



# TRAVAUX MYCOLOGIQUES

dédiés à

R. KÜHNER

Numéro spécial du Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon  
43<sup>e</sup> année ————— Février 1974

# RELATIONS ENTRE ULTRASTRUCTURE ET FONCTION LORS DE LA DIFFÉRENCIATION APICALE D'HYPHES FONGIQUES SPOROGÈNES

par Gilbert TURIAN

Résumé. — L'apex des hyphes sporogènes présente comme caractéristique générale, une uniformisation de son contenu cytoplasmique faisant suite à la disparition de l'organisation polarisée précédemment maintenue par répression catabolique dans l'apex végétatif.

Chez *Neurospora*, cette réorganisation apicale prooxydative se manifeste par la présence de mitochondries jusque dans les bourgeons proconidiogènes. Des conditions gluconéogènes de conidiation anticipée (microcycle) ou de régression fermentative en formes levures sont décrites.

Chez *Allomyces*, les traitements proglycolytiques préviennent les différenciations gamétogène ou zoosporogène et peuvent même conduire à une croissance apolaire avec diversion rhizoïdogène.

Summary. — The apex of sporogenous hyphae has the general characteristic of an uniformization of its cytoplasmic content following the disappearance of the polarized organization precedingly maintained in the vegetative apex by catabolite repression.

In *Neurospora*, such a prooxidative, apical reorganization is marked by the presence of mitochondria even in the proconidiogenous buds. Gluconeogenic conditions of anticipated conidiation (microcycle) or of fermentative regression into yeast forms are described.

In *Allomyces*, proglycolytic treatments prevent gametogenic or zoosporogenic differentiations, and can even lead to apolar growth with rhizoidogenic diversion.

Chez les Champignons filamenteux, la croissance apicale est de règle ainsi que l'ont déjà montré les travaux des mycologues pionniers, tels que REINHARDT (1892), TERNETZ (1900) et SMITH (1924). Cette limitation de l'élongation des hyphes au niveau de leur apex, s'est trouvée récemment confirmée (ROBERTSON, 1968), en particulier par des techniques d'immunofluorescence (MARCHANT et SMITH, 1968) et d'ingénieuses expériences d'autoradiographie d'hyphes ayant poussé en présence de précurseurs radioactifs des matériaux de parois tels que chitine ou glucane. C'est ainsi que l'incorporation de l'acétyl-glucosamine tritiée s'est trouvée limitée topocytologiquement à la zone apicale des hyphes de *Mucor* ou de *Pythium* (BARTNICKI-GARCIA et LIPPMAN, 1969) ou d'*Aspergillus* (KATZ et

ROSENBERGER, 1971) de même que celle du glucose tritié chez *Rhizopus* (GOODAY, 1971).

Une base ultrastructurale a pu être donnée aux faits d'ordre physiologique avec la mise en évidence d'un corps particulier à l'ultime apex hyphal, et dénommé pour cette raison « Spitzenkörper », chez divers Basidiomycètes (BRUNSWIK, 1924) et en particulier *Polystictus versicolor* (GIRBARDT, 1957). La microscopie électronique a résolu le corps en un agrégat de petites vésicules présent chez les Septomycètes (GIRBARDT, 1969) et remplacé par un groupe de vésicules dispersées chez les Phycomycètes (GROVE et BRACKER, 1970).

L'intérêt fonctionnel de ces structures c'est qu'elles contiennent les substrats et précurseurs des matériaux de parois qu'elles transportent dans leur déplacement acropète et déversent au travers de la membrane plasmique au contact du réseau microfibrillaire en extension à l'ultime apex.

S'il est prévisible, et démontré dans quelques cas, que les enzymes de synthèse tels que glucane et chitine synthétases, se trouvent localisées au niveau interne de la paroi de l'ultime apex, il doit aussi se trouver sur son pourtour des enzymes hydrolytiques tels que glucanase dont on sait qu'elles contribuent aux nécessaires coupures de liaisons des polymères en place, permettant ainsi l'insertion des nouveaux monomères assurant l'allongement des chaînes polysaccharidiques. C'est ce qui a été décelé dans la paroi en extension du jeune bourgeon de la levure *Saccharomyces* (JOHNSON, 1968, voir CORTAT et coll., 1972) et qui peut être transposé avec sécurité au cas homologue de l'ultime apex hyphal (voir discussion dans TKACZ et LAMPEN, 1972).

La paroi n'est pas seule en cause dans l'élongation de l'apex, le cytoplasme doit suivre et cela implique une synthèse continue de nouvelles protéines. ZALOKAR (1959 a) a montré que pour assurer le rythme rapide de l'élongation hyphale de *Neurospora* (100  $\mu$ /min. à 35° C) il faut compter sur un apport par transport de protéines distales (jusqu'à 12 mm), le doublement synthétique des protéines n'intervenant que toutes les 2 heures.

L'apex hyphal apparaît comme fortement basophile et est riche en ribosomes (ZALOKAR, 1959 b). Les mitochondries qui, au travers de la chaîne oxydative terminale, devraient assurer une massive fourniture énergétique (ATP), sont par contre situées en position subapicale ainsi que le révèle la localisation intrahyphale de la cytochrome oxydase (ZALOKAR, 1959 b; TURIAN, 1970 a) et l'ont confirmé les études ultrastructurales (voir plus haut). Cela suggère déjà que l'énergétique synthétique de l'ultime apex peut être dérivée de processus autres que respiratoires, à savoir fermentaires aérobies voire semi-anaérobies.

Cette conception (TURIAN, 1970 a) est renforcée par l'observation de la croissance élongative des hyphes végétatifs de nombreux champignons, même dans des conditions d'anaérobiose assez poussée; c'est ainsi que le Phycomycète *Allomyces* et l'Ascomycète *Neurospora* continuent à ne s'allonger que végétativement en tension partielle d'O<sub>2</sub> de 5-10 mm de pression de Hg (TURIAN, 1970 a); TABAK et COOKE (1968) ont résumé nos connaissances relatives à la résistance des Champignons à l'absence d'oxygène et citent le cas de *Fusarium* capable de croître en anaérobiose presque totale.

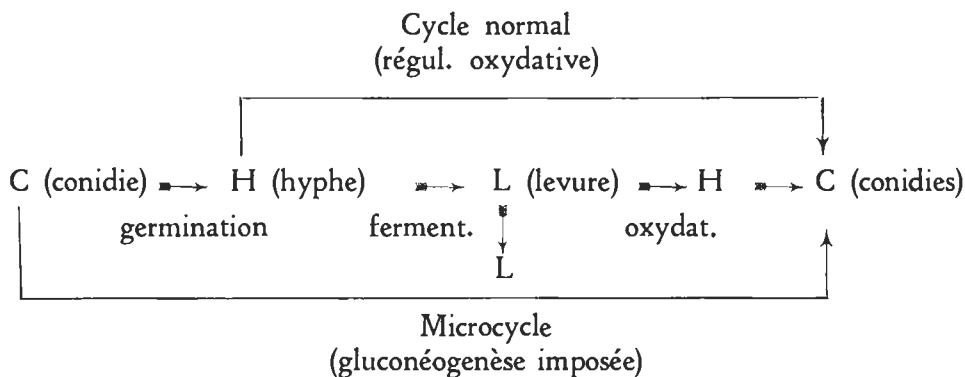
Dans tous ces exemples, l'analogie déjà structurale mais aussi fonctionnelle entre l'apex fongique en extension et le bourgeon de levure en émergence et expansion, se marque nettement et l'on touche au problème fondamental de la signification fonctionnelle de la forme fongique élémentaire tel qu'il est ressorti des multiples études de dimorphismes (ROMANO, 1966) ouverte par les observations de PASTEUR (1876) sur la forme levure des *Mucor* et *Aspergillus* et développée en particulier par l'école de NICKERSON et BARTNICKI-GARCIA (1964, 1968).

En accroissant le degré d'anaérobiose en présence d'une abondante source sucrée, l'on fait régresser la forme hyphale qui finit par se réduire en levure. La polarité structuro-fonctionnelle organisée du long cylindre hyphal est progressivement télescopée et confondue dans l'ovoïde de levure qui ne pose plus le problème du maintien d'une délicate balance régulatrice entre un ultime apex fermentaire et une zone sous-apicale à prédominance respiratoire.

La vraie levure Protoascale bourgeonnante telle que *Saccharomyces cerevisiae* se présente cependant sous sa forme naturelle, bien que régressive, ce que témoigne sa faculté de sporuler au travers du processus de régulation respiratoire et gluconéogénique (rôle de l'acétate). Pour les champignons normalement filamenteux tels que *Mucor* ou *Aspergillus*, la forme levure n'est qu'une pure régression d'organisation structuro-fonctionnelle et la récupération de la forme reproductive, sporulée, passe par celle de la forme hyphale dont seule la polarité fermento-respiratoire constitue le prémice à une régulation respiratoire, initiatrice de la différenciation sporogène. En d'autres termes, seules des levures considérées mycologiquement comme telles peuvent opérer une régulation directe et, en passant de l'état fermentaire à la respiration, peuvent sporuler en ascospores (MILLER et HOFFMAN-OSTENHOF, 1964) ou exceptionnellement différencier des conidies (KENDRICK, 1971), ce qui peut être le fait de levures connues comme étant à métabolisme oxydatif exclusif (à l'instar des *Rhodotorula* = *Rhodosporium*, etc.). Chez les organismes fongiques dimorphiques, l'on peut plutôt parler de trimorphisme lorsque l'on considère la potentialité

sporogène de l'apex hyphal. C'est ce que nous avons proposé pour le cas de *Neurospora* dont un traitement fermentogène au phénéthylalcool le réduit en formes levures (TURIAN, PEDUZZI et LINGAPPA, 1972), le faisant ainsi ressembler aux mutants morphologiques levuriformes par lésion génétique comme l'est le mutant appelé en conséquence amycélien (amyc). Nous avons effectivement mis en évidence que ce dernier n'était que conditionnellement aconidien ; c'est ainsi qu'il peut récupérer sa faculté conidiogène, sur un milieu acétate-succinate, au travers d'une régularisation hyphale, en d'autres termes d'une restandardisation polarisée interne, préalable nécessaire à la régulation métabolique oxydative initiatrice de la différenciation apicale en conidies (TURIAN, OULEVEY et CONIORDOS, 1971). Enfin, la gluconéogenèse imposée par culture en milieu acétate, en conditions de violente agitation, conduit *Neurospora crassa* à la production anticipée de nouvelles conidies sur celles de l'inoculum (Fig. 1) ; il s'agit là d'un développement microcyclique.

C'est dire que l'on peut proposer la séquence végétative asexuelle morphogénétique suivante chez *Neurospora* :



Ces observations peuvent être considérées comme base d'étude généralisée de la différenciation apicale chez les divers champignons filamenteux,

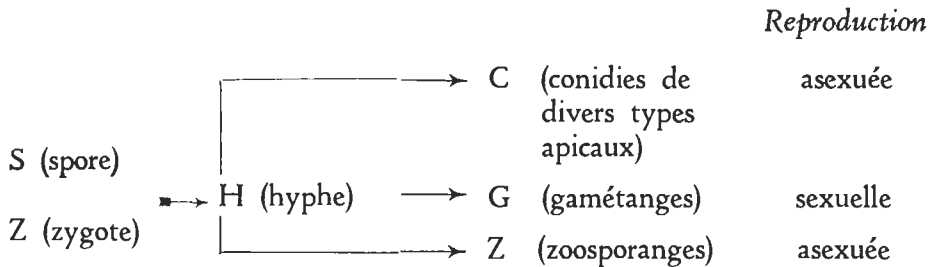
Fig. 1. — Germination conidiogène ou développement microcyclique de *Neurospora crassa* cultivé 3 jours sous agitation violente en milieu acétate. In vivo. G × 400.

Fig. 2. — Proconidiogenèse de *Neurospora crassa*.

Proconidie terminale et bourgeon de la prochaine dans lequel deux mitochondries (m) sont déjà engagées. Fixation glutaraldéhyde-OsO<sub>4</sub>, micrographie électronique (Mme N. OULEVEY). G × 24.500.

Angle inférieur droit, extrémité de chaînette proconidienne colorée au réactif de Nadi. G × 500.

Phycomycètes et Septomycètes, en adoptant le code suivant tenant compte des divers types de reproduction et du polymorphisme fongique.



Après avoir complété notre présentation de ce que l'on sait encore sur le premier cas (H → C), bien illustré par *Neurospora*, nous prendrons un exemple des autres différenciations réalisées par le Phycomycète aquatique *Allomyces* présentant l'alternative H → G ou H → Z selon sa phase de développement, gamétophytique ou sporophytique.

### I. Système *Neurospora*.

L'ultime apex des hyphes végétatifs de *N. crassa* et *N. sitophila* est restrictif et ne contient que de petites vésicules dont une majorité agrégées en « Spitzenkörper », d'autres en situation d'exopinocytose alors que les premières mitochondries sont visibles en retrait de quelques microns. En condition de milieux favorables au métabolisme glycolytique des hyphes, la zone restrictive, amitochondrienne est plus étendue. Cette extension apparaît contrôlée par le taux de glucose en milieu ammoniacal M (TURIAN, 1972) et des grains mitochondriens positifs à la réaction dite de Nadi, révélant l'activité de la cytochrome oxydase, n'apparaissent pas avant 10 µ au-dessous de l'apex d'hyphes s'allongeant en milieu M à 2 % de saccharose (voir Fig. 7 b, TURIAN et BIANCHI, 1971).

Nous venons d'interpréter l'effet de maintien de la phase hyphale végétative chez *N. crassa* en présence de doses élevées de sucre (sucrose, TURIAN 1970 a; glucose, TURIAN 1972) comme correspondant à l'expression morphologique d'un effet de répression métabolique (« catabolite-repression ») ou effet glucose de Crabtree s'exerçant sur le métabolisme oxydatif et entraînant une prévention de développement des mitochondries au niveau apical extrême; celui-ci et tant que le milieu offre un taux de sucre suffisant doit en effet accumuler le sucre exogène et en faire à la fois une intense utilisation métabolique (glycolyse alcoologène chez *N. crassa*,

WEISS et TURIAN, 1966; lacticogène chez *Allomyces*, voir II) et une diversion néosynthétique comme unités polysaccharidiques de paroi (GOODAY, 1971). Sur le milieu appauvri en sucre, soit par faible offre initiale (glucose 0.2 % p. ex.) ou par suite de sa rapide consommation (3-4 jours pour 2 % sucrose, OULEVEY et TURIAN, 1968), il doit donc apparaître une dérépression catabolique au niveau de l'apex et le métabolisme oxydatif désormais permissif autorise l'actualisation de l'information génétique conidiogène.

Le premier signe prémorphologique de cette dérépression est l'apparition de mitochondries dans l'ultime apex de l'hyphe en transition reproductive (TURIAN et coll., 1970); le changement métabolique déterminé par l'envahissement de l'apex par ces éléments oxydatifs, suite à leur migration et/ou leur division devenues permissives dans la zone antérieurement restrictive, s'accompagne d'un arrêt de l'élongation hyphale et correspond à une inhibition apicale.

De plus, des observations préliminaires suggèrent que les mitochondries nouvellement développées sont plus gonflées que celles des hyphes végétatifs, un contraste que nous avons déjà noté entre les hyphes à mitochondries contractées et denses sur milieu mycéliogène M et celles des hyphes conidiogènes du milieu nitrate C (WEISS et TURIAN, 1966; DEL VECCHIO et TURIAN, 1968). L'arrêt d'élongation conduit dans la plupart de nos observations récentes à un gonflement plus ou moins accusé de l'apex, ce gonflement pouvant correspondre à la formation de la première proconidie selon notre Fig. 2; en effet cette première forme gonflée devenue proconidie ne tarde pas (en 2-10 minutes selon les conditions) à en bourgeonner une deuxième (TURIAN et BIANCHI, 1971, 1972).

Le premier gonflement proconidiogène s'amorce par un épaississement significatif du pourtour de l'apex reproducteur (observations inédites avec M. CORTAT); cela pourrait correspondre à un gonflement et une plasticisation de la zone matricielle de la paroi, préalables à l'expansion de l'ensemble de l'apex devenant dès lors un ovoïde proconidiogène par néosynthèse d'éléments de paroi et de cytoplasme. Dans ce cas, la nouvelle proconidie s'annonce par un épaississement localisé à l'apex de la précédente; la sorte de papille formée (TURIAN et BIANCHI, 1971) est annonciatrice d'un bourgeon proconidiogène (Fig. 2) paraissant se former initialement par distension « plastifiée » de la papille suivie de nouvelle synthèse d'éléments de paroi et de cytoplasme proconidien. Fait capital, les mitochondries s'engagent immédiatement dans le bourgeon (Fig. 2) ce qui révèle clairement le changement au métabolisme oxydatif et son rôle inducteur dans la première phase de la conidiogénèse.

Le processus de bourgeonnement proconidiogène, en fait une blastosporenèse répétée (TURIAN et BIANCHI, 1972), est très sensible à l'effet des inhibiteurs chimiques, tant de la synthèse de l'ARN par le fluoro-uracil (TURIAN 1970 b) ou l'actinomycine D (TOTTEN et HOWE, 1971) que de la synthèse des protéines par la cycloheximide (UREY, 1971; KENNY et TURIAN, 1971). La séquence s'arrête après formation d'une dizaine de proconidies, véritables blastoconidies qui ne s'individualiseront en conidies (macro-) du type *Monilia* qu'après septation, phénomène requérant l'insaturation d'une deuxième phase métabolique, gluconéogène celle-ci.

## II. Système *Allomyces*.

L'ultime apex hyphal d'*Allomyces arbusculus* est dépourvu de mitochondries et l'on y distingue surtout de petites vésicules et un plasmalemme ondulé (TURIAN et OULEVEY, 1971). Il présente des qualités réductrices à l'égard de colorants rédox tels que bleu de méthylène et thionine (TURIAN, 1958). Comme les moisissures du genre *Allomyces* sont physiologiquement caractérisées par une forte homo-fermentation lactique (INGRAHAM et EMERSON, 1954; TURIAN, 1960) par activité réductrice d'une D-lactate déshydrogénase ou D-LDH (PUROHIT et TURIAN, 1972), l'on est tenté de

---

Fig. 3. — Couples gamétangiaux d'*Allomyces macrogynus* fixés au formol 10 % neutralisé et colorés au bleu de toluidine à pH acide.

Noter la basophilie accrue du gamétange subapical femelle, au stade granulaire (à gauche, G  $\times$  125) et au stade d'agrégation ribosomique et clivage des prégamètes (à droite, G  $\times$  500).

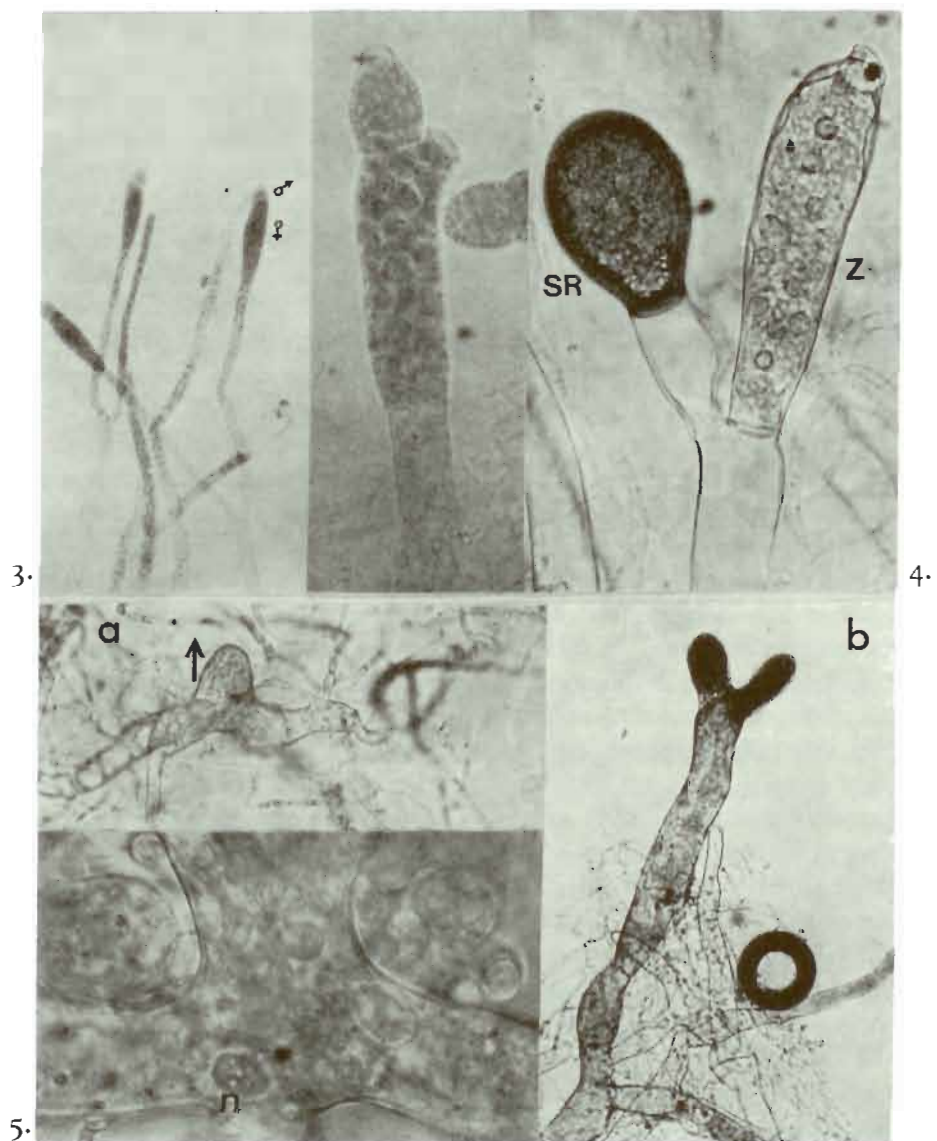
Fig. 4. — Différenciation sporangiale d'*Allomyces macrogynus* cultivé 10 jours sur milieu synthétique à l'asparagine. Sporange de résistance (SR) et zoosporange (Z) fixés à l'alcool-formol et colorés au bleu de toluidine dilué. G  $\times$  750.

Fig. 5. Perturbations de la morphogenèse hyphale du sporophyte d'*Allomyces macrogynus*.

a. Plantules à « tronc » hyphal abortif (flèche) et excès de rhizoïdes (r) après 12 jours de culture à 25° C en milieu synthétique de Machlis contenant  $H_3BO_3$  M/300. G  $\times$  250.

A plus fort grossissement (G  $\times$  1000), zone pluripolaire à noyaux et nucléoles (n) géants colorés au vert de méthyle acétique.

b. Plantule à croissance hyphale polarisée mais limitée, obtenue aussi après 12 jours de culture en milieu synthétique de Machlis contenant  $H_3BO_3$  M/300 mais enrichi d'asparagine  $10^{-3}$  M. Basophilie (bleu de toluidine acide) concentrée dans l'apex dichotomisé en sporanges prématurés et abortifs. G  $\times$  250.



penser que le siège même de cette fermentation est l'apex des hyphes végétatifs ce que tend à prouver la réaction négative de la lactate déshydrogénase dans l'apex lorsqu'elle est mesurée dans le sens oxydatif de la réaction cytochimique au bleu de tétrazole (BIANCHI et coll., 1971).

II a.  $H \longrightarrow G \quad \text{♂} + \text{♀}$ .

Du point de vue de sa différenciation, l'apex des *Allomyces* en phase gamétophytique évolue vers une ségrégation génétiquement polarisée de deux gamétanges, l'un petit et pigmenté ( $\gamma$ -carotène) mâle et l'autre, plus grand et incolore, femelle. L'on ne sait encore que peu de choses des processus intervenant lors de la transition de l'apex végétatif à l'état reproducteur. Il apparaît que le déclic initial est l'arrêt d'élongation hyphale, prélude à un élargissement de l'apex « en massue » (TURIAN, 1958).

Le déclic résulte lui-même de l'appauvrissement nutritif du milieu par épuisement progressif du glucose exogène en présence d'un taux d'oxygénation suffisant; cet effet d'affamement peut être rapidement réalisé par le transfert des hyphes végétatifs dans l'eau distillée ou en solution minérale diluée de Machlis (TURIAN, 1958); l'effet est le même mais dans le sens zoosporogène avec les hyphes sporophytiques ou ceux d'autres moisissures aquatiques telles que les Saprolegniacées (MOREAU et MOREAU, 1939). L'on peut penser que la conséquence de ce transfert est une orientation endotrophique du métabolisme, ce que nous pouvons interpréter, à la lumière de nos résultats avec les hyphes de *Neurospora* (voir I) comme une dérépression catabolique autorisant une activité oxydasique morphogénétique rendue dès lors possible par la présence généralisée des mitochondries dans la « massue » gamétogène » (TURIAN et OULEVEY, 1971). Sur le plan physiologique, il est d'autre part significatif de mentionner que les extraits de cultures d'*Allomyces* porteuses de gamétanges différenciés présentent une activité réductrice de leur LDH nettement plus faible que les extraits de culture encore végétatives (BIANCHI et coll., 1971). Les filtrats des cultures en voie de différenciation s'appauvrissent en acide lactique (TURIAN, 1960) devenu substrat respiratoire des mitochondries, suite à la consommation du glucose.

La différenciation apicale gamétogène implique donc aussi une destruction de la distribution polarisée des organelles de l'apex par levée de l'effet glucose répressif permettant dès lors le développement des mitochondries dans la zone ultime précédemment restrictive et fermentaire.

Nous n'insisterons pas ici sur les processus subséquents qui conduisent à la ségrégation des deux territoires cytoplasmiques sexuels, les futurs gamétanges mâles et femelles superposés. Rappelons seulement qu'un gradient

de synthèse d'ARN-protéine a été décelé cytochimiquement (TURIAN, 1958) et biochimiquement (TURIAN, 1963) déjà lors des phases de disjonction sexuelle cytoplasmique précédant l'agréation des ribosomes en corps paranucléaires gamétiques (Fig. 3). Le gradient basophile dont l'orientation est génétiquement déterminée par l'intermédiaire d'une fraction d'ADN probablement de type épisomique (TURIAN et VISWANATHAN, 1966; OJHA et TURIAN, 1971), est lui-même certainement dépendant de relations d'ordre énergétique paraissant liées à une nouvelle distribution différentielle qualitative et quantitative des mitochondries (TURIAN et VISWANATHAN, 1966; TURIAN et OULEVEY, 1971). Cet effet androgène d'une fraction d'ADN doit correspondre à une activation génétique, donc une transcription différentielle d'ADN, ce qui trouve une confirmation dans sa sensibilité différentielle à l'actinomycine D (TURIAN et VISWANATHAN, 1966).

## II b. H $\rightarrow$ Z.

Cette différenciation intervenant sur la phase sporophytique d'*Allomyces* apparaît à première vue comme plus simple que celle conduisant à la ségrégation de deux gamétanges de sexe différent; en fait, la potentialité génétique reste double là aussi car, dans certaines conditions de milieu telles qu'appauvrissement de celui-ci ou teneur élevée en CO<sub>2</sub>, l'apex hyphal différencie secondairement un sporange de résistance mélanogène aux côtés du zoosporange incolore (Fig. 4).

La simple différenciation sporogène de l'apex d'*Allomyces* implique des remaniements ultrastructuraux et fonctionnels de même type que ceux intervenant lors de la phase de transition à l'apex gamétogène (voir II a), en particulier l'annihilation de la polarité intracytoplasmique apicale. Les « massues sporogènes » induites par transfert d'hyphes végétatifs sporophytiques dans de l'eau distillée prennent rapidement un aspect uniformément granulaire (granules osmiophiles à phospholipides), avec des mitochondries à distribution généralisée. Cette disparition de polarité apicale à l'induction sporogène est probablement généralisable aux autres moisissures aquatiques filamenteuses. C'est ce que suggère notre récente observation de la zone restrictive amitocondrienne dans les apex d'hyphes végétatifs de *Saprolegnia*, précédemment décrite en microscopie électronique (HEATH et GREENWOOD, 1970) et que nous avons révélées par une simple réduction du bleu de méthylène sous lamelle; cette réduction apicale contraste avec la réoxydation du leucodérivé dans la zone subapicale très riche en mitochondries; la coloration bleue se généralise par contre dès le début de l'induction zoosporogène par classique transfert des hyphes de *S. parasitica* dans l'eau distillée bien aérée (TURIAN, observations inédites). HAGEDORN et WEINERT (1972) viennent en outre

d'observer un développement intensif de petits éléments de réticulum endoplasmique dans les zoosporanges de *Saprolegnia* en voie de différenciation.

Concernant le contrôle de la morphogenèse de l'hyphe sporophytique végétatif d'*Allomyces*, nous avons observé que sa formation cylindrique régulière implique des conditions de nutrition plus complète et plus aérobie que celle des étroits cylindres anucléés que sont les rhizoïdes. Ainsi, par germination de zygotes en présence d'un agent chimique favorisant la glycolyse, l'acide borique (M/300), il nous a été possible (TURIAN, 1958) de réduire la morphogenèse d'*Allomyces macrogynus* à un simple tronc hyphal déformé (Fig. 5 a) ramifié de manière apolaire ; le développement excessif du système rhizoïdal qui en découle, peut dépendre tant de la perte de dominance apicale hyphale (LARPENT, 1970) que de la prédominance de conditions fermentatives rhizogènes.

Il n'est pas sans intérêt de rappeler que cet effet d'apolarité boro-induit dans les plantules d'*Allomyces* a pu être prévenu par l'addition simultanée de L-glutamate ( $10^{-3}$  M) au milieu de germination boriqué (voir Tableau 5, TURIAN, 1958). Cet effet morphogène correcteur du glutamate pourrait bien découler de son rôle comme stimulant du cycle de Krebs (décarboxylation oxydative en  $\alpha$ -cétooglutarate) et donc compensateur de l'excès d'activité glycolytique ; en d'autres termes, la glycolyse nécessaire à l'élongation normale d'un cylindre hyphal doit être maintenue dans les limites d'une distribution polarisée du contenu cytoplasmique apical. Le glutamate permet cette régulation perturbée par une glycolyse artificiellement devenue excédentaire et envahissante sur le plan de sa normale ségrégation intracytoplasmique.

Nous entrevoyons donc la gradation suivante : apolarité généralisée conduisant à la perte du système cylindrique hyphal (et contrebalancée par un excès de rhizoïdes)  $\rightleftharpoons$  polarité localisée apicale, seule autorisant une régulation finale conduisant, par perte de cette polarité apicale, à la sporogénèse. Une modulation peut intervenir dans cette gradation. C'est ainsi qu'en milieu boriqué enrichi soit de L-glutamate, soit d'asparagine, la polarité hyphale est encore maintenue et un tronc hyphal peut quelque peu s'allonger en un large cylindre capable de récupérer une faculté réduite de dichotomie hyphale (Fig. 5 b) ; les apex hyphaux présentent l'aspect de massues prosperangiales fortement basophiles mais, présumément, leur dominance glycolytique est trop intense et réprime une différenciation sporogène normale.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTNICKI-GARCIA S., 1968. — Cell wall chemistry, morphogenesis and taxonomy of fungi. *Ann. Rev. Microbiol.*, 22, 87-108.
- BARTNICKI-GARCIA S. et LIPPMAN E., 1969. — Fungal morphogenesis: Cell wall construction in *Mucor rouxii*. *Science*, 165, 302-304.
- BIANCHI D. E., PUROHIT K. et TURIAN G., 1971. — Lactic dehydrogenase activity and cellular localization of several dehydrogenases in *Neurospora* and *Allomyces*. *Arch. Mikrobiol.*, 75, 163-170.
- BRUNSWIK H., 1924. — Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei den Hymenomyceten Gattung *Coprinus*. *Bot. Abh. Dr. K. Goebel*, 5, 1-152.
- CORTAT M., MATILE P. et WIEMKEN A., 1972. — Isolation of glucanase-containing vesicles from budding yeast. *Arch. Mikrobiol.*, 82, 189-205.
- DEL VECCHIO V. G. et TURIAN G., 1968. — The relationship of alcohol dehydrogenase to morphogenesis of *Neurospora crassa*. *Path. Microbiol.*, 32, 141-149.
- GIRBARDT M., 1957. — Der Spitzenkörper von *Polystictus versicolor* (L.) *Planta*, Bd. 50, 47-59.
- GIRBARDT M., 1969. — Die ultrastruktur der Apikalregion von Pilzhypphen. *Protoplasma*, 67, 413-441.
- GOODAY G. W., 1971. — An autoradiographic study of hyphal growth of some fungi. *J. Gen. Microbiol.* 67, 125-133.
- GROVE S. N. et BRACKER C. E., 1970. — Protoplasmic organization of hyphal tips among fungi: vesicles and Spitzenkörper. *J. Bacteriol.* 104, 989-1009.
- HAGEDORN H. et WEINERT H., 1972. — The endoplasmic reticulum during the sporogenesis of *Saprolegnia monoica*. *Arch. Mikrobiol.* 81, 13-24.
- HEATH I. B. et GREENWOOD A. D., 1970. — The structure and formation of lomasomes. *J. Gen. Microbiol.* 62, 129-137.
- INGRAHAM J. L. et EMERSON R., 1954. — Studies of the nutrition and metabolism of the aquatic phycomycete, *Allomyces*. *Amer. J. Bot.* 41, 146-152.
- KATZ D. et ROSENBERGER R. F., 1971. — Hyphal wall synthesis in *Aspergillus nidulans*: Effect of protein synthesis inhibition and osmotic shock on chitin insertion and morphogenesis. *J. Bacteriol.*, 108, 184-190.
- KENDRICK B., 1971. — *Taxonomy of fungi imperfecti*. University of Toronto Press. 309 p.
- KENNY J. et TURIAN G., 1971. — Recherches sur les inhibiteurs de la conidiogenèse de *Neurospora crassa*. (Résultats inédits).
- LARPENT J.-P., 1970. — Problèmes posés par le développement des systèmes filamenteux. *Physiol. Vég.*, 8, 335-347.
- MARCHANT R. et SMITH D. G., 1968. — A serological investigation of hyphal growth in *Fusarium culmorum*. *Arch. Mikrobiol.* 63, 85-94.
- MILLER J. J. et HOFFMANN-OSTENHOF O., 1964. — Spore formation and germination in *Saccharomyces*, *Zeitschr. f. Allg. Mikrobiol.* 4, 273-294.
- MOREAU F. et MOREAU Mme F., 1939. — Recherches sur les Saprologéniées. *Ann. Sci. Nat. Bot. et Zool.*, 11<sup>e</sup> série, 1, 221-358.
- NICKERSON W. J. et BARTNICKI-GARCIA S., 1964. — Biochemical aspects of morphogenesis in Algae and Fungi. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 15, 327-344.
- OJHA M. et TURIAN G., 1971. — Interspecific transformation and DNA characteristics in *Allomyces*. *Molec. Gen. Genetics*, 112, 49-59.

- OULEVEY-MATIKIAN N. et TURIAN G., 1968. — Contrôle métabolique et aspects ultrastructuraux de la conidiation (macro-microconidies) de *Neurospora crassa*. Arch. Mikrobiol., 60, 35-58.
- PASTEUR L., 1876. — Etudes sur la bière, ses maladies, causes qui les provoquent, procédé pour la rendre inaltérable, avec une théorie nouvelle de la fermentation. Vol. V des Œuvres de Pasteur, Masson et Cie, Paris (Edit. 1928).
- PUROHIT K. et TURIAN G., 1972. — D (—) Lactate dehydrogenase from *Allomyces*. Partial purification and allosteric properties. Arch. Mikrobiol., 84, 287-300.
- REINHARDT M. O., 1892. — Das Wachstum der Pilzhyphe. Jahrb. Wiss. Bot., 23, 479-566.
- ROBERTSON N. F., 1968. — The growth process in Fungi. Ann. Rev. Phytopathology, 6, 115-136.
- ROMANO A. H., 1966. — Dimorphism. In the Fungi, II (Ainsworth et Sussman, Edit.). 7, 181-209.
- SMITH J. H., 1924. — On the early growth rate of the individual fungus hyphae. New Phytologist, 23, 65-79.
- TABAK H. H. et COOKE W. B., 1968. — The effects of gaseous environments on the growth and metabolism of Fungi. Bot. Review, 34, 126-252.
- TERNETZ C., 1900. — Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus* Pers. Jahrb. Wiss. Bot., 35, 273-312.
- TKACZ J. S. et LAMPEN J. O., 1972. — Wall replication in *Saccharomyces* species: use of fluorescein-conjugated concanavalin A to reveal the site of mannan insertion. J. Gen. Microbiol., 72, 243-247.
- TOTTEN R. E. et HOWE H. B. Jr., 1971. — Temperature dependent actinomycin D effect on RNA synthesis during synchronous development in *Neurospora crassa*. Biochemical Genetics, 5, 521-532.
- TURIAN G., 1958. — Recherches sur les bases cytochimiques et cytophysiologiques de la morphogénèse chez le champignon aquatique *Allomyces*. Rev. Cytol. Biol. Vég., 19, 241-272.
- TURIAN G., 1960. — Déficiences du métabolisme oxydatif et différenciation sexuelle chez *Allomyces* et *Neurospora*. Path. Microbiol., 23, 687-699.
- TURIAN G., 1963. — Synthèse différentielle d'acide ribonucléique et différenciation sexuelle chez l'*Allomyces*. Devel. Biol., 6, 61-72.
- TURIAN G., 1969. — Différenciation fongique. Masson et Cie., 144 p.
- TURIAN G., 1970 a. — Régulation métabolique de l'alternative croissance élongative — différenciation sporogène de l'apex hyphal chez *Allomyces* et *Neurospora*. Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris) 270, 2068-2070.
- TURIAN G., 1970 b. — Aspects biochimiques de la différenciation fongique (modèle *Neurospora*). Physiol. Vég., 8, 375-386.
- TURIAN G., 1972. — Maintien de l'élongation végétative par répression catabolique dans l'apex hyphal de *Neurospora crassa*. Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris) 275, 1371-1374.
- TURIAN G. et VISWANATHAN M. A., 1966. — Facteurs nucléocytoplasmiques et différenciation sexuelle des *Allomyces*. Inhibitions sélectives par les acridines et l'actinomycine D. Path. Microbiol., 29, 705-729.
- TURIAN G. et OULEVEY N., 1971. — Nouveaux aspects ultrastructuraux de la morphogénèse d'*Allomyces* (phase gamétophytique). Cytobiologie, 4, 250-261.
- TURIAN G. et BIANCHI D. E., 1971. — Conidiation in *Neurospora*. Arch. Mikrobiol. 77, 262-274.
- TURIAN G. et BIANCHI D. E., 1972. — Conidiation in *Neurospora*. Bot. Review. 38, 119-159.

- TURIAN G., MARTIN C. et BIANCHI D.E., 1970. — Conidiation par bourgeonnement-fission et réorganisation microfibrillaire de la paroi chez *Neurospora crassa*. Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris) 271, 1756-1758.
- TURIAN G., OULEVEY N. et CONIORDOS N., 1971. — Recherches sur la différenciation conidienne de *Neurospora crassa*. I. Organisation chimio-structurale de la conidiation conditionnelle d'un mutant amycélien. Ann. Inst. Pasteur 121, 325-335.
- TURIAN G., PEDUZZI R. et LINGAPPA B.T., 1972. — Conidial repression by phenethyl alcohol and its serological consequences in *Neurospora crassa*. Arch. Mikrobiol., 85, 333-340.
- UREY J.C., 1971. — Enzyme patterns and protein synthesis during synchronous conidiation in *Neurospora crassa*. Develop. Biology, 26, 17-27.
- WEISS B. et TURIAN G., 1966. — A study of conidiation in *Neurospora crassa*. J. Gen. Microbiol., 44, 407-418.
- ZALOKAR M., 1959 a. — Enzyme activity and cell differentiation in *Neurospora*. Amer. J. Bot., 46, 555-569.
- ZALOKAR M., 1959 b. — Growth and differentiation in *Neurospora* hyphae. Amer. J. Bot., 46, 602-610.

Université de Genève,  
Laboratoire de Microbiologie générale,  
Département de Biologie Végétale,  
3, place de l'Université,  
1211 Genève 4.

---

SOCIETE LINNEENNE DE LYON  
33, RUE BOSSUET — 69006 LYON

---

Commission paritaire n° 52 199  
Le gérant : Marc Terreaux