurica*, Berlin et Bowen (1964) chez l'*Albugo candida*, Chapman et Vujicie (1965) chez le *Phytophthora erythroseptica*, Ehrlich et Ehrlich (1966) chez les *Phytophthora infestans* et *parasitica*, Shatla, Yang et Mitchell (1966) chez l'*Aphanomyces euteiches*. D'autre part, les lomasomes ne sont pas universellement associés à la formation des parois cellulaires, ainsi que l'ont montré Moore et McAlear (1962), Hawker et Abbott (1963), Bracker (1966), Bracker et Williams (1966), Buckley, Sjahom et Sommer (1966).

Il est vraisemblable que dans son stade de jeunesse le lomasome puisse assurer une fonction de pinocytose. D'autre part, les modifications que l'on observe au niveau de son enveloppe suggèrent qu'il joue un rôle dans les échanges entre le milieu ambiant et le cytoplasme situé à son niveau. La fonction la plus probable du lomasome nous semble être une fonction respiratoire ou excrétrice. En effet, la multiplication de la surface cellulaire qu'il réalise correspond à des fonctions d'absorption (de substances alimentaires ou d'oxygène) ou à des fonctions d'excrétion (de toxines ou d'anhydride carbonique).

Un argument en faveur de cette fonction est la ressemblance des lomasomes, mentionnée plus haut, avec les mésosomes bactériens, par exemple ceux du *Bacillus subtilis*, d'après les photographies électroniques de Van Iterson (cf. Stanier et coll., 1966), qui dérivent également de la membrane ectoplasmique, se trouvent aussi situés

sous la paroi et paraissent bien posséder un rôle respiratoire et contribuer à l'activité cellulaire.

Il est probable que les champignons, du fait d'une évolution régressive, aient hérité des bactéries ce mode de respiration. Malheureusement, l'impossibilité de voir les lomasomes en microscopie optique ne permet pas de pratiquer la coloration au vert janus, ni la Nadi-réaction, qui permettraient d'en démontrer le rôle respiratoire en y mettant en évidence la cytochrome-oxydase. Bien que nous ayons constaté la présence de mitochondries dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*, la coexistence de celles-ci avec les lomasomes est assez rare. D'autre part, les lomasomes pourraient fort bien jouer, à la façon des dictyosomes, un rôle sécrétoire qui en ferait les « reins de la cellule », dans les filaments mycéliens de ce *Sporotrichum* où nous n'avons jamais mis en évidence d'appareil de Golgi.

III. Hyaloplasme. Reticulum endoplasmique. Ribosomes et vacuoles. Appareil de Golgi.

A. — Hyaloplasme.

Le hyaloplasme des hyphes du *Sporotrichum schenckii*, milieu cellulaire dans lequel baignent les différents organites cytoplasmiques, est d'une part limité par le plasmalemme, d'autre part séparé du noyau par la membrane nucléaire.

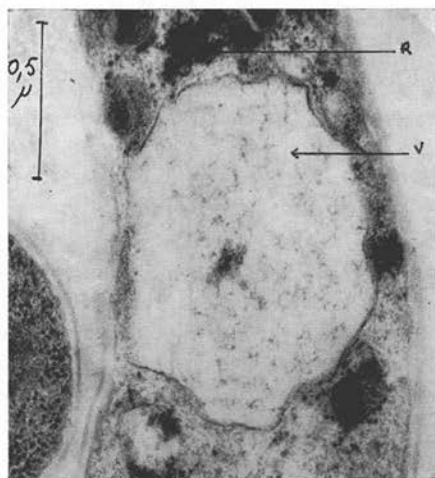


PHOTO 18. — Ribosomes groupés en amas au voisinage d'une vacuole. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. R. : Ribosomes ; V. : vacuole ; H. : hyaloplasme

Si le microscope photonique ne révèle aucun détail dans le hyaloplasme, ce qui l'a fait décrire comme optiquement vide (Guilliermond, 1933), par contre le microscope électronique permet de trouver à son niveau l'existence d'une infrastructure. Quel que soit le fixateur employé, il apparaît en effet, sur les photographies électroniques, comme très finement granuleux. Cet aspect est particulièrement distinct quand il n'est pas encombré de ribosomes. Les granulations hyaloplasmiques sont alors très visibles. Elles sont beaucoup plus petites que les ribosomes et moins opaques (photo 18).

La nature de ces très fines granulations nous échappe. D'après Buvat et Poux (1961), le hyaloplasme des végétaux supérieurs (*Cucurbita pepo*, *Anthoxanthum odoratum*, *Triticum vulgare*) contient une trame formée de microfibrilles qui, de place en place, sont contournées en hélice et auxquelles sont attachés des ribosomes. Il se peut que les granulations visibles sur nos photographies proviennent de cette trame disloquée par les fixateurs. Le fait qu'elles sont très apparentes là où manquent les ribosomes ne contredit pas cette hypothèse, car dans les cellules des végétaux supérieurs existent des zones où la trame hyaloplasmique n'en porte pas. Cependant, nous n'avons pu confirmer cette hypothèse, car aucune de nos photographies ne nous a montré la trame hyaloplasmique intacte.

Nous allons étudier successivement le réticulum endoplasmique, les ribosomes et les vacuoles du *Sporotrichum schenckii*.

B. — Réticulum endoplasmique.

1° OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Dans les filaments mycéliens du *Sporotrichum schenckii*, le réticulum endoplasmique est assez pauvrement représenté. Nous ne l'avons guère mis en évidence qu'au niveau des articles jeunes et des apex des hyphes. Il s'y présente sous forme de profils plus ou moins allongés, de 200 à 300 Å d'épaisseur, constitués chacun par deux membranes simples, opaques aux électrons, séparées par un espace clair. Ces profils ont donc une structure tripartite, mais elle n'est pas aussi bien définie que celle du plasmalemma. Elles ont dans le hyaloplasme des parcours irréguliers. Le réticulum ainsi formé est toujours du type « smooth ». L'absence de ribosomes sur ses membranes ne peut être affirmée que dans les préparations osmiées, puisque la fixation au permanganate de potassium ne les préserve pas, mais après fixation au tétroxyde d'osmium elle ne fait aucun doute.

2° DISCUSSION.

C'est à Porter et Palade (1952) que revient le mérite d'avoir décrit, sur des coupes ultrafines de diverses cellules animales, un système de canalicules ou de poches, qu'ils nommèrent « réticulum endoplasmique ». En 1958, Oberling et Bernhardt pensent qu'il doit s'agir de l'ergastoplasme, qui avait été découvert par Garnier en 1897, dans certaines cellules sécrétrices. Ces auteurs reprirent, en microscopie électronique, l'étude des cellules des glandes salivaires et du pancréas, riches en ergastoplasme. Ils constatèrent qu'elles possédaient un réticulum endoplasmique bien développé et démontrèrent

qu'il était identique à l'ergastoplasme. A la suite de ces observations, le réticulum endoplasmique a été décrit tant dans les cellules animales que dans les cellules végétales. En 1957, Buvat et Carasso montrèrent en effet que les structures décrites chez les animaux sous le terme de réticulum endoplasmique existent sous des formes exactement semblables dans le cytoplasme des végétaux. Porter (1957) découvrit simultanément le réticulum endoplasmique chez les végétaux supérieurs. Cette importante formation structurale a été ensuite mise en évidence, chez les champignons, les algues et même les bactéries.

Nos observations concordent avec celles de la majorité des auteurs, qui ont étudié les champignons en microscopie électronique et ont remarqué que dans les cellules fungiques le réticulum endoplasmique était peu abondant. C'est le plus polymorphe des composants de la cellule fungique. Sous leur forme typique, les profils composant ce réticulum sont formés d'une paire de membranes parallèles, séparées par une lumière étroite, et ils peuvent former un système de citernes fermées, qui se ramifie dans le cytoplasme. Chez le *Sporotrichum schenckii*, le réticulum endoplasmique se présente sous forme de membranes parallèles, lisses, mais nous n'avons jamais noté de citernes.

Comme Sjostrand (1963), Girbardt (1965), Wells (1965) et Bracker (1967), travaillant sur divers champignons, nous avons remarqué chez le *Sporotrichum schenckii* que l'infrastructure des membranes du réticulum endoplasmique diffère de celle du plasmalemme. En effet, elles sont plus fines et leur structure tripartite n'est pas aussi bien définie que celle de la membrane plasmique. C'est aussi ce que montrent nos propres observations. Frey-Wyssling et Muhlethaler (1965) considèrent chaque couche du réticulum endoplasmique comme une « unit membrane ».

Buvat et Carasso (1957), dans les cellules méristématiques de la racine d'*Allium cepa*, reconnurent la continuité du réticulum endoplasmique avec la double membrane nucléaire. Tanaka et Yanagita (1963), chez l'*Aspergillus niger*, ont noté des rapports entre le réticulum endoplasmique, les mitochondries et la membrane nucléaire. Ikeda (1964) a observé, dans quelques coupes du *Trichophyton rubrum*, que certains profils tubulaires de ce réticulum étaient en relation avec la membrane nucléaire externe et avec le plasmalemme.

Delay (1962), chez le *Podospora anserina*, a également vu des connections entre le réticulum et la membrane nucléaire. Mais chez cet Ascomycète le réticulum endoplasmique est bien développé ; il est représenté par de longs profils et peut former de véritables manchons autour des noyaux. D'autre part, pour Buvat, les vacuoles ne sont que des dilatations locales du réticulum endoplasmique, mais nous reviendrons sur ce dernier point. Chez le *Sporotrichum schenckii*, étant donné la pauvreté du réticulum endoplasmique, même dans le matériel jeune et les apex, nous n'avons pu faire aucune observation concernant ses relations éventuelles avec d'autres organites cellulaires.

C. — Ribosomes.

Seul le microscope électronique permet d'observer ces inclusions, sauf toutefois peut-être chez certaines Desmidiées, par exemple les *Closterium*, à cytoplasme extrêmement granuleux (M. Chadeffaud).

1° OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*, aussi bien que dans les cellules animales ou végétales, les ribosomes ne sont mis en évidence qu'après fixation au tétr oxyde d'osmium ; la fixation au permanganate de potassium ne les conserve pas.

Sur les préparations osmiées, ils se présentent comme des particules sphériques, denses aux électrons, dont le diamètre est d'environ 150 Å. Leur disposition dans les cellules peut varier d'une région à l'autre. Les articles jeunes montrent de très nombreux ribosomes libres, répartis régulièrement dans tout le hyaloplasme, entre les différents organites cytoplasmiques (photo 6). Leur abondance est telle qu'ils peuvent parfois gêner l'observation des autres constituants cellulaires. Dans les articles plus âgés, leur nombre diminue au cours de la différenciation cellulaire. Dans les hyphes adultes, ils sont fréquemment groupés en amas, qui sont situés au voisinage des vacuoles (photo 18). Dans les hyphes âgées, ils sont difficiles à identifier. Dans tous les cas, il est souvent malaisé de savoir si l'on a affaire à des ribosomes ou à des particules β de glycogène. Il est nécessaire d'appliquer un traitement à la ptyaline, qui conserve les ribosomes et fait disparaître le glycogène.

2° DISCUSSION.

Les ribosomes ont été décrits pour la première fois par Palade (1953), d'où le nom de « grains de Palade » qu'on leur donne également. Ils existent dans toutes les cellules, tant animales que végétales, mais leur répartition peut varier suivant les régions cellulaires. Les auteurs qui se sont attachés à l'étude des ultrastructures chez les champignons, ont remarqué que dans la plupart des cellules fungiques les ribosomes étaient libres dans le hyaloplasme et, par suite, le réticulum endoplasmique était du type « smooth » (Luck, 1963 ; Peyton et Bowen, 1963 ; Goldstein et Moriber, 1964 ; Zalokar, 1965 ; Shatla, Yang et Mitchell, 1966 ; Bracker, 1967 ; Grove et Lessie, 1967). C'est également ce que nous avons observé chez le *Sporotrichum schenckii*. Mais un réticulum endoplasmique du type « rough » peut se voir aussi chez certains champignons, ainsi que l'ont montré Peyton et Bowen (1963), Gay et Greenwood (1966), Grove, More et Bracker (1967), Lessie (1967), Williams et Yukawa (1967).

Chez l'*Aphanomyces enteiches*, Shatla, Yang et Mitchell (1966) ont observé que les grains de Palade étaient distribués de façon uniforme et très dense à travers le hyaloplasme. Dans les asques de l'*Ascobolus immersus*, au contraire, Delay (1966) a noté que les ribosomes pouvaient se grouper en amas parfois importants. Cet auteur a vu également des ribosomes en petits amas dans les jeunes hyphes du mycélium du *Podospora anserina* (1962).

Nos photographies montrent que chez le *Sporotrichum schenckii*, selon les régions du mycélium examinées, les grains de Palade peuvent être, soit disséminés dans tout le hyaloplasme comme chez l'*Aphanomyces*, soit groupés comme dans les asques de l'*Ascobolus*, ces amas étant de plus situés au voisinage des vacuoles. Par contre, dans les parties jeunes du mycélium, nous trouvons des ribosomes disséminés, et non pas en amas comme chez cette espèce. Nos observations sur les amas de ribosomes confir-

ment également celles de N. Poux (1962), qui a montré que ces granules se concentrent au voisinage des jeunes vacuoles. Par contre, nous n'avons jamais vu de ribosomes groupés en chapelet, ou polysomes, comme dans les cellules des animaux et des végétaux supérieurs (Favard, 1965). A notre connaissance, de tels groupements en chapelets des grains de Palade n'ont pas été décrits dans les cellules fungiques.

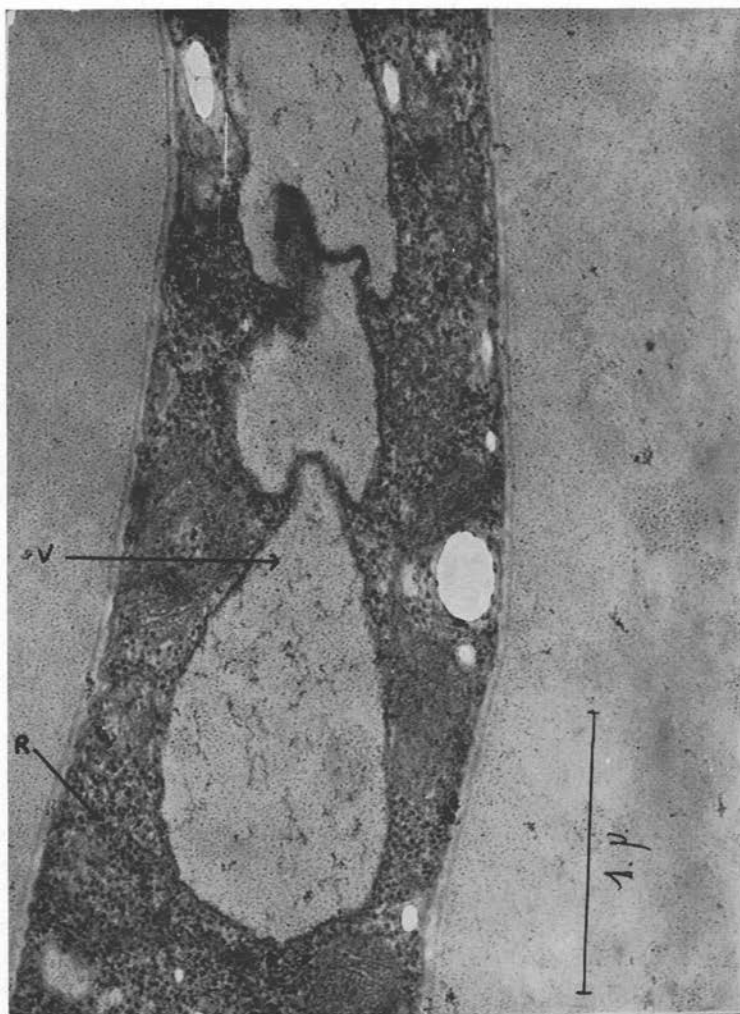


PHOTO 19. — Vacuoles disposées en chapelet. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium ; Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb.
R. : ribosomes ; V. : vacuole

D. — Vacuoles.

Le cytoplasme végétal et celui des champignons se distinguent de celui des cellules animales par l'hydratation subie au cours de la différenciation cellulaire. Cette hydratation entraîne le développement de vacuoles turgescentes, qui sont des organites propres aux plantes.

1° OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Dans les jeunes hyphes du *Sporotrichum schenckii*, le système vacuolaire est peu important, mais il augmente au fur et à mesure de la différenciation. Dans les portions les plus jeunes des hyphes, les vacuoles sont petites, rares et disséminées dans le cytoplasme. Au cours de la différenciation cellulaire, elles tendent à se grouper en deux ou trois vacuoles plus grosses qui peuvent être disposées en chapelet (photo 19), puis en une grande vacuole unique, qui, du fait de sa turgescence, repousse le cytoplasme contre la paroi cellulaire. L'appareil vacuolaire augmente ainsi aux dépens du cytoplasme fondamental de l'hyphe, au fur et à mesure que décroît l'activité de celui-ci.

Sur les coupes, les vacuoles sont irrégulières dans leur forme, leur taille et leur situation. Leur forme peut être étoilée, avec un fin prolongement sur chaque sommet ; elle peut aussi être globuleuse ou irrégulière. Les formes étoilées caractérisent les cellules jeunes. Ensuite, leurs fins prolongements disparaissent, et la forme devient ovoïde. En même temps, le volume vacuolaire s'accroît. Donc, lorsque ce volume augmente, la forme des vacuoles tend à se régulariser. Finalement, dans les cellules âgées, une vacuole unique peut occuper presque tout l'espace compris entre les deux septa. Dans notre matériel, nous avons également noté qu'une vacuole unique peut occuper les bifurcations des filaments mycéliens (photo 20).

Au microscope électronique, chaque vacuole se présente sous l'aspect d'une enclave claire, plus ou moins grande, limitée par une membrane simple ou tonoplaste (Hugo de Vries), de 80 Å d'épaisseur.

a) La membrane vacuolaire.

Quel que soit leur âge, les vacuoles du *Sporotrichum schenckii* sont donc toujours limitées extérieurement par une membrane. Elle est simple et lisse, et sépare le suc vacuolaire du hyaloplasme. C'est une « unit membrane », formée par deux couches denses aux électrons (épaisseur 25 Å), séparées par un espace clair (épaisseur 30 Å). A l'état jeune, deux vacuoles distinctes peuvent communiquer entre elles par un fin profil tubuleux. Mais ensuite, lorsque la vacuolisation est plus poussée, les vacuoles peuvent être directement contiguës entre elles, sur une surface plus ou moins étendue. Elles ne sont alors séparées que par une mince couche de cytoplasme et par leurs membranes propres (photo 21). Sur plusieurs de nos micrographies, nous avons noté des replis du tonoplaste à l'intérieur de la vacuole (photo 22). Ces images pourraient être l'expression de phénomènes de plasmolyse. Enfin, comme on l'a vu, les ribosomes

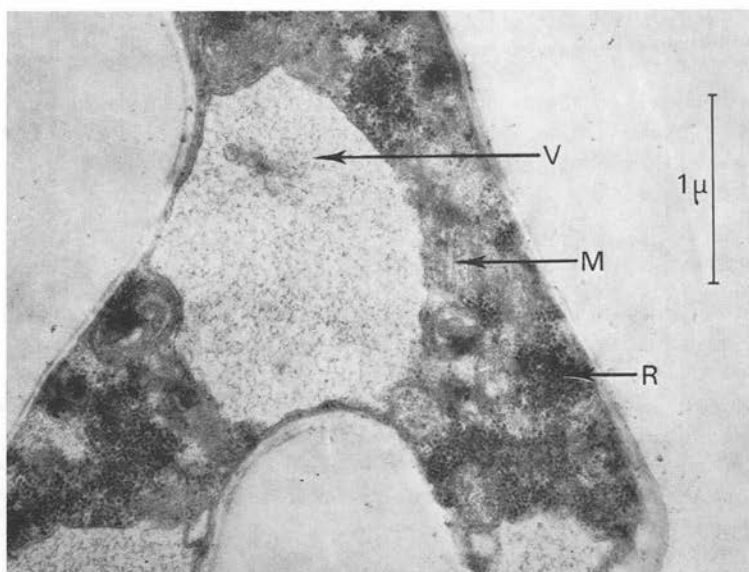


PHOTO 20. — Vacuole occupant la bifurcation de deux filaments mycéliens. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium ; Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. V. : vacuole ; R. : ribosomes ; M. : mitochondrie

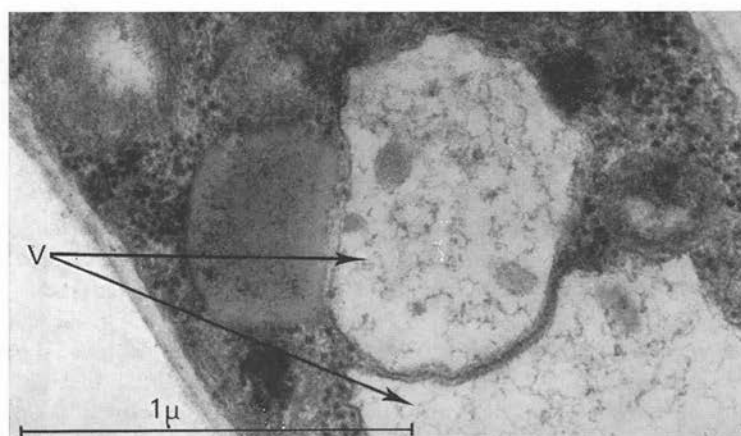


PHOTO 21. — Deux vacuoles contiguës, séparées par une mince couche de cytoplasme et par leurs membranes propres. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium ; Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. V. : vacuole

se concentrent souvent en amas, au voisinage des vacuoles du *Sporotrichum schenckii* ou de leurs prolongements (photo 23).

b) *Le contenu vacuolaire.*

Après action des agents fixateurs, le contenu de l'appareil vacuolaire, examiné en microscopie électronique, apparaît plus ou moins structuré. Après fixation au permanganate de potassium, il est en général plus clair que le cytoplasme, mais cela n'est pas constant, car il peut aussi avoir la même densité optique que le cytoplasme. Sur les préparations osmiées, le contenu vacuolaire est souvent beaucoup plus clair que le cytoplasme fondamental, qui, dans les hyphes jeunes, est très riche en ribosomes.

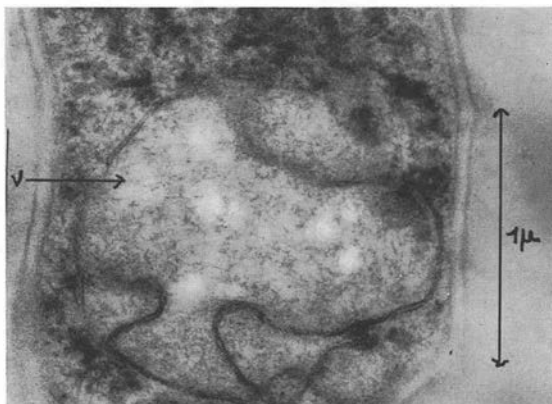


PHOTO 22. — Replis du tonoplaste à l'intérieur d'une vacuole. Fixation: permanganate de potassium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb. V.: vacuole

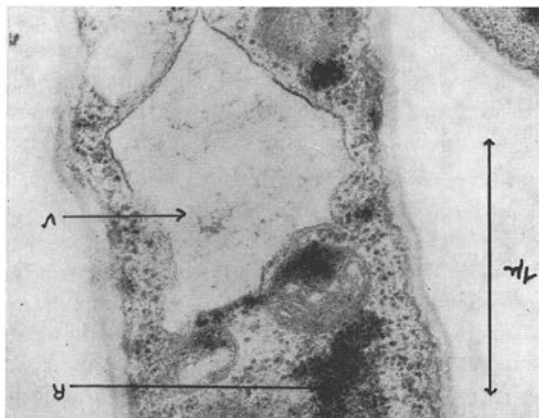


PHOTO 23. — Ribosomes groupés en amas au voisinage d'une vacuole. Fixation: glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb. V.: vacuole; R.: ribosomes

D'autre part, les vacuoles du *Sporotrichum schenckii* contiennent souvent des formations d'aspect fibreux, granuleux ou spumeux. Cela traduit probablement la précipitation des macromolécules protéiques du colloïde vacuolaire. Enfin, certaines vacuoles renferment des corps multilamellaires, mais nous n'avons pas noté l'existence d'organites en voie de dégénérescence.

2° DISCUSSION.

Le problème de l'origine du vacuome (Dangeard) et de ses relations possibles avec le réticulum endoplasmique est encore l'objet de controverses. Il est généralement admis que les vacuoles sont des enclaves cytoplasmiques limitées extérieurement par une membrane unitaire ou tonoplaste, mais deux théories principales s'affrontent pour élucider l'origine de cette membrane. Pour Buvat, le tonoplaste paraît très semblable à la membrane plasmique qui limite les espaces du réticulum endoplasmique. D'après cet auteur (1968), « sont considérées comme des vacuoles typiques des enclaves cytoplasmiques limitées par une membrane plasmique, le tonoplaste (Hugo de Vries, 1885), et renfermant une grande diversité de produits hydrophiles, dissous ou précipités, amorphes ou cristallisés ». Buvat (1957, 1958, 1960, 1961, 1968) considère donc le système vacuolaire des cellules végétales comme une différenciation particulière du réticulum endoplasmique ; pour lui, les vacuoles ne sont que des dilatations locales de ce réticulum, et le tonoplaste est toujours une « unit membrane » analogue à la membrane qui limite les espaces de l'ergastoplasme. Les résultats de N. Poux (1961, 1962, 1963) sont en accord avec la conception de Buvat. Il en va de même de ceux de Whaley et de ses collaborateurs (1960) qui notent que les jeunes vacuoles des racines de maïs sont souvent réunies entre elles par un système de membranes doubles, ressemblant à celles du réticulum endoplasmique. Chez les levures, Vitols et ses collaborateurs (1961) envisagent également cette possibilité, bien que les cellules à l'état actif soient dépourvues de réticulum.

Dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*, étant donné leur pauvreté en réticulum endoplasmique, nous n'avons pu faire d'observations concernant les rapports de ce dernier avec la membrane vacuolaire. Toutefois, nous avons pu noter qu'il existe en effet une grande ressemblance des membranes de ce réticulum avec le tonoplaste.

Guilliermond avait donné des exemples dans lesquels les vacuoles paraissent se former *de novo*. Pour Muhlethaler également (1958, 1960), les vacuoles naissent par individualisation au sein du cytoplasme, d'une phase aqueuse qui à l'origine n'est pas entourée d'une membrane. C'est aussi l'opinion de Sitte (1958, 1961), qui rejette catégoriquement toute possibilité de rapports ou d'origine commune entre le vacuome et le réticulum endoplasmique. Cependant, ce dernier auteur note des ressemblances morphologiques et chimiques entre les membranes du réticulum et l'appareil vacuolaire. D'autre part, Porter, dans la racine d'*Allium cepa*, considère que les vacuoles naissent indépendamment du réticulum endoplasmique.

Buvat a montré que les vacuoles des cellules végétales sont des réservoirs intercalés entre la pellicule ectoplasmique et la membrane nucléaire, sur le trajet du réti-

culum endoplasmique. D'autre part, dans les cellules de la racine d'*Hordeum sativum* (1968), il a observé dans certaines vacuoles des corps multilamellaires qui, selon lui, seraient l'expression d'une dégénérescence cytoplasmique.

N. Poux (1963) a noté, dans l'appareil vacuolaire végétal, la présence d'enclaves cytoplasmiques en voie de dégénérescence. Parmi les organites plus ou moins altérés et libres dans le vacuome, cet auteur a remarqué des ribosomes, des profils ergastoplasmiques, des dictyosomes, des mitochondries. Dans les vacuoles du *Sporotrichum schenckii*, nous n'avons observé que des figures myéliniques, et encore assez rarement.

Pour Hawker (1965), les vacuoles des champignons, examinées en microscopie électronique, contiennent une substance amorphe et quelquefois granulaire, que l'auteur interprète comme étant de nature polysaccharidique, et en particulier du glycogène. Chez le *Sporotrichum schenckii*, nous avons parfois remarqué que les amas de glycogène étaient entourés d'une membrane, mais il ne s'agissait pas là de vacuoles au sens strict du terme. Beaulaton, sur du matériel animal, a d'ailleurs fait des observations qui corroborent les nôtres.

E. — Appareil de Golgi.

Dans la forme mycélienne du *Sporotrichum schenckii*, nous n'avons jamais observé les empilements de saccules aplatis et de vésicules, qui caractérisent les dictyosomes de l'appareil de Golgi. Cela n'a rien d'étonnant, car cet appareil est peu fréquent chez les Eumycètes. La plupart des auteurs qui ont étudié l'ultrastructure des cellules fungiques n'y ont en effet trouvé aucun organe évoquant ces formations caractéristiques des animaux, des algues et des végétaux supérieurs. Dans quelques cas rares, cependant, certains chercheurs (Moore et McAlear, 1963 ; Moore, 1963 ; Hawker et Abbott, 1963 ; Peyton et Bowen, 1963 ; Delay, 1962) ont noté l'existence de saccules empilés, pouvant être interprétés comme des dictyosomes.

Ainsi donc, les Eumycètes peuvent sans doute posséder un appareil de Golgi, mais sa présence n'est pas constante et il n'est jamais abondant. Cela pose le problème de l'origine phylogénétique de cet appareil et de la position à attribuer à ces champignons, de ce point de vue.

IV. Mitochondries.

Les mitochondries constituent l'essentiel de l'appareil respiratoire cellulaire. Aussi bien dans le monde animal que dans le monde végétal, elles sont bâties sur un plan structural commun. A cause de leur très petite taille et de leur sensibilité aux différents traitements, lors de la préparation des échantillons pour la microscopie électronique, elles ne sont visibles que dans les coupes ultrafines, de moins de 0,1 μ d'épaisseur, et dans les cellules bien préservées. La présence de mitochondries sur les électromicrographies est un critère de bonne fixation.

1° OBSERVATIONS PERSONNELLES.

L'étude en microscopie électronique des hyphes du *Sporotrichum schenckii* nous a révélé que les mitochondries de ce champignon ne sont pas d'un type uniforme et que leur structure peut présenter des caractères remarquables.

Selon la règle, elles sont présentes dans tous les filaments mycéliens, quel que soit leur âge, et elles sont incluses directement dans le hyaloplasme. Toutefois, elles sont plus abondantes dans les cellules jeunes, où elles sont plus petites que dans les cellules âgées.

Elles sont toujours très petites : leur diamètre varie de 100 à 350 m μ et leur longueur de 460 à 750 m μ . Leur forme normale est ovoïde ou allongée (photo 24), mais il s'agit naturellement là d'une forme apparente, qui varie selon l'incidence de la coupe.

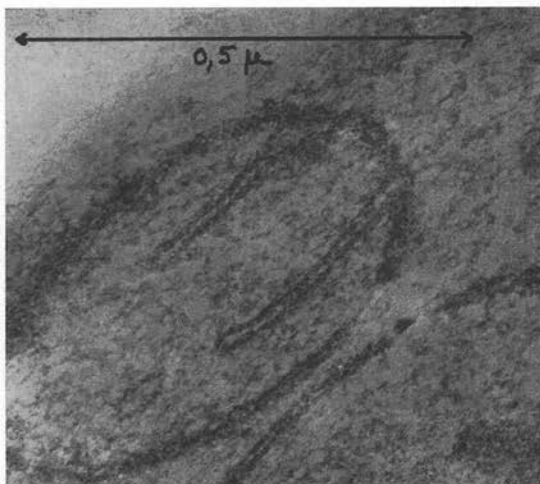


PHOTO 24. — Mitochondrie typique, de forme ovoïde. Noter les crêtes internes. Fixation : Permanganate de potassium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb

D'autre part, elles peuvent aussi avoir une forme irrégulière (photos 25 et 26), avec par exemple une extrémité plus grosse que l'autre, ou celle d'une haltère, avec ses deux extrémités également renflées (photo 25), ou enfin, en coupe, celle d'un anneau enveloppant une masse globuleuse claire (photos 25 et 27). Les formes en haltère n'existent que dans les cellules jeunes ce sont sans doute des formes de division. Les formes irrégulières sont au contraire fréquentes, surtout, mais non pas exclusivement, dans les cellules âgées.

Du point de vue de leur structure, sous leur forme la plus typique, généralement ovoïde, elles possèdent une double membrane périphérique et des crêtes internes (*cristae*), ce qui est la structure habituelle chez tous les êtres vivants (photo 24). Sur

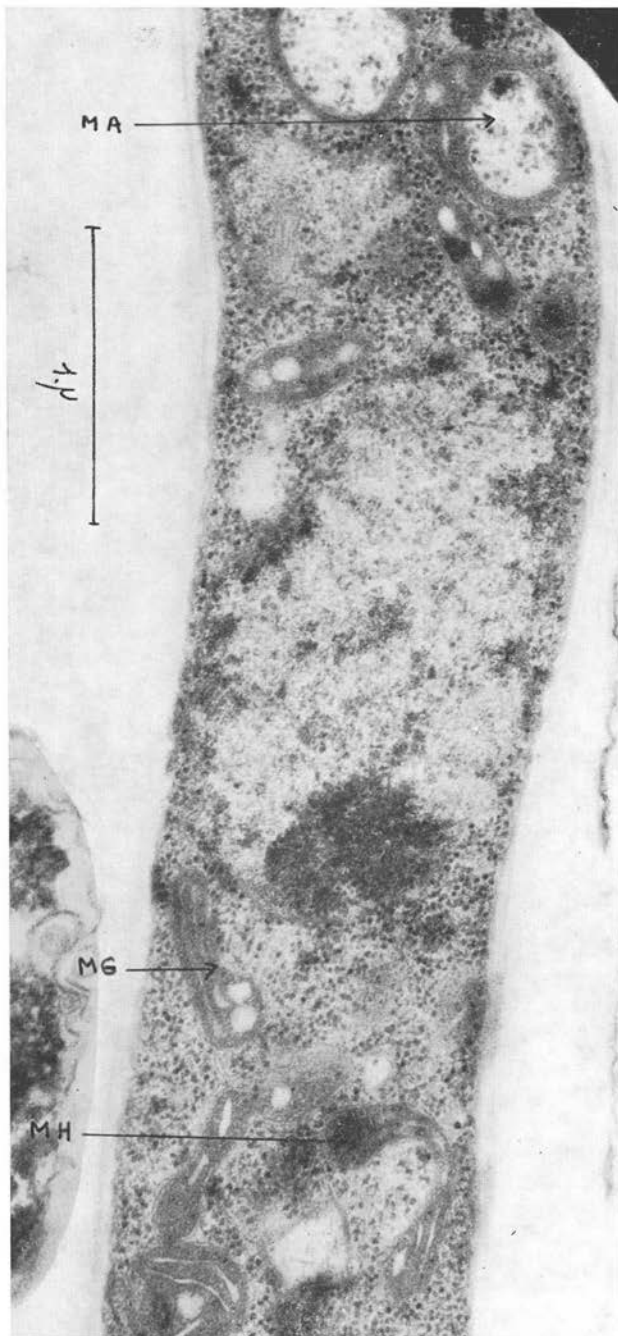


PHOTO 25. — Mitochondries de formes irrégulières: mitochondries avec une extrémité plus grosse que l'autre (M.G.); mitochondrie en haltère (M.H.), mitochondries annulaires (M.A.). Fixation: glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb

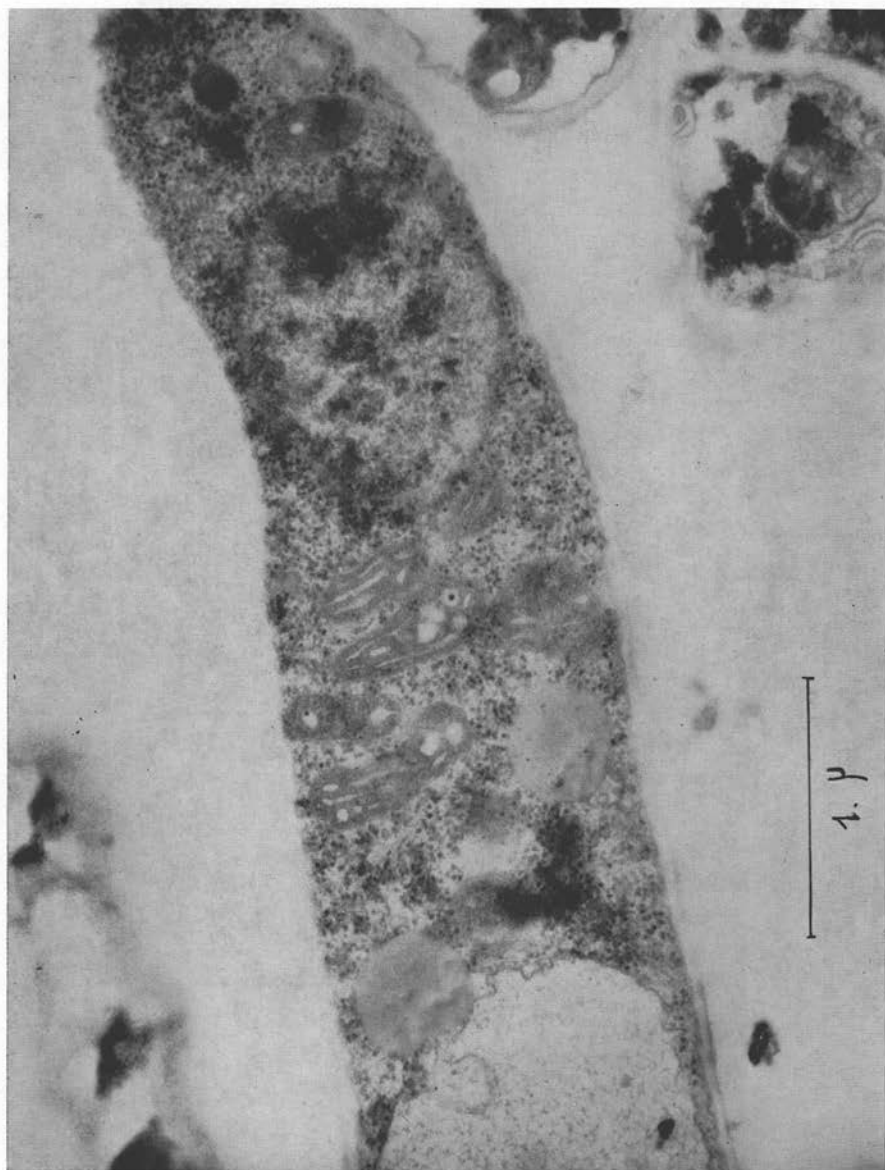


PHOTO 26. — Mitochondries de formes irrégulières. Fixation: glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb

les préparations à la glutaraldéhyde et au tétroxyde d'osmium, leur membrane externe est très mince (photo 27). Elle est surtout visible après fixation au permanganate (photo 24). La membrane interne a même épaisseur. Les deux membranes ainsi constituées sont séparées par un espace relativement clair, pas toujours bien distinct. Les crêtes sont, selon la règle, des invaginations de la membrane interne (photo 24). Elles sont longues et généralement parallèles au grand axe de la mitochondrie. Elles sont en général moins nombreuses que dans les mitochondries des organismes supérieurs.

Les mitochondries annulaires ont une structure un peu différente. Elles sont plus volumineuses que les autres, et vésiculisées. Au lieu de produire des crêtes internes, leur paroi présente, sur l'un de leurs côtés, un fort épaississement, contenant des cavités claires, irrégulières (photos 25 et 27). La masse claire incluse dans la mitochondrie contient des granulations qui ressemblent aux ribosomes, mais sont beaucoup moins abondantes que ceux-ci dans le hyaloplasme. Certaines coupes laissent supposer que les mitochondries annulaires sont peut-être lenticulaires.

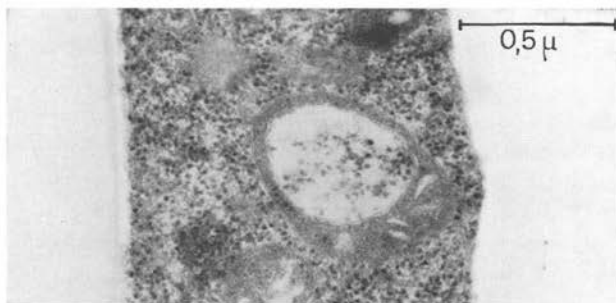


PHOTO 27. — Mitochondrie annulaire. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb

Les mitochondries de forme irrégulière ont une organisation analogue à celle de l'épaississement latéral des mitochondries annulaires ; elles sont pareillement creusées de cavités. Il se peut qu'une partie au moins de ces mitochondries soit en réalité des mitochondries annulaires, coupées au niveau de l'épaississement de leur paroi. Nous ne pouvons cependant l'affirmer.

2° DISCUSSION.

Les premières observations sur l'ultrastructure mitochondriale ont été faites par Palade (1952) et Sjostrand (1953). A l'aide de coupes ultrafines, ces auteurs ont montré qu'il s'agissait d'une structure commune à tous les êtres vivants.

Chez les végétaux vasculaires, dans le méristème caulinaire du *Chrysanthemum segetum*, les travaux d'A. Lance (1958) ont démontré que les mitochondries suivent un processus de différenciation qui comporte trois étapes majeures : dans les cellules proméristématiques, les mitochondries n'ont que peu de crêtes ; dans les cellules méristé-

matiques actives, les crêtes mitochondriales sont nombreuses ; dans les cellules sénescents ou physiologiquement peu actives, la majorité des crêtes est remplacée par des tubules.

Moore et McAlear (1963), dans une étude de la micromorphologie d'une cinquantaine d'Eumycètes, ont montré qu'il y avait une variabilité de la structure mitochondriale semblable à celle des algues, des plantes supérieures et des métazoaires. L'ultrastructure des mitochondries des champignons est pratiquement identique à celle qu'on observe chez les organismes supérieurs. Leur développement est étroitement associé au comportement métabolique des cellules fungiques. Les mitochondries du *Sporotrichum schenckii* sont donc peu différentes de celles décrites dans d'autres matériels. Les principales variations de l'ultrastructure des mitochondries fungiques portent essentiellement sur les crêtes. Ainsi, par exemple, dans les hyphes du *Pythium debaryanum*, les crêtes mitochondriales sont beaucoup moins régulières dans leur forme et leur disposition que chez le *Rhizopus* (Hawker et Abbott, 1963). Chez les Oomycètes, les crêtes sont tubuleuses, comme l'ont montré Peyton et Bowen (1963), Berlin et Bowen (1964), Ehrlich et Ehrlich (1966), Gay et Greenwood (1966), Shatla, Yang et Mitchell (1966), Grove et Moore (1967), Hohl et Hamamoto (1967).

Dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*, les mitochondries, de très petite taille, ont des crêtes disposées parallèlement les unes aux autres et allongées suivant le grand axe de l'organite. Cependant, nous devons noter ici une particularité de l'appareil mitochondrial de ce champignon, chez lequel on a vu plus haut qu'à côté des mitochondries typiques existent des mitochondries « annulaires » dont la paroi présente un épaississement creusé de cavités irrégulières et dont le contenu est chargé de granules à aspect de ribosomes.

Plusieurs cas de continuité entre des profils identiques à ceux des mitochondries et du réticulum endoplasmique ont été publiés, en particulier par Sager et Palade (1957) et par Buvat (1959). Chez le *Sporotrichum schenckii*, nous n'avons rien observé de tel.

L'origine et la formation des mitochondries ont été étudiées par de nombreux chercheurs. Les mitochondries peuvent-elles naître *de novo* dans le cytoplasme, ou proviennent-elles toujours de la division de mitochondries préexistantes ? La seconde possibilité a été affirmée notamment par P. A. Dangeard, mais la première a été admise par de nombreux cytologistes. Ainsi, les travaux de Buvat (1959) ont apporté des arguments en faveur de la néoformation des mitochondries au cours de la caryocinèse. Cet auteur a montré, en effet, dans le phragmoplaste des cellules méristématiques du blé, que lors de la télophase, des mitochondries apparaissent au voisinage des travées ergastoplasmiques. Pour Buvat, donc, il paraît probable que la transformation du phragmoplaste en cytoplasme, qui survient à ce moment, est l'occasion d'une brusque augmentation du nombre des mitochondries, formées aux dépens de la substance de ce phragmoplaste. D'autre part, Camefort (1961) a observé, dans le pro-embryon du *Pinus laricio*, que les mitochondries apparaissent sous forme de vésicules, dans le cytoplasme, au cours des deux premières mitoses des noyaux.

Dès les premiers travaux, en microscopie optique, sur les mitochondries, il avait au contraire été observé qu'elles peuvent se multiplier par des bipartitions, et souvent admis, en conséquence, que toutes proviennent ainsi de la multiplication par des divisions de mitochondries préexistantes.

En microscopie électronique, des preuves d'une telle multiplication ont été apportées par les travaux de Shatkin et Tatum (1959) et de Luck (1963-1965), sur le *Neurospora crassa*. Les expériences de ce dernier auteur ont été effectuées en faisant séjourner un mutant du *Neurospora*, dont la croissance n'est possible qu'en présence de choline, sur un milieu contenant de la choline radioactive marquée au tritium. Toutes les mitochondries sont alors marquées. En remplaçant le *Neurospora* dans un milieu avec de la choline non radioactive, le nombre des mitochondries double et elles sont toutes radioactives, ce qui signifie que les nouvelles mitochondries se sont formées par division des mitochondries préexistantes. D'autre part, les micrographies électroniques de certains auteurs (Delay, 1962-1966) montrent de nombreux profils en haltères, interprétés comme correspondant à un tel mode de reproduction. Nous-même, dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*, avons observé de telles images en haltères des mitochondries, ce qui suggère que ces organites se multiplient en effet par des bipartitions. Nos résultats corroborent aussi ceux de Manton (1961) qui, chez certains végétaux inférieurs, comme le *Chrysochromulina brevifilum*, a noté que l'unique mitochondrie de la cellule subit une bipartition au moment de la division cellulaire. De même, chez l'*Anthoceros*, il ne semble pas y avoir néoformation de mitochondries.

Récemment, Mosevich et Mashansky (1965) ont observé chez le Cilié *Ichthyophthirius multifiliis* un autre mode de multiplication des mitochondries : tandis que certaines se vésiculisent, dans d'autres apparaissent des masses opaques aux électrons, dont chacune devient une mitochondrie-fille, libérée par la destruction de la mitochondrie-mère. Nous n'avons rien observé d'analogue chez le *Sporotrichum schenckii*.

Citons encore, mais pour mémoire seulement, la théorie de certains auteurs (Lanzavecchia, 1960-1964 ; Albergoni, 1964 ; Pannese, 1965-1966) qui pensent que les nouvelles mitochondries se forment à partir des corps multilamellaires.

Les mitochondries fungiques assument les mêmes fonctions que celles des plantes et des animaux. Cela a été démontré du point de vue morphologique par Hawker (1965), et du point de vue biochimique par Niederpruem (1965) et Zalokar (1965).

V. Lipides. Glycogène et corps myeliniques multilamellaires.

Les filaments mycéliens du *Sporotrichum schenckii* constituent un matériel très favorable pour la mise en évidence des lipides, du glycogène et des corps multilamellaires. Si la microscopie optique permet de localiser ces produits du métabolisme, seule la microscopie électronique permet d'en préciser la structure fine.

A. — Lipides.

1° OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Des lipides sont communément observés dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*, en particulier au niveau des portions adultes et âgées. Dans les portions d'âge moyen, il y a seulement quelques globules lipidiques. Dans les portions âgées, au contraire, les lipides peuvent être très abondants.

L'aspect des globules lipidiques varie selon l'influence des agents déshydratants et selon le fixateur utilisé. Dans les hyphes, on voit parfois des taches claires, qui correspondent à des plages du hyaloplasme riches en lipides ; elles sont arrondies ou ovoïdes, séparées les unes des autres ou disposées en chapelet. Les lipides y ont été dissous au cours de la déshydratation par l'alcool ou l'oxyde de propylène (photo 28).

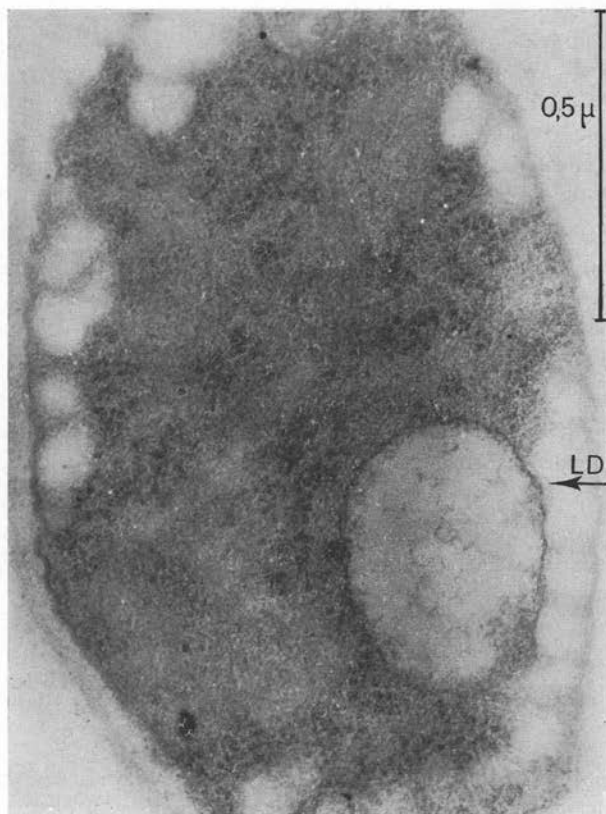


PHOTO 28. — Aspect de lipides dissous (L.D.) au cours de la déshydratation. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium.
Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb

Dans le matériel fixé au permanganate de potassium, les globules lipidiques se présentent sous forme d'espaces clairs, avec un contour régulier, dans le hyaloplasme.

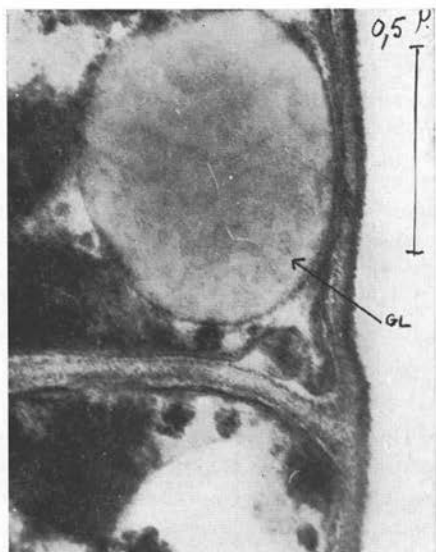


PHOTO 29. — Globule lipidique (G.L.). Noter la surface godronnée, la périphérie bordée par une ligne dense aux électrons. Fixation: glutaraldéhyde et tétr oxyde d'osmium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb

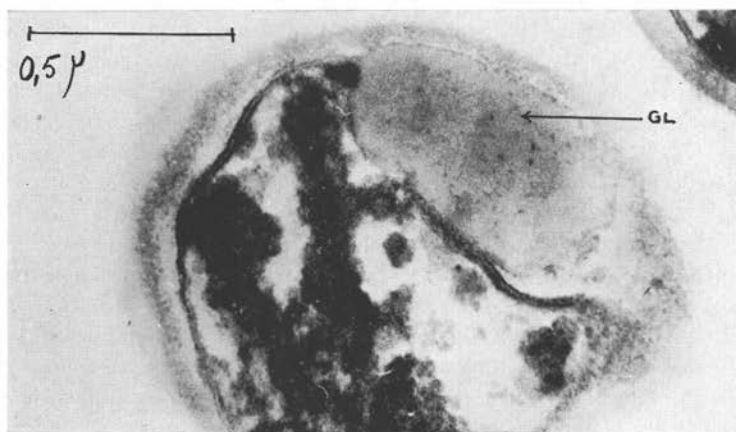


PHOTO 30. — Globule lipidique (G.L.) situé en dehors du plasmalemme. Fixation: glutaraldéhyde et tétr oxyde d'osmium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb

Sur les préparations fixées ou postfixées à l'osmium, ils ont l'aspect de gouttelettes arrondies ou ovoïdes, plus ou moins sombres, car elles ont réduit le tétr oxyde d'osmium au cours de la fixation et n'ont pas été dissoutes lors de la déshydratation. Ces gouttelettes ont souvent une surface godronnée ; leur périphérie est bordée par une ligne dense aux électrons (photo 29). Cette ligne ressemble superficiellement à une membrane, mais aux forts grossissements on n'y observe pas l'organisation tripartite caractéristique des membranes biologiques. Les différents aspects que prennent les lipides en microscopie électronique correspondent vraisemblablement à des différences de constitution chimique.

Les lipides s'observent soit dans le hyaloplasme, à l'intérieur du plasmalemma, et ils y sont d'autant plus abondants que l'hyphé est plus âgée, soit en dehors du plasmalemma, entre cette membrane et la paroi (photo 30).

2° DISCUSSION.

Le phénomène de l'augmentation des lipides dans les tissus et les cellules âgés est bien connu, ainsi que l'ont montré Hanks (1948), Robertiss et coll. (1953). Chez les champignons, différents auteurs ont observé que les gouttelettes lipidiques se trouvaient de façon prédominante dans les hyphes adultes ou âgées : Ehrlich et Ehrlich (1966) chez le *Phytophthora infestans* et le *Phytophthora parasitica*, Manocha (1965) dans le carpophore de l'*Agaricus campester*, Peyton et Bowen (1963) chez le *Peronospora manshurica*, Werner, Wright et Baker (1964) chez le *Rhizopus rhizopodiformis*, Williams et Yukawa (1967) chez le *Plasmodiophora brassicae*.

Les images de globules lipidiques que nous avons obtenues, après fixation à la glutaraldéhyde et au tétr oxyde d'osmium, sont meilleures que celles données par la fixation au permanganate de potassium. Avec ce dernier fixateur, en effet, si l'interface hyaloplasme-globule lipidique est souvent très nette, par contre le globule lui-même n'apparaît que comme une vésicule vide ou une plage claire. C'est également ce qu'ont observé Hawker et Abbott (1962) chez le *Rhizopus sexualis* et le *Rhizopus homothallicus*, Werner, Wright et Baker (1964) chez le *Rhizopus rhizopodiformis*, A. Nougarede (1964) chez le *Spartium junceum*, A. Nougarede et Pillet (1964) chez le *Triticum vulgare*, Ehrlich et Ehrlich (1966) chez les *Phytophthora*. Nos observations et celles de ces auteurs confirment l'opinion de Wells, notant que seul le tétr oxyde d'osmium, en imprégnant d'osmium les globules lipidiques, leur donne une certaine densité aux électrons. D'autre part, il est vraisemblable que si le tétr oxyde d'osmium à lui seul ne permet pas de voir, autour de ces globules, une ligne dense périphérique, il dépend sans doute de la glutaraldéhyde qui lui est associée de donner des images nettes de cette ligne interfaciale. On peut donc se demander si elle existe réellement, la glutaraldéhyde la rendant seulement plus évidente, ou si, au contraire, elle n'est qu'un artéfact.

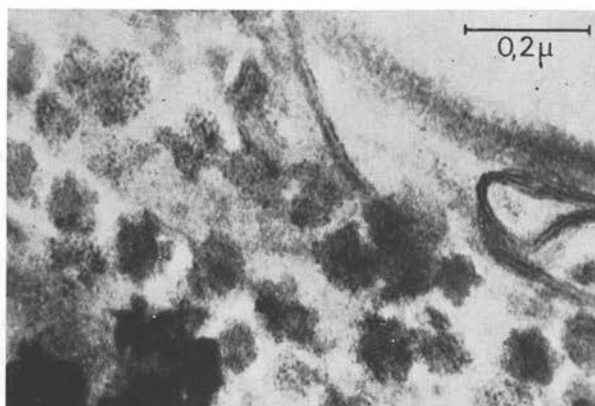


PHOTO 31. — Glycogène en rosettes, formé par la juxtaposition de particules β . Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb

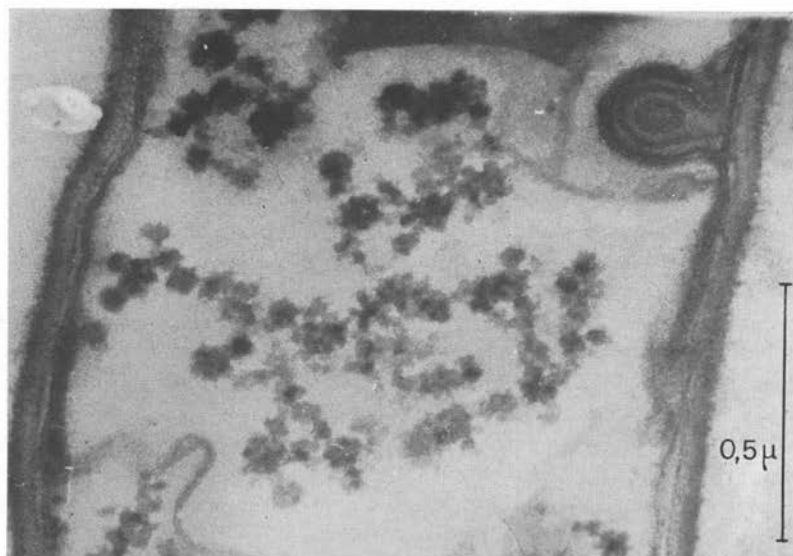


PHOTO 32. — Plaque de glycogène séparée du hyaloplasme avoisinant par une membrane lisse. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb

B. — Glycogène.

1° OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Sur les électromicrographies prises à des grossissements importants, le glycogène se présente sous forme de grains sombres. On distingue deux types de particules à forte densité, qui sont, selon la nomenclature mise au point par Drochmans (1962) :

- d'une part, les particules α : ce sont des éléments complexes, en rosette, dont le diamètre est d'environ 120 m μ . (photo 31) ;
- d'autre part, les particules β , de 15 à 30 m μ de diamètre, dont la juxtaposition forme les rosettes. Mais les particules β ne sont pas toujours associées et peuvent rester plus ou moins dispersées dans les aires de glycogène. Il faut également souligner la similitude d'aspect et de taille entre les particules β et les ribosomes libres dans le hyaloplasme. Les grains de Palade peuvent en effet se grouper en amas, ressemblant aux particules β . Mais un traitement par la ptyaline fait disparaître le glycogène et conserve les ribosomes.

Les plages de glycogène peuvent être, soit libres dans le hyaloplasme de l'hyphe, soit séparées du hyaloplasme avoisinant par une membrane lisse, de 15 m μ environ d'épaisseur. La membrane de ces « vacuoles à glycogène » est bien préservée par la double fixation à la glutaraldéhyde et au tétroxyde d'osmium (photo 32).

2° DISCUSSION.

Depuis la publication de Huseman et Ruska (1940) concernant une structure supposée être du glycogène, vue en microscopie électronique, plusieurs études ont été faites sur l'ultrastructure de ce polysaccharide. Mais il a fallu attendre les travaux de Luft (1956), de Fawcett (1958), de Revel, Napolitano et Fawcett (1960) pour identifier les granules de glycogène par différentes techniques de microscopie électronique, puis ceux de Revel (1964) pour distinguer les granules de glycogène des ribosomes.

L'ultrastructure du glycogène a été décrite chez quelques champignons par Zalokar (1961), Delay (1966), Scannerini (1967) et Schrantz (1968). L'aspect infrastructural que nous avons observé chez le *Sporotrichum schenckii* est conforme aux descriptions données par ces auteurs et semblable à celui qu'a défini Drochmans pour le glycogène du foie du rat (1962). Mais Drochmans distingue en outre des structures filamenteuses γ , de 3 m μ . Ces particules ne sont observées que lorsqu'on opère à un pH inférieur à 3. Nous ne les avons jamais reconnues dans notre matériel, car nous avons toujours travaillé à un pH voisin de 7. Schrantz n'a pas non plus mis en évidence ces structures, quel que soit le grossissement utilisé, ce qui n'a rien d'étonnant lorsqu'on connaît les conditions précises de pH où l'on peut les observer.

Werner, Wright et Baker (1964), Foerster, Behrens et Airth (1965), Zalokar (1965), Hashimoto et Yoshida (1966) ont montré que le glycogène était distribué dans tout le cytoplasme des hyphes. Zalokar (1965) a observé que le glycogène est plus

abondant dans les portions adultes ou âgées du thalle qu'à proximité des apex de croissance des hyphes. Cela corrobore les observations que nous avons faites chez le *Sporotrichum schenckii*.

Certains auteurs ont montré que le glycogène pouvait se présenter sous des aspects très différents selon les conditions de fixation, de coloration et le milieu d'inclusion. Nous avons discuté ces problèmes techniques dans une précédente publication (M. Thibaut, M. Ansel et M. Larivière, 1970). Chez le *Sporotrichum schenckii*, nous avons toujours obtenu des images de glycogène, quel que soit le fixateur utilisé (permanganate de potassium, ou tétraoxyde d'osmium, ou glutaraldéhyde avec postfixation osmique), quelle que soit la température de la fixation (température du laboratoire ou + 4°) et quel que soit le milieu d'inclusion (épon 812 ou araldite). Nous pensons donc que la bonne conservation du glycogène doit dépendre de facteurs autres que la nature des fixateurs et du milieu d'inclusion ou que la température de la fixation.

D'autre part, Beaulaton (1964) a montré que des particules morphologiquement identiques à du glycogène peuvent s'accumuler dans certaines mitochondries des cellules sécrétrices d'*Antheraea*. Des observations analogues ont été faites par Tandler et Shipkey (1964), qui ont noté, dans la tumeur de Warthin, des petites vacuoles intramitochondriales, riches en agrégats de particules, qu'ils assimilent à du glycogène. Personne et André (1964), par des méthodes cytochimiques, ont démontré la nature glycogénique du contenu particulaire du dérivé mitochondrial dans les spermatozoïdes de Testacelle. Différents auteurs ont également identifié des particules β de glycogène dans certaines mitochondries : Ishikawa et Pei (1965) dans les cellules rétinienues du rat, Berthold (1966) dans les neurones de grenouille, Lentz (1966) dans les cellules endodermiques de l'hydre, Fain-Maurel (1966-1967) dans les cellules sécrétrices de la glande hypobranchiale de Ptéropodes thécosomes. Chez le *Sporotrichum schenckii*, nous n'avons fait aucune observation mettant en évidence l'accumulation intramitochondriale de glycogène. La présence de glycogène dans ces organites supposerait d'ailleurs que les mitochondries puissent acquérir les systèmes enzymatiques de synthèse des polysaccharides.

Berthold (1966) a remarqué dans certains neurones de grenouille que les plages de glycogène peuvent être, soit séparées du hyaloplasme avoisinant par une membrane lisse, soit libres dans le hyaloplasme. Beaulaton (1968) a fait des observations analogues dans la glande prothoracique d'*Antheraea pernyi*. Comme ces auteurs, nous avons mis en évidence des « vacuoles à glycogène » entourées d'une membrane chez le *Sporotrichum schenckii*, mais nous n'avons jamais observé que ces « vacuoles » chargées de glycogène « possèdent des reliquats de structures mitochondriales ».

Carasso (1960) a signalé le rôle de l'ergastoplasme dans l'élaboration du glycogène au cours de la formation du paraboloïde des cellules visuelles. Fain-Maurel (1967) a noté que des poches à glycogène se forment dans l'ergastoplasme de la glande hypobranchiale des Ptéropodes thécosomes, par un mécanisme d'invagination des membranes, qui perdent à ce niveau leurs ribosomes. Cet auteur a émis l'hypothèse que les membranes lisses invaginées pourraient intervenir dans le métabolisme du glycogène dans les citernes ergastoplasmiques. Berthillier, Morelis et Colobert (1969), travaillant

sur le foie du rat, ont imaginé que le glucose capté par la glucokinase serait directement transformé en glycogène au niveau même des membranes du réticulum endoplasmique. Dans les jeunes cellules de l'algue rouge *Lomentaria baileyana*, Bouck (1962) a observé que de petits grains d'amidon floridéen sont fréquemment situés entre les citernes adjacentes du réticulum endoplasmique.

Dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii*, nous n'avons jamais constaté que le glycogène soit associé aux membranes du réticulum endoplasmique. D'autre part, si le glycogène et l'amidon floridéen se colorent également en brun acajou par l'iode, l'infrastructure de ces deux composés est très différente.

C. — Corps myéliniques multilamellaires.

L'examen en microscopie électronique des hyphes végétatives du *Sporotrichum schenckii* nous a permis d'observer des structures myéliniques, aussi bien après double fixation à la glutaraldéhyde et au tétroxyde d'osmium qu'après fixation au permanganate de potassium. Ces corps particuliers, le plus souvent intracellulaires, ont été vus par différents auteurs dans les tissus végétaux et animaux.

1° OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Dans les hyphes jeunes du *Sporotrichum schenckii*, nous avons observé des enroulements de membranes concentriques, dont la forme est très variable. Ils peuvent être, en effet, arrondis ou elliptiques, ou tout à fait irréguliers dans leurs contours. Ils sont constitués d'une série de couches concentriques lamellaires, séparées par des espaces interlamellaires clairs (photo 33). Nous avons compté de trois à neuf lamelles

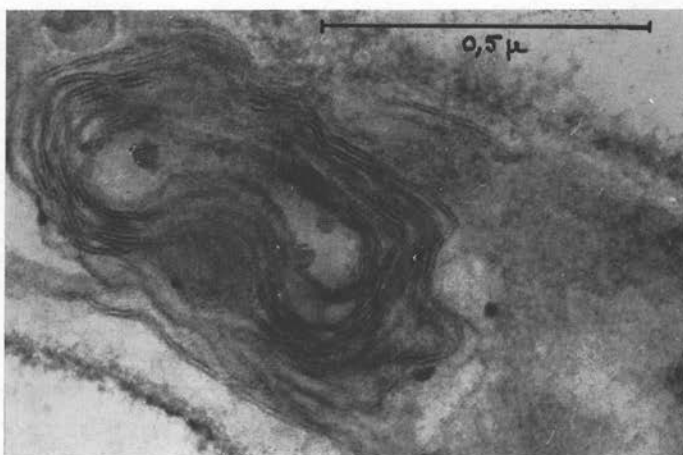


PHOTO 33. — Corps myélinique multilamellaire. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb

par corps myélinique. Ces lamelles peuvent fusionner par endroits. L'épaisseur de chaque lamelle varie de 5 à 10 μ , mais là où elles fusionnent elle peut atteindre 50 μ . Chaque lamelle est formée de deux feuillets, séparés par un espace clair « interfeuilletaire ». Le centre du corps multilamellaire est en général occupé par une substance amorphe, qui est relativement claire. La taille de ces organites est variable. Nous avons observé comme diamètres extrêmes 120 $\times$ 200 μ au minimum et 650 $\times$ 1.400 μ au maximum. Chez le *Sporotrichum schenckii*, nous avons noté des figures myéliniques, dans les vacuoles ou attenantes à elles, dans les mitochondries, et libres dans le hyaloplasme.

2° DISCUSSION.

Ces formations, cependant, ne contiennent pas de myéline. Le terme de corps myélinique est donc mauvais. Si ce nom leur a été donné, ce n'est pas à cause de leur composition, mais parce qu'ils évoquent l'enroulement de la cellule de Schwann, autour des axones, chez les vertébrés supérieurs. En fait, dans les corps myéliniques, on n'observe pas un enroulement semblable de lamelles, mais plutôt un emboîtement et un empilement comparables à celui des tuniques d'un bulbe d'oignon.

En microscopie optique, des figures d'« instabilité cytoplasmique », dont certaines sont apparentées aux corps multilamellaires, ont été décrites par M. Chadeffaud. Cet auteur a en effet observé, dans les cellules de diverses Phéophycées, notamment des *Dictyopteris* (1929), puis chez des Algues vertes filamenteuses des genres *Spirogyra*, *Microspora*, *Oedogonium* (1931-1935), des figures d'instabilité cytoplasmique, riches en lipides, en contact avec le suc vacuolaire ou le milieu ambiant, et ses dessins montrent que certaines d'entre elles sont vésiculeuses, et apparentées par leur aspect aux corps myéliniques. Ces vésicules à paroi mince, pouvant être emboîtées l'une dans l'autre, sont probablement des corps myéliniques très vésiculeux. D'autre part, M. Chadeffaud (1931) a remarqué chez un *Monas* des pseudopodes qu'il considère comme des équivalents de figures myéliniformes.

Aucune unité d'interprétation ne semble s'être faite, jusqu'à ce jour, sur le rôle exact des corps multilamellaires, examinés en microscopie électronique. Leur signification varie vraisemblablement selon les tissus et leurs états physiologiques. On les a interprétés comme des intermédiaires dans les métabolismes lipidique et glucidique (Cecio, 1964); des produits du remaniement de matériel lipoprotéique (Candiolo et Fillogamo, 1966), des corps précurseurs de nouvelles mitochondries (Lanzavecchia, 1960-1964, Pannese, 1965-1966), des produits de la dégénérescence des mitochondries (Novikoff, 1961; Svoboda et Higginson, 1963; Tandler et Novikoff, 1965; Desportes, 1966; Jurand et Yamada, 1967), la manifestation dans les mitochondries d'une inhibition enzymatique respiratoire (Yotsuyanagi, 1966), une hypertrophie des systèmes membranaires cytoplasmiques (Bassot, 1966), une dégénérescence cytoplasmique (Buvat et Coulomb, 1968), des artéfacts (Trump et Ericsson, 1965; Orrenius et Ericsson, 1966; Olah et Rohlich, 1966; Carr, 1967; Curgy, 1968). On pourrait peut-être aussi les comparer aux mésosomes des bactéries que quelques auteurs ont retrouvés chez des champignons (cf. chap. II, B, 2°).

Favard (1967) a montré la formation d'un corps myélinique à partir d'une sphérule lipidique. Pour Beaulaton (1967), une partie des figures myéliniques dériverait des vacuoles autolytiques, par isolement des systèmes lamellaires. Cet auteur a également émis l'hypothèse que la genèse des enroulements de membranes se ferait aux dépens de feuillettes empilés du réticulum endoplasmique perdant peu à peu leurs ribosomes.

Il convient de souligner que les différents auteurs qui ont décrit des corps lamellaires les signalent toujours dans des cellules jeunes. Chez le *Sporotrichum schenckii*, nous les avons observés dans la partie distale des jeunes hyphes. Ces structures pourraient donc être le reflet d'une synthèse trop rapide ou trop abondante de matériel lipoprotidique ou phospholipidique.

VI. Noyau.

Le noyau, découvert en 1833 par Brown, dans les cellules végétales, est un organite fondamental. D'une part, il permet la division de la cellule en deux cellules-filles ; d'autre part, il fournit l'information génétique nécessaire pour la synthèse des protéines cellulaires. Les détails structuraux des noyaux ont été précisés grâce aux coupes ultrafines examinées au microscope électronique. Cependant, l'apport de la microscopie électronique, dans l'étude de l'infrastructure du noyau, a été beaucoup moins spectaculaire que pour les ultrastructures cytoplasmiques.

A. — Observations personnelles.

Chez le *Sporotrichum schenckii*, nous n'avons pu faire d'observations que sur des noyaux quiescents. Ils sont arrondis ou ovoïdes, et montrent parfois des irrégularités minimes dans leurs contours. Dans les noyaux des hyphes âgées, nous avons pu noter des échancrures assez importantes de ces contours (photo 34). Ils occupent presque toute la largeur des hyphes. Leur ultrastructure est apparemment semblable à celle des noyaux des autres champignons, des plantes vertes et des animaux.

Comme chez tous les Eucaryotes, le noyau du *Sporotrichum schenckii* est limité par une double membrane (photos 35 et 36). Cette membrane est en réalité constituée par un système de deux « unit membranes » concentriques : une membrane externe qui porte des ribosomes, et une membrane interne lisse.

L'une et l'autre ont une épaisseur de 80 Å ; elles sont séparées par un espace clair de 200 à 300 Å. Elles se présentent chacune comme étant formée d'une couche médiane claire, de 30 Å d'épaisseur, encadrée par deux couches sombres, denses aux électrons, de 25 Å d'épaisseur, l'ensemble ayant une épaisseur de 80 Å.

De plus, dans certaines hyphes âgées, nous avons pu observer un décollement de la membrane nucléaire interne (photo 34).

L'enveloppe nucléaire est percée de pores mesurant environ 50 mμ, visibles sur les préparations fixées au permanganate de potassium ou au tétroxyde d'osmium, mais

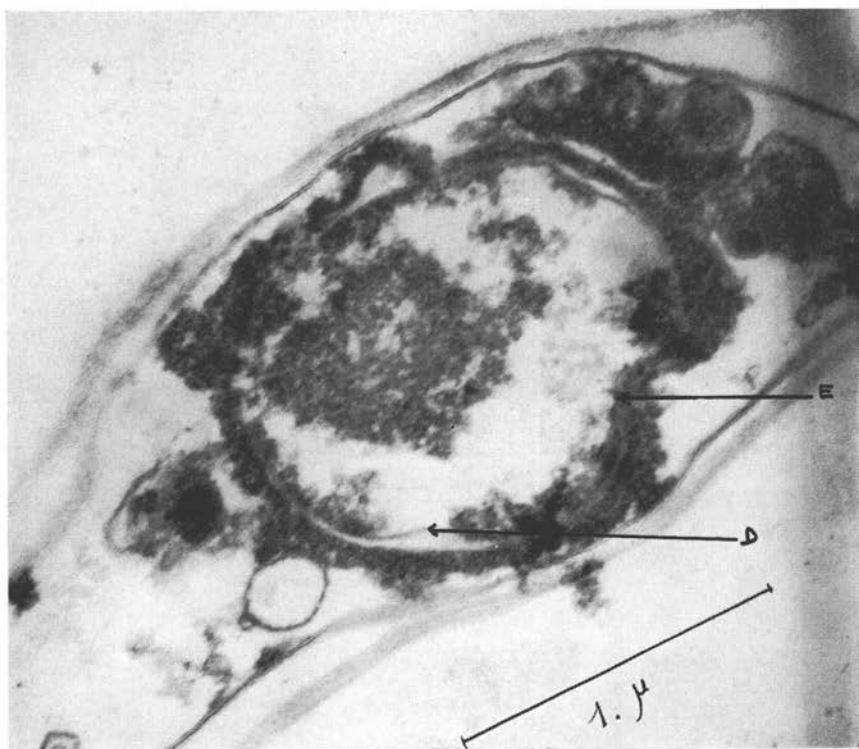


PHOTO 34. — Noyau âgé montrant une échancrure assez importante de son contour et un décollement de sa membrane interne. Fixation : glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation : acétate d'uranyle et citrate de plomb. E. : échancrure ; D. : décollement

non visibles sur celles fixées à la glutaraldéhyde et au tétroxyde d'osmium. Dans les jeunes hyphes, le nombre des pores est bien moindre que dans les hyphes adultes.

Le nucléoplasme a une structure peu différenciée. Cependant, nous avons pu y observer parfois des plages lipidiques (photo 35). Il n'est pas homogène. Après fixation osmique, la matrice du noyau est en effet finement granuleuse et ses granulations ont la même densité aux électrons que les particules observées dans la matrice cytoplasmique.

D'autre part, on y observe par endroits des amas plus denses aux électrons, qui pourraient correspondre à des amas de chromatine. Le noyau renferme, de plus, un nucléole volumineux, toujours placé de façon excentrique, près de l'enveloppe nucléaire. Le nucléole se présente comme une masse plus dense que la matrice du noyau et dont les granulations constitutives sont assez grosses. Il n'y a aucune membrane limitante autour du nucléole. Même dans les hyphes âgées ou dégénérantes, nous avons toujours pu observer le nucléole. Après fixation au permanganate de potassium, le noyau a des contours plus irréguliers et il est dépourvu de structure interne.

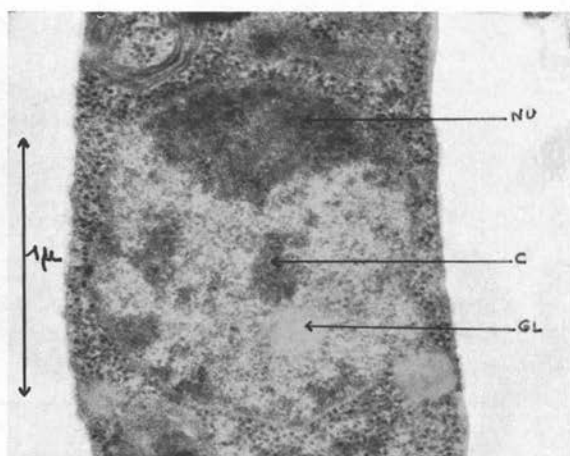


PHOTO 35. — Noyau limité par une double « unit membrane ». Noter le nucléole, des amas de chromatine et un globule lipidique dans le nucléoplasme. Fixation: glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb. N.U.: nucléole; C.: chromatine; G.L.: globule lipidique

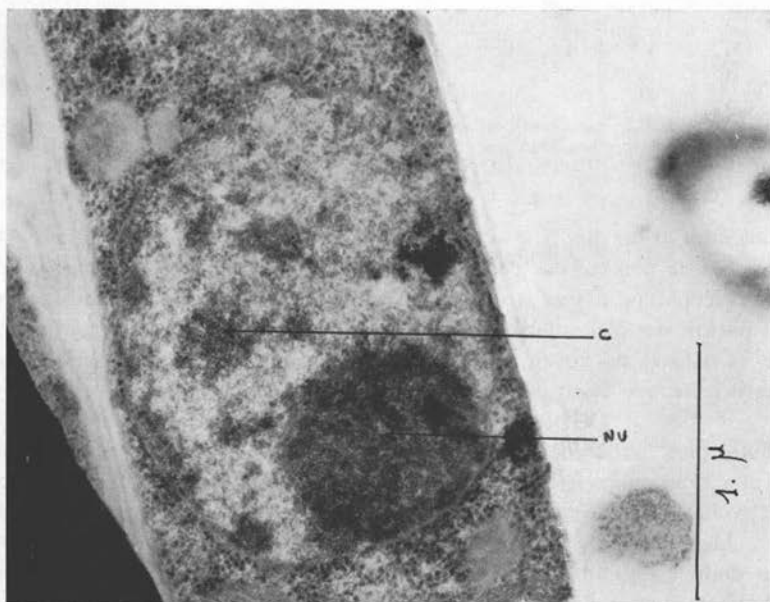


PHOTO 36. — Noyau typique. Noter le nucléole et la chromatine en amas. Fixation: glutaraldéhyde et tétroxyde d'osmium. Contrastation: acétate d'uranyle et citrate de plomb. N.U.: nucléole; C.: chromatine

B. — Discussion.

Les travaux de Hawker (1965) et de Robinow (1965) ont montré que les noyaux des cellules fungiques sont entourés d'une membrane. La continuité entre le réticulum endoplasmique et la membrane nucléaire, observée d'abord chez les animaux par Palade (1956) et Porter (1957), a été notée ensuite dans les cellules végétales par Mollenhauer (1959), Whaley et coll. (1959), Porter et Machado (1960), Marinos (1960) et Buvat (1961). Ce dernier auteur considère la membrane nucléaire comme une différenciation locale du réticulum endoplasmique. Dans les cellules fungiques, des rapports entre l'enveloppe nucléaire et le réticulum endoplasmique ont été montrés par Moor et Muhlethaler (1963), Moor et McAlear (1963), Peyton et Bowen (1963), Wells (1964-1965), Bracker (1966). Chez le *Sporotrichum schenckii*, du fait de la pauvreté du réticulum endoplasmique, nous n'avons pu faire d'observations concernant ses rapports éventuels avec la membrane nucléaire, mais nous avons cependant noté la présence de ribosomes, sur la membrane nucléaire externe. Les pores, dans l'enveloppe nucléaire des cellules fungiques, ont été décrits par Delay (1962-1966), Moor et Muhlethaler (1963), Peyton et Bowen (1963), Wells (1964), Carroll (1966), Bracker (1967), Reichle et Fuller (1967). Dans quelques échantillons fixés à la glutaraldéhyde et au tétroxyde d'osmium, étudiés par Grove (1965), Robinow et Marak (1965), Fawcett (1966), Westergaard et Von Wettstein (1966), les pores des noyaux fungiques apparaissent bouchés. Nous avons observé le même fait chez le *Sporotrichum schenckii*.

La présence du nucléole dans les noyaux fungiques, connue depuis très longtemps, a été signalée en microscopie électronique, d'abord dans les cellules du *Coccidioides immitis* par O'Hern et Henry (1956), puis dans celles de quelques espèces de champignons par Shatkin et Tatum (1959), Vitols, North et Linnane (1961), Tanaka (1962), Hawker et Abbott (1963), Tsukahara, Sato et Okada (1964), Delay (1966). Le nucléole a été décrit comme une aire dense aux électrons, non limitée par une membrane et proche de l'enveloppe nucléaire. Les différents auteurs ont observé que le nucléoplasme fungique était constitué d'un matériel finement granuleux (Tsukahara et Yamada, 1965; O'Hern et Henry, 1956). D'autres chercheurs (Berkaloff, Bourguet, Favard et Guinnebault, 1967) ont noté que l'on pouvait parfois y voir des particules de glycogène et des globules lipidiques. Ces faits corroborent ce que nous avons observé chez le *Sporotrichum schenckii*.

En Conclusion.

Nos recherches sur l'ultrastructure de la forme mycélienne du *Sporotrichum schenckii* nous ont permis de mettre en évidence un certain nombre de particularités :

- la complexité d'organisation des parois et des septa, montrant la présence de formations communes aux Septomycètes et aux Floridées ;
- un appareil synaptique, très proche de celui des Ascomycètes parfaits et de celui des Floridées ;

- l'existence de corps de Woronin, qui pourraient jouer un rôle dans la morphogénèse des parois ;
- la présence de nombreux lomasomes, formations non visibles en microscopie optique, à cause de leur très petite taille et du faible pouvoir séparateur du microscope photonique ; ces formations, qui rappellent parfois les mésosomes bactériens, pourraient avoir une fonction respiratoire et une fonction excrétrice ;
- la pauvreté du réticulum endoplasmique ;
- l'absence d'appareil de Golgi ;
- des mitochondries très polymorphes ;
- l'absence de lipides dans les apex des hyphes, car ils n'apparaissent que loin en arrière de l'extrémité distale, donc dans des cellules déjà vieilles ;
- la présence de glycogène, dont l'ultrastructure est très différente de celle de l'amidon floridéen ;
- des noyaux où le nucléole est toujours bien visible, quel que soit l'âge de la cellule.

Ces différentes données sur l'infrastructure du *Sporotrichum schenckii* apportent ainsi des éléments nouveaux pour sa taxinomie.

Bibliographie

- ALBERGONI (F.), 1964. — Processi di neoformazione di mitocondri nella cellula vegetale. *Giorn. Bot. ital.*, 243-251.
- ANSEL (M.), THIBAUT (M.) et TOURTE (Y.), 1969. — Les lomasomes du *Sporotrichum schenckii*. *Ann. Parasit. hum. et comp.*, 44, 797-810.
- AVELLANAS (L.), 1964. — *Diplôme d'Enseignement Supérieur*, Paris, inédit.
- BEAULATON (J.), 1964. — Sur l'accumulation intramitochondriale de glycogène dans la glande prothoracique du ver à soie du chêne *Antheraea pernyi* (Guér.) pendant les quatrième et cinquième stades larvaires. *C.R. Acad. Sc.*, 258, 4131-4141.
- , 1968. — Modifications ultrastructurales des cellules sécrétrices de la glande prothoracique de vers à soie au cours des deux derniers âges larvaires. II) Le glycogène, ses relations avec le chondriome et le réticulum endoplasmique. *J. Microsc.*, 7, 673-692.
- BERKALOFF (A.), BOURGUET (J.), FAVARD (P.) et GUINNEBAULT (M.), 1967. — *Biologie et physiologie cellulaire*, 1 vol., 322 p., Hermann éd., Paris.
- EERLIN (J. D.) et BOWEN (C. C.), 1964. — The host parasite interface of *Albugo candida* on *Raphanus sativus*. *Am. J. Botany*, 51, 445-452.
- BERTHILLIER (G.), MORELIS (P.) et COLOBERT (L.), 1969. — Mise en évidence de glycogène lié aux membranes des vésicules microsomiques de foie de rat. *C.R. Acad. Sci.*, 268, 1793-1794.

- BERTHOLD (C. H.), 1966. — Ultrastructural appearance of glycogen in the B-neurons of the lumbar spinal ganglia of the Frog. *J. Ultrastructure Res.*, 14, 254-267.
- BESSON (M.), 1967. — La fructification d'*Ascocybe grovesii* Wells au microscope électronique. *Bull. mens. de la Soc. Linnéenne de Lyon*, 36, 230-233.
- BOISSIÈRE (J.-C.), 1968. — La chitine chez quelques lichens. *Bull. Soc. Bot. de France, Mémoires*, 151-160.
- et BOISSIÈRE (M.-C.), 1968. — Structure du septum et de la paroi des hyphes de *Peltigera canina* (L.) Wild. *C.R. Acad. Sci.*, 267, 704-707.
- BOUCK (J. B.), 1962. — Chromatophore development, pits and other fine structure in the red alga *Lomentaria Baileyana* (Harv.) Farlow. *J. Cell. Biol.*, 12, 553-569.
- BUCKLEY (P. M.), SJAHLIN (V. E.) et SOMMER (N. F.), 1966. — Electronmicroscopy of *Botrytis cinerea* conidia. *J. Bact.*, 91, 2037-2044.
- BULLER (A. H. R.), 1933. — *Researches on fungi*, Longmans, Green et Co. éd., London.
- BUVAT (R.), 1957. — Relation entre l'ergastoplasme et l'appareil vacuolaire. *C.R. Ac. Sc.*, 245, 350-352.
- 1958. — Recherches sur les infrastructures du cytoplasme, dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Elodea canadensis*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 19, 121-161.
- 1959. — Sur la néoformation de mitochondries à partir du phragmoplaste, dans le méristème racinaire du blé. *C.R. Acad. Sci.*, 248, 1014-1017.
- 1960. — Origine et évolution du système vacuolaire dans la racine de *Triticum vulgare*; relation avec l'ergastoplasme. *C.R. Acad. Sci.*, 251, 3051-3053.
- 1968. — Diversité des vacuoles dans les cellules de la racine d'orge (*Hordeum sativum*). *C.R. Acad. Sci.*, 267, 296-298.
- et CARASSO (N.), 1957. — Mise en évidence de l'ergastoplasme (réticulum endoplasmique) dans les cellules méristématiques de la racine d'*Allium cepa* L. *C.R. Acad. Sci.*, 244, 1532-1534.
- et LANCE (A.), 1958. — Evolution des infrastructures de mitochondries au cours de la différenciation cellulaire. *C.R. Acad. Sci.*, 247, 1130-1132.
- et PUISSANT (A.), 1958. — Observations sur la cytodierèse et l'origine des plasmodemes. *C.R. Acad. Sci.*, 247, 233-236.
- et POUX (N.), 1961. — Observation de la trame fondamentale du hyaloplasme dans les cellules végétales différenciées. *C.R. Ac. Sci.*, 252, 2915-2917.
- BRACKER (C. E.), 1966. — Ultrastructural aspects of sporangiospore formation in *Gilbertella persicaria*. In *the Fungus spore*. Proc. symp. Colston Res. Soc. 18th Bristol, England, 1966, 39-60 (Madelin. M.F. éd., Butterworths, London).
- , 1967. — Ultrastructure of fungi. *Ann. Rev. Phyto-pathol.*, 5, 1967, 343-374, 179 refs.
- et WILLIAMS (C.), 1966. — Comparative ultrastructure of developing sporangia and asci in fungi. In *Electron-microscopy 6th Kyoto*, 1966, II, 307-8. (Maruzen Co., Tokyo).
- CAILLAT (M.), 1966. — *Diplôme d'Enseignement Supérieur*, Paris, inédit.
- CAMEFORT (H.), 1961. — Neoformation possible de dictyosomes et de mitochondries chez le

- proembryon coenocytique du *Pinus laricio* Poir (var. *austriaca*). *C.R. Acad. Sc.*, 253, 2744-2746.
- CARASSO (N.), 1960. — Rôle de l'ergastoplasme dans l'élaboration du glycogène au cours de la formation du paraboloïde des cellules visuelles. *C.R. Acad. Sc.*, 250, 600-602.
- CARROLL (G. C.), 1966. — A study of ascosporeogenesis in *Saccobolus kerverni* and *Ascodesmis sphaerospora*. *Doctoral thesis*, Univ. Texas, Austin, Texas.
- , 1967. — The fine structure of the ascus septum in *Ascodesmis sphaerospora* and *Saccobolus kerverni*. *Mycologia*, 1967, 59, 527-32.
- CHADEFAUD (M.), 1944. — *Biologie des champignons*, Gallimard éd., Paris.
- , 1952. — La leçon des Algues. In *Evolution et Phylogénie chez les végétaux*. Colloque international du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- , 1960. — Les Végétaux non vasculaires. Tome I du *Traité de Botanique* de M. Chadeffaud et L. Emberger. Masson éd., Paris.
- , 1962. — Sur quelques détails de l'organisation morphologique des parois cellulaires chez les Floridées filamenteuses. *Bull. Soc. Bot. de France*, 109, 148-156.
- , 1969. — Remarques sur les parois, l'appareil apical et les réserves nutritives chez les asques. *Osterr. Bot. Z.*, 116, 181-202.
- , 1969. — Données nouvelles sur la paroi des asques. *C.R. Acad. Sci.*, 268, 1041-1044.
- , 1969. — Une interprétation de la paroi des ascospores septées, notamment celles des *Aglaospora* et des *Pleospora*. *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 85, 145-157.
- CHAPMAN (J. A.), VUJICÉ (R.), 1965. — The fine structure of sporangia of *Phytophthora erythroseptica* Pethyb. *J. Gen. Microbiol.*, 41, 275-82.
- CRAWLEY (J. C. W.), 1965. — A cytoplasmic organelle associated with the cell walls of *Chara* and *Nitella*. *Nature*, 205, 200-201.
- DANGEARD (P.-A.), 1919. — La nature et le rôle du chondriome. *C.R. Acad. Sci.*
- DELAY (C.), 1962. — Observations sur l'infrastructure des jeunes hyphes du mycélium végétatif de *Podospora anserina*. *C.R. Acad. Sci.*, 254, 3737-3739.
- , 1963. — Observations inframicroscopiques sur le mycélium sénescant du *Podospora anserina*. *C.R. Acad. Sci.*, 256, 4721-4724.
- , 1966. — Etude de l'infrastructure de l'asque d'*Ascobolus immersus* Pers. pendant la maturation des spores. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 7, 361-420.
- DE BARY, 1887. — *Comparative morphology and biology of the fungi, mycetozoa and bacteria*, Clarendon Press, Oxford.
- DENISON (W. C.) et CARROLL (G. C.), 1966. — The primitive ascomycète : a new look at an old problem. *Mycologia*, 58, 249-269.
- DEROBERTIS (E. D. P.), NOWINSKI (W. W.) et SAEZ (F. A.), 1954. — *General cytology*, W. B. Saunders, Co, Philadelphia.
- DE VRIES (H.), 1885. — Plasmolytische studien über die Wand der Vakuolen. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 16, 465-598.
- DROCHMANS (P.), 1962. — Morphologie du glycogène. *J. Ultrastruc. Res.*, 6, 141-163.

- ECHLIN (P.), GODWIN (H.), CHAPMAN (B.), ANGOLD (R.), 1966. — The fine structure of poly-vesicular bodies associated with cell walls in the developing anthers of *Ipomoea purpurea* L. (Roth). *Electronmicroscopy. Proc. Intern. Congr. Electronmicroscopy 6th*, Kyoto, II, 317-18, Maruzen Co, Tokyo.
- EHRlich (M. A.) et EHRlich (N. G.), 1966. — Ultrastructure of the hyphae and haustoria of *Phytophthora infestans* and hyphae of *P. parasitica*. *Can. J. Botany*, 44, 1495-1509.
- EMBERGER (L.), 1927. — Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale. *Rev. Gen. Bot.*, 39, 420-448.
- FAIN-MAUREL (A.), 1966. — Localisations intramitochondriale et intracisternale de glycogène monoparticulaire. *C.R. Acad. Sci.*, 263, 1107-1110.
- , 1967. — Caractères infrastructuraux de la glande hypobranchiale des *Ptéroscopes*. *J. Microscopie*, 6, 599-616.
- , 1967. — Nouvelles observations sur la localisation du glycogène dans l'ergastoplasme. *C.R. Acad. Sci.*, 265, 126-129.
- FAWCETT (D. W.), 1966. — *An atlas of fine structure: the cell, its organelles and inclusions*, Saunders, Philadelphia, 448 p.
- FOERSTER (G. E.), BEHRENS (P. Q.) et AIRTH (R.), 1965. — Bioluminescence and other characteristics of *Collybia velutipes*. *Am. J. Botany*, 52, 487-495.
- FREY-WYSSLING (A.) et MÜHLETHALER (K.), 1965. — *Ultrastructural plant cytology* (Elsevier, Amsterdam, London and New York).
- GARNIER, 1897. — Les filaments basaux des cellules glandulaires. *Bibliographie anatomique*.
- GAY (J. L.) et 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. Colstom. Res. Soc. 18th*, Bristol, England, 95-108, Madelin M. F. Ed., Butterworths-London.
- GIRBARDT (M.), 1962. — Licht und elektronenoptische Untersuchungen an *Polystictus versicolor*. III) Änderung der Grundplasmatruckturen während der schnallen bildung. *Z. Naturg.*, 1962, 146, 49-53.
- , 1965. — Probleme der Struktur, Dynamik und Genese zytoplasmatischer Membranen. *Biol. Rundschau*, 4, 1-25.
- GROVE (S. N.), MORRÉ (D. J.) et BRACKER (C. E.), 1967. — Fine structure of the growth zone in hyphal tips of *Pythium ultimum*. *Am. J. Botany*.
- GUILLIERMOND (A.), 1938. — *Introduction à l'étude de la cytologie*, Hermann éd., 1938.
- , MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.), 1933. — *Traité de cytologie végétale*, Le François, éd.
- HANKS (J. H.), 1948. — The longevity of chick tissue cultures without renewal of medium. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 31, 235-260.
- HASHIMOTO (T.), YOSHIDA (N.), 1966. — Unique membranous system associated with glycogen synthesis in an imperfect fungus, *Geotrichum candidum*. In *6th intern. Congr. Electron. microsc.* Kyoto, Jap., 1966, II, Biol., Tokyo Maruzen Co.
- , 1963. — Fine structure of *Pythium debaryanum*. Hesse and its probable significance. *Nature*, 1963, 197, N° 4867, 618-19.

- HAWKER (L.), 1965. — Fine structure of fungi as revealed by electronmicroscopy. *Biol. Rev.*, 40, 52-92.
- et ABBOTT (P. M. C.), 1963. — Fine structure of the young vegetative hyphae of *Pythium debaryanum*. *J. Gen. Microbiol.*, 31, 491-4.
- et ABBOTT (P. M. C. V.), 1963. — An electron microscope study of maturation and germination of sporangiospores of two species of *Rhizopus*. *J. Gen. Microbiol.*, 32, 295-298.
- et —, 1963. — Fine structure of vegetative hyphae of *Rhizopus*. *J. Gen. Microbiol.*, 30, 401-408.
- , GOODAY (M. A.) et BRACKER (C. G.), 1966. — Plasmodesmata in fungal cell walls. *Nature*, 212, 635.
- HOHL (H. R.) et HAMAMOTO (S. T.), 1967. — Ultrastructural changes during zoospore formation in *Phytophthora parasitica*. *Am. J. Botany*.
- HUSEMAN (E.) et RUSKA (H.), 1940. — Die Sichtbarmachung von Molekulan des p. Jodenbenzoil-glycogens. *Naturwiss*, 28, 534.
- ISHIKAWA (T.) et PEI (Y. F.), 1965. — Intramitochondrial glycogen particles in rat retinal receptor cells. *J. Cell. Biol.*, 25, 402-407.
- KIRK (B. T.), SINCLAIR (J. B.), 1966. — Plasmodesmata between hyphal cells of *Geotrichum candidum*. *Science*, 153, 1646.
- LADEN (Edward L.), et ERICKSON (John O.), 1958. — Electron microscope study of *Epidermophyton floccosum*. *J. Invest. Dermatol.*, 31 (s.), 55-8, 7/58.
- LANCE (A.), 1958. — Infrastructure des cellules du méristème apical et des jeunes ébauches foliaires de *Chrysanthemum segetum* L. (Composées). *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 19, 165-202.
- LANZAVECCHIA (G.), 1964. — Problemi sull' origine dei mitocondri in « From molecule to cell ». *Symposium on electron microscopy*, Modena, Paolo Buffa Ed., Roma, C.N.R., 287-312.
- LENTZ (T. L.), 1966. — Intramitochondrial glycogen granules in digestive cells of *Hydra*. *J. Cell. Biol.*, 29, 162-167.
- LOWRY (J. R.) et SUSSMAN (A. S.), 1966. — Intrahyphal hyphae in « clock » mutants of « *Neurospora* ». *Mycologia*, 58, 541-548.
- LUCK (D. J. L.), 1963. — Formation of mitochondria in *Neurospora crassa*. A quantitative radio autographic study. *J. Cell. Biol.*, 16, 483-499.
- , 1965. — The influence of precursor pool size on mitochondrial composition in *Neurospora crassa*. *J. Cell. Biol.*, 24, 445-460.
- , 1965. — Formation of mitochondria in *Neurospora crassa*. A study based on mitochondrial density changes. *J. Cell. Biol.*, 24, 461-470.
- MANOCHA (M. S.), 1965. — Fine structure of the *Agaricus carpophore*. *Can. J. Botany*, 43, 1329-1333.
- MANTON (L.), 1961. — Plant cell structure. In *Contemporary botanical thought*, A. M. McLeod and L. S. Copley ed., Edinburgh.
- , 1961. — Some problems of mitochondrial growth. *J. Exp. Bot.*, 12, 421-429.
- MERCER (E. H.), 1961. — *Cells and cell structure*, London.

- MOORE (R. T.) et Mc ALEAR (J. H.), 1961. — Fine structure of mycota-5, Lomasomes, previously uncharacterized hyphal structures. *Mycologia*, 53, 194-200.
- et —, 1962. — Characterization of the Golgi dictyosome of the fungus *Neobulgaria pura*. In *5th internation. Congr. Electron Microsc.*, Philadelphia, Pa. II. Acad. Press., n° UU, 7, 2 p.
- et —, 1962. — Fine structure of mycota-7. Observations on septa of Ascomycètes and Basidiomycetes. *Amer. J. Bot.*, 49, 86-94.
- et —, 1963. — Fine structure of mycota-4. The occurrence of the Golgi dictyosome in the fungus *Neobulgaria pura* (Fr.) Petrak. *J. Cell. Biol.*, 16, 131-142.
- et —, 1963. — Fine structure of mycota-9. Fungal mitochondria. *J. Ultrastr. Res.*, 8, 144-153.
- MOOR (H.) et MÜHLETHALER (K.), 1963. — Fine structure in frozen etched yeast cells. *J. Cell. Biol.*, 17, 609-628.
- MÜHLETHALER (K.), 1958. — Die Entstehung des Vacuolen-systems in Pflanzenzellen. 4^e congrès internat. *Microsc. Electron.*, Springer ed., Berlin, 2, 491-494.
- , 1960. — Submikroskopische Morphologie. *Fortschr. Bot.*, 22, 49-54.
- NIEDERPRUEM (D. J.), 1965. — Carbohydrate metabolism-2. Tricarboxylic acid cycle. In *The fungi*, I, 269-300 (Ainsworth G. C., Sussmann A. S. Eds, Academic Press, New York).
- NOUGARÈDE (A.), 1964. — Evolution infrastructurale des chromoplastes au cours de l'ontogénèse des pétales chez le *Spartium junceum* L. (Papilionacées). *C.R. Acad. Sci.*, 258, 683-685.
- , GUERN (J.) et GRIGNON (C.), 1968. — Quelques particularités concernant l'édification des cloisons nouvelles dans les suspensions cellulaires obtenues à partir des cals du cambium d'*Acer pseudoplatanus*. *C.R. Acad. Sci.*, 266, 337-340.
- et PILLET (P.-E.), 1964. — Infrastructure des cellules du scutellum du *Triticum vulgare* Vill., au cours des premières phases de la germination. *C.R. Acad. Sci.*, 258, 2641-2644.
- OBERLING (C.), BERNHARD (W.), GAUTIER (A.) et HAGUENAU (F.), 1953. — Les structures basophiles du cytoplasme et leur rapport avec le cancer. *Presse Médicale*, 61, 719.
- O'HERN (E. M.) et HENRY (B. S.), 1956. — A cytological study of *Coccidioïdes immitis* by electron microscopy. *J. Bacteriol.*, 72, 632-645.
- PALADE (G. E.), 1952. — The fine structure of mitochondria. *Anat. Rec.*, 114, 427-451.
- PANNESE (E.), 1965. — Accrescimento espansivo dell' involucro nucleare incremento della massa del condriomo in neuroblast; Estratto da *Atti del V congresso italiano di microscopia elettronica*, Bologna, Tipografia del Seminaria di Padova, 183-188.
- , 1966. — Structures possibility related to the formation of new mitochondria in spinal ganglion neuroblasts. *J. Ultrastructure. Res.*, 15, 57-65.
- PERSONNE (P.) et ANDRÉ (J.), 1964. — Existence de glycogène mitochondrial dans le spermatozoïde de la Testacelle. *J. Microscopie*, 3, 643-650.
- PEYTON (G. A.) et BOWEN (C. C.), 1963. — The host parasite interface of *Peronospora manshurica* on *Glycine max*. *Amer. J. Botany*, 50, 787-797.

- PORTER (K. R.), 1957. — The submicroscopic morphology of protoplasm. *Harvey lectures*, 51, 175-228.
- et MACHADO (R. D.), 1960. — Studies on the endoplasmic reticulum. IV. Its form and distribution during mitosis in cells of onion root tip. *J. Biophys. Biochem., Cytol.*, 7, 167-180.
- POUX (N.), 1961. — Observations sur les rapports des vacuoles avec les structures réticulaires du cytoplasme. *C.R. Ac. Sc.*, 253, 2395-2397.
- , 1962. — Nouvelles observations sur la nature et l'origine de la membrane vacuolaire des cellules végétales. *J. Microscopie*, 1, 55-66.
- , 1963. — Sur la présence d'enclaves cytoplasmiques en voie de dégénérescence dans les vacuoles des cellules végétales. *C.R. Acad. Sc.*, 257, 736-738.
- RAMUS (J.), 1969. — Pit connection formation in the red alga *Pseudogloioophloe*. *J. Phycol.*, 5, 57-63.
- REICHLE (R. E.) et ALEXANDER (J. V.), 1965. — Multiperforate septations, Woronin bodies, and septal plugs in *Fusarium*. *J. Cell. Biol.*, 24, 489-497.
- et FULLER (M. S.), 1967. — The fine structure of *Blastocladiella emersonii* zoospores. *Am. J. Botany*, 54, 81-92.
- REVEL (J.-P.), 1964. — Electron microscopy of glycogen. *J. Histochem. Cytochem.*, 12, 104-114.
- , NAPOLITANO (L.) et FAWCETT (D. W.), 1960. — Identification of glycogen in electron micrographs of thin tissue sections. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 8, 575-589.
- ROBERTSON (J. D.), 1962. — The membrane of the living cell. *Sci. American reprint*, n° 110.
- , 1959. — The ultrastructure of cell membranes and their derivatives. *Biochem. Soc. Sympos.*, 16, 3-43.
- ROBINOW (C. F.) et BAKERSPIGEL (A.), 1965. — Somatic nuclei and forms of mitosis in fungi. In *The Fungi*, I, 119-42. (Ainsworth G. C., Sussman A. S., Eds, Academic Press. New York.
- et MARAK (J.), 1965. — A fiber apparatus in the nucleus of the yeast cell. *J. Cell. Biol.*, 29, 129-151.
- SCANNERINI (S.), 1967. — Un particolare sistema di membrane e lomasomi in *Agaricus campester* Fr. var. *bisporus*. *Caryologia*, 20, 115-133.
- SCHRANTZ (J. P.), 1964. — Etude au microscope électronique des synapses de deux Discomycètes, *Peziza aurantia* Pers. ex. Fr. et *Ciliaria hirta* (Schum) Boudier. *C.R. Acad. Sc.*, 258, 3342-3344.
- , 1967. — Présence d'un aster au cours des mitoses de l'asque et de la formation des ascospores chez l'Ascomycète *Pustularia cupularis* L. Fuck. *C.R. Ac. Sc.* 1967, 264, 1274-77.
- , 1968. — Ultrastructure et localisation du glycogène chez l'Ascomycète *Galactinia plebeia* Le Gal. *Rev. Cytol. et Biol. veg.*, 31, 151-154.
- , 1970. — Etude cytologique, en microscopie optique et électronique, de quelques espèces d'Ascomycètes. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét.* (à paraître).
- SHATKIN (A. J.) et TATUM (E. L.), 1959. — Electron microscopy of *Neurospora crassa* mycelia. *J. Biochem. Biophys. Cytol.*, 6, 423-426.

- SITTE (P.), 1958. — Die Ultrastruktur von wurzelmeristemzellen der Erbse (*Pisum sativum*). *Protoplasma*, 49, 447-552.
- , 1961. — Die submikroskopische Organisation der Pflanzenzelle. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 74, 177-206.
- SHATLA (M. N.), YANG (C. Y.) et MITCHELL (J. E.), 1966. — Cytological and fine structure studies of *Aphanomyces euteiches* *Phytopathology*, 56, 923-28.
- SJÖSTRAND (F. S.), 1953. — Electron microscopy of mitochondria and cytoplasmic double membranes. Ultrastructure of rod-shaped mitochondria. *Nature*, 171, 30-31.
- , 1963. — A comparison of plasma membrane, cyto-membranes and mitochondrial membrane elements with respect to ultrastructural features. *J. Ultrastruct. Res.*, 9, 561-580.
- SWANSON (C. P.), 1960. — *The cell*, New Jersey, U.S.A.
- TANAKA et YANAGITA, 1963. — Electron microscopy on ultra thin sections of *Aspergillus niger*. I. Fine structure of hyphal cells. *J. Gen. Appl. Microbiol.*
- TANDLER (B.) et SHIPKEY (F.), 1964. — Ultrastructure of Warthin's tumor. I. Mitochondria. *J. Ultrastructure Res.*, 11, 292-305.
- THIBAUT (M.), 1969. — Les pseudo-synapses dans la forme mycélienne du *Sporotrichum schenckii* (Hetkoen et Perkins, 1900). *Ann. Parasit. Hum. et Comp.*, 44, 811-820.
- , 1970. — Ultrastructure de la paroi et des septa dans les hyphes du *Sporotrichum schenckii* (Hetkoen et Perkins, 1900). *Ann. Parasit. Hum. et Comp.*, 45, 139-145.
- , 1970. — Ultrastructure des corps myéliniques chez le *Sporotrichum schenckii*. *Ann. Paras. Hum. et Comp.* (à paraître).
- , ANSEL (M.) et LARIVIÈRE (M.), 1970. — Aspects cytologiques de quelques éléments du métabolisme chez un *Sporotrichum*. *Ann. Paras. Hum. et Comp.*
- TSUKAHARA (T.), SATO (A.) et OKADA (R.), 1964. — Electron microscopic studies on the cytological structure of *Trichophyton mentagrophytes*. *Japan. J. Microbiol.*, 8, 83.
- et YAMADA (M.), 1965. — Cytological structure of *Aspergillus niger* by electron microscopy. *Japan. J. Microbiol.*, 9, 35-48.
- VITOLS (A.), NORTH (R. J.) et LINNANE (A. W.), 1962. — Studies on the oxydative metabolism of *Saccharomyces cerevisiae*. I. Observations on the fine structure of the yeast cell. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 2, suppl. 221-228.
- WAHRlich, 1893. — *Zur Anatomie der Zelle bei Pilzen und Fadenalgen*. Scripta Bot. Hortae Univ. imperialis Petropolitanae, 4, 101-155.
- WELLS (K.), 1964. — The basidia of *Exidia nucleata*. I. Ultrastructure. *Mycologia*, 56, 327-341.
- , 1965. — Ultrastructural features of developing and mature basidia and basidiospores of *Schizophyllum commune*. *Mycologia*, 57, 236-261.
- WERNER (H. J.), WRIGHT (P.) et BAKER (R. D.), 1964. — Electron microscope observations of *Rhizopus rhizopodiformis*. *J. Gen. Microbiol.*, 37, 205-207.
- WESTERGAARD (M.) et VON WETTSTEIN (D.), 1966. — Studies on the mechanism of crossing over, 3, on the ultrastructure of the chromosomes in *Neotitella rutilans* (Fr.) Dennis. *C.R. Trav. Lab. Carlsberg*, 35, 261-286.

- WHALEY (W. G.), MOLLENHAUER (H. H.) et LEECH (J. M.), 1960. — The ultrastructure of the meristematic cell. *Am. J. Botany*, 47, 401-420.
- WICKER (M.), 1962. — Le mycélium et les périthèces dans une souche de la sordariale *Pleurage minuta* (Fuck) Ktze. *Bull. Soc. Mycol. de France*, 78, 291-326.
- WILLIAMS (P. H.) et 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, 401-4.
- ZACHARIAH (K.) et FITZ-JAMES (P. C.), 1967. — The structure of phialides in *Penicillium claviforme*. *Can. J. Microbiol.*, 13, 249-56.
- ZALOKAR (M.), 1960. — Cytochemistry of centrifuged hyphae of *Neurospora*. *Exp. Cell. Res.*, 19, 114-132.
- , 1961. — Electron microscopy of centrifuged hyphae of *Neurospora*. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 9, 609-617.
- , 1965. — Intégration of cellular metabolism. In *The Fungi*, I, 377-426, Ainsworth (G. C.), Sussman (A. S.), Eds Academic Press New York.
-