

# CRYPTOGAMIE

## ALGOLOGIE

TOME 10 Fascicule 3 1989

P 6103 A



LABORATOIRE DE CRYPTOLOGAMIE  
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE  
12, RUE BUFFON, 75005 PARIS

## COMITÉ DE LECTURE

F. ARDRÉ (Paris), Ed. BOUREAU (Paris), P. COMPÈRE (Meise), A. COUTÉ (Paris), G. DUCREUX (Paris), F. GASSE (Paris), P. GAYRAL (Caen), M. GUERLESQUIN (Angers), J.M. JONES (Isle of Man), M.T. L'HARDY (Le Mans), J.W.G. LUND (Ambleside), F. MAGNE (Paris), D. MOLLENHAUER (Frankfurt/Main), G.W. PRESCOTT (Wyoming), C.W. REIMER (Philadelphia), M. RICARD (Paris), J. SEOANE-CAMBA (Barcelone), A. SOURNIA (Roscoff), J.A. WEST (Berkeley).

## MANUSCRITS

Les recommandations aux auteurs sont publiées dans le premier fascicule de chaque tome. Les auteurs sont priés d'adresser leurs manuscrits (en trois exemplaires) au Directeur-Rédacteur de *Cryptogamie, Algologie*, Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon, 75005 Paris.

Les tirages à part et les illustrations sont à la charge des auteurs.

## ABONNEMENTS A CRYPTO GAMIE

Tome 10, 1989

CRYPTOGAMIE comprend trois sections : ALGOLOGIE, BRYOLOGIE-LICHÉNOLOGIE, MYCOLOGIE.

Abonnement à 1 section :

France .....	(HT 320 F) 326,72 F
Étranger .....	HT 350,00 F

Abonnement aux 3 sections :

France .....	(HT 900 F) 918,90 F
Étranger .....	HT 980,00 F

Prière de bien vouloir envoyer le montant par chèque bancaire ou par chèque postal libellé à l'ordre de : CRYPTO GAMIE, Algologie, et adressé à :

CRYPTOGAMIE, Algologie  
Laboratoire de Cryptogamie  
12, rue Buffon, 75005 Paris  
C.C.P. : Paris 14 522 31 T

*Cryptogamie, Algologie* est indexé par *Aquatic Sciences Fisheries Abstracts Part 1, Biological Abstracts, Chemical Abstracts, Current Contents, Marine Science Contents Tables (F.A.O.)*, Publications bibliographiques du CDST (Pascal).

R6103

# CRYPTOGAMIE, ALGOLOGIE

Tome 10 Fascicule 3 1989

## CONTENTS

H. GERMAIN - Dissimilarity between the outer and inner sides of the valve of pennate diatoms examined in the scanning electron microscope .....	173
P.F.M. COESEL - Taxonomic notes on Dutch desmids .....	181
A. CAZAUBON - Algal florula (mainly diatoms) on different macrophytes growing in a spring of a mediterranean river (The Argens, South-East of France) .....	195
R. KLING, M. PELLEGRINI et M. BODARD - Ultrastructural aspects of the differentiation in the apex of the frond of <i>Gracilaria verrucosa</i> (Gigartinales, Rhodophyta) .....	209
M.H. ABDEL-RAHMAN et C. BIDOUX - Life cycle of <i>Acrochaetium secundatum</i> (Rhodophyceae, Acrochaetiales) .....	235
A. COUDRET, F. FERRON, P. JOLIVET et G. TREMBLIN - Dark carbon fixation in <i>Fucus serratus</i> , <i>Fucus vesiculosus</i> (Pheophyta, Fucales) and <i>Chondrus crispus</i> (Rhodophyta, Gigartinales) .....	247
Books review .....	257



Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 0027819 #

Source: MNHN, Paris

# CRYPTOGAMIE

## ALGOLOGIE

TOME 10 Fascicule 3 1989

Anciennement REVUE ALGOLOGIQUE

Fondée en 1922 par P. ALLORGE et G. HAMEL

Directeur-Rédacteur : P. BOURRELLY

Éditeur : A.D.A.C.

### SOMMAIRE

H. GERMAIN - Dissemblance entre les côtés externes et internes de la valve observée en microscopie électronique à balayage chez quelques Diatomées pennées .....	173
P.F.M. COESEL - Taxonomic notes on Dutch desmids .....	181
A. CAZAUBON - La florule épiphytique -principalement diatomique- de diverses plantes-hôtes à la source d'une rivière méditerranéenne (L'Argens, sud-est de la France) .....	195
R. KLING, M. PELLEGRINI et M. BODARD - Aspects ultrastructuraux de la différenciation cellulaire dans le point végétatif de la fronde de <i>Gracilaria verrucosa</i> (Gigartinales, Rhodophyta) .....	209
M.H. ABDEL-RAHMAN et C. BIDOUX - Le cycle de développement de l' <i>Acrochaetium secundatum</i> (Rhodophyceae, Acrochaetiales) .....	235
A. COUDRET, F. FERRON, P. JOLIVET et G. TREMBLIN - Fixation du carbone à l'obscurité chez <i>Fucus serratus</i> , <i>Fucus vesiculosus</i> (Phéophycée, Gigartinales) et <i>Chondrus crispus</i> (Rhodophycées, Gigartinales) .....	247
Ouvrages reçus pour analyse .....	257

## DISSEMBLANCE ENTRE LES CÔTÉS EXTERNES ET INTERNES DE LA VALVE OBSERVÉE EN MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE A BALAYAGE CHEZ QUELQUES DIATOMÉES PENNÉES<sup>1</sup>

Henri GERMAIN

Laboratoire de Botanique et de Cryptogamie, Faculté mixte  
de Médecine et Pharmacie, 16 Boulevard Daviers, 49000 Angers.

**RÉSUMÉ** - La dissemblance entre les côtés externes et internes de la valve est connue depuis longtemps chez les Centrales. Chez les Pennées, elle semble aussi la règle et peut se manifester tantôt par un raphé différent, tantôt par l'ornementation des stries ou la présence d'un conopeum séparé de la valve par des chevilles, mais, sauf dans ce dernier cas, la double paroi est encore en question.

**ABSTRACT** - The dissimilarity between inner and outer sides of the valve is well known in Centrales. In Pennales, it appears between the inner and outer fissures of the raphe and the different aspects of the ornamentation, but the reality of two layers is doubtful except in the case of the presence of a canopy separate from the valve by pegs.

**MOTS CLÉS** : Diatomées, microscopie électronique en balayage (MEB), vue externe et interne de la valve, conopeum, chevilles.

### MÉTHODES

Les observations ont été réalisées sur des frustules nettoyés et séparés à l'acide nitrique chaud ou à l'eau oxygénée à 110 volumes. La préparation des échantillons en vue de l'observation au MEB a été effectuée de manière classique avec métallisation à l'or palladium.

---

<sup>1</sup> Communication présentée au 8ème Colloque de l'Association des Diatomistes de Langue Française, Thonon-les-Bains (20-24 septembre 1988).

## RÉSULTATS

Les différences entre vue externe et vue interne de la face valvaire apparaissent souvent au niveau du raphé. Chez *Gyrosigma* (ou *Pleurosigma*), du côté externe (fig. 6), les fissures centrales des deux branches du raphé sont incurvées; du côté interne (fig. 7), elles sont rectilignes au milieu d'un nodule central très silicifié. Chez *Mastogloia*, le raphé est sinueux en vue externe (fig. 8), droit du côté interne (fig. 9) (voir aussi Germain, 1988). Dans beaucoup de cas notamment chez certaines espèces de *Navicula* (telle *Navicula peregrina* Kütz., fig. 10-12) et de *Cymbella* (telle *Cymbella aspera* (Ehr.) Cl., fig. 19-22), le raphé est beaucoup plus distinct du côté externe que du côté interne où il est le plus souvent masqué par un épaissement de silice formant un nodule très saillant.

D'une façon assez générale, le relief des ornements est toujours plus accentué du côté interne (*Frustulia vulgaris* Thwaites, fig. 1-5; *Pinnularia borealis* Ehr., fig. 13-15). En ce qui concerne le détail des stries, les aréoles peuvent apparaître circulaires du côté interne et en fente étroite du côté externe, au moins dans certains cas (*Gyrosigma*, fig. 6 et 7).

Comme de nombreuses autres espèces appartenant à des genres distincts, *Navicula goeppertiana* (Bleisch) H.L. Smith (fig. 16-18) se caractérise par la présence d'un stigma (il faut noter que, à la différence des exemples cités ci-dessus, les aréoles y sont moins nettes en vue interne qu'en vue externe). Ce stigma, qui apparaît comme une simple fente allongée du côté externe, se présente en vue interne sous la forme d'un croissant très saillant et presque fermé entourant le pore. Cette dernière particularité se retrouve chez quelques espèces très proches, telles *Navicula mutica* Kützing (Lange-Bertalot, 1978) ou *Navicula neoventricosa* Hust. (Mayama et Kobayashi, 1982); par contre, elle est absente chez d'autres espèces du même groupe, telle *Navicula nivalis* Ehr., ou chez d'autres genres, tels *Cymbella* ou *Gomphonema*.

Dans le cas des espèces à conopeum deux cas très différents ont été observés:

- chez *Navicula subhamulata* Grun., les deux couches de la valve sont nettement séparées par des chevilles très apparentes de plusieurs dixièmes de  $\mu\text{m}$  de hauteur (fig. 23-29);
- chez *Navicula enigmatica* Germain (fig. 30-32), découverte en quantité très importante dans le bassin d'une serre (Germain, 1980), les stries du conopeum n'ont pu être résolues au MEB bien qu'elles soient évidentes au MET; de plus, on ne peut mettre en évidence les chevilles décrites chez l'espèce précédente.

## CONCLUSION

Chez les espèces à conopeum, la présence de 2 couches distinctes est évidente; pour les autres Pennales, bien que, dans le genre *Nitzschia*, il semble qu'on puisse envisager une structure de la valve à 2 couches de silice (Germain, 1986), la réponse doit être plus réservée. Comme le montre cette étude, une assez grande diversité existe dans l'aspect des deux faces de la valve mais les stries, à part des détails d'ornementation, peuvent être complètement superposables par leur nombre et leur disposition.

## BIBLIOGRAPHIE

- GERMAIN H., 1980 - Trois diatomées nouvelles dans le bassin d'une serre à Angers. *Cryptogamie, Algol.* 1: 19-27.
- GERMAIN H., 1986 - Le nodule central des *Nitzschia obtusae*. *Symp. Proc. 8th Intern. Diatoms*, Paris 1984: 227-235.
- GERMAIN H., 1988 - Particularités des structures dans quatre espèces de *Mastogloia* observées au microscope électronique à balayage. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* 10: 6-8, 4 pl.
- LANGE-BERTALOT H., 1978 - Zur systematisch-taxonomischen Revision des ökologisch interessanten Formenkreises um *Navicula mutica* Kützing. *Bot. Mar.* 21: 31-37.
- MAYAMA S. & KOBAYASHI H., 1982 - Diatoms from Aono-gawa River. *Bull. Tokyo Gakugi Univ. Sect. 4*, 34: 77-107.

C'est avec regret que nous avons appris, postérieurement à la composition de cet article, le décès du Professeur Henri GERMAIN survenu le 18 juin 1989, dans sa 86ème année.

## LÉGENDE DES PLANCHES

## Planche 1

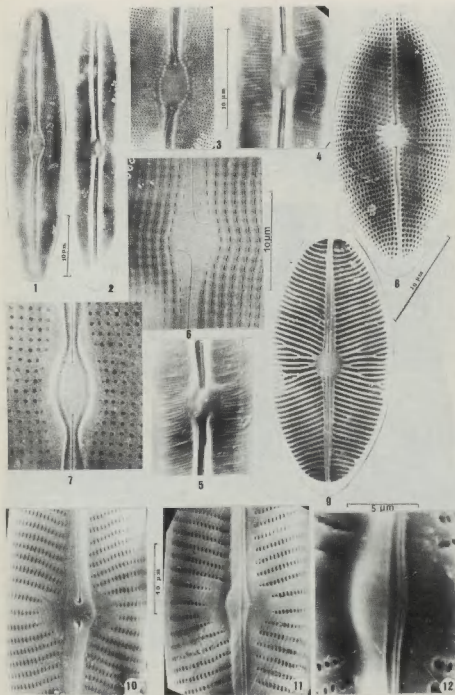
- *Frustulla vulgaris* Thwaites. Fig. 1 et 3: vue externe. Fig. 2 et 4: vue interne. Fig. 5: vue oblique interne.
- *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabh. Fig. 6: vue externe. Fig. 7: vue interne, nodule central et raphé très différents.
- *Mastogloia elliptica* (Agardh.) Cleve. Fig. 8: vue externe avec un raphé sinueux et des aréoles très nettes. Fig. 9: vue interne à raphé droit et stries sans aréoles apparentes à ce grossissement (cf. Germain 1988).
- *Navicula peregrina* Kütz. Fig. 10: vue externe. Fig. 11 et 12: vue interne, raphé très peu visible et nodule central très accentué.

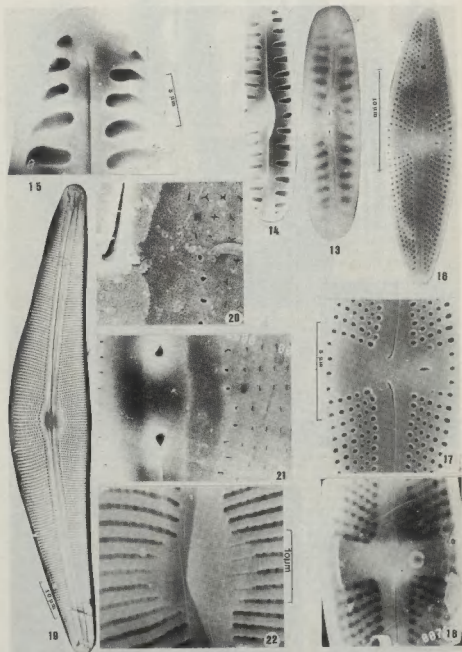
## Planche 2

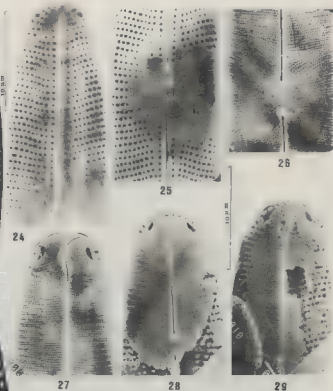
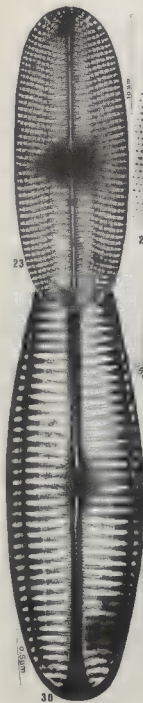
- *Pinnularia borealis* Ehr. Fig. 13: vue externe avec un raphé très distinct. Fig. 14: vue interne avec des alvéoles beaucoup plus marquées, un raphé moins net et un nodule central très accentué. Fig. 15: à ce grossissement, on distingue les punctuations des alvéoles et le nodule terminant le raphé.
- *Navicula goeppertiana* (Bleish) H.L. Smith. Fig. 16: valve en vue externe. Fig. 17: détail vue externe. Fig. 18: vue interne, le stigma présente un aspect très différent en cercle incomplet très saillant en vue oblique.
- *Cymbella aspera* (Ehr.) Cleve. Fig. 19: vue d'ensemble M.P. Fig. 20 et 21: détail en vue externe, les aréoles sont d'aspect variable suivant la région, celles du bord de l'area centrale arrondies, les autres linéaires ou étoilées. Fig. 22: vue interne, raphé non visible.

## Planche 3

- *Navicula subhamulata* Grun. Fig. 23: montre superposées les alvéoles en blanc, les fines punctuations du conopeum surtout visibles dans l'area centrale asymétrique et en noir des lignes de points représentant les chevilles situées entre le conopeum et la valve proprement dite (MET). Fig. 24: extrémité d'une valve en MEB, vue interne montrant un raphé peu apparent, une partie de l'area centrale asymétrique et le "manque" dans les aréoles de stries, unilatéralement, détail très fixe, très apparent en MET et visible même en MP. Fig. 25: vue interne de la partie centrale faisant ressortir l'asymétrie de l'area. Fig. 26: vue externe montrant la partie centrale du conopeum avec stries très fines et fortement radiantées au centre. Fig. 27: extrémité du conopeum vue externe; à remarquer le raphé très différent de celui de la valve et les ouvertures des extrémités en forme de virgule qui sont sans doute des orifices permettant la circulation du milieu extérieur dans l'espace compris entre le conopeum et la valve; on y distingue les chevilles en blanc. Fig. 28 et 29: déchirures du conopeum montrant à la fois les chevilles en blanc et les aréoles de la valve en noir; ces déchirures ont été obtenues par un traitement énergétique aux ultrasons; les chevilles vues en position oblique ont une dimension de plusieurs  $\mu\text{m}$ .
- *Navicula enigmatica* Germain. Fig. 30: MET, on y remarque en plus des stries principales parallèles, un autre système de stries très fines et radiantées au centre, qu'on ne peut résoudre en MEB et qui constituent un conopeum. Fig. 31: montre le conopeum dans lequel sont ouvertes des fenêtres laissant apparaître les stries de la valve proprement dite. Fig. 32: le conopeum intact montre le raphé et une ouverture près de l'extrémité rappelant tout à fait celles signalées dans l'espèce précédente.









## TAXONOMIC NOTES ON DUTCH DESMIDS

P.F.M. COESEL

Department of Aquatic Ecology, University of Amsterdam,  
Kruislaan 320, NL-1098 SM Amsterdam, The Netherlands.

**ABSTRACT** - From the Netherlands four desmid taxa are newly described: *Cosmarium asterosporum* spec. nov., *C. sphyrelatum* spec. nov., *C. magnificentum* Nordst. var. *minus* var. nov., *C. subprotumidum* Nordst. var. *pyramidale* var. nov., and *C. subbroomei* Schmidle forma *isthmochondrum* f. nov. Of eight taxa the names are newly given or recombined: *Cosmarium dickiei* nom. nov., *C. messikommeri* nom. nov., *C. contractum* Kirchn. var. *minutum* (Delp.) comb. nov., *C. margaritifera* Menegh. ex Ralfs var. *badense* (Schmidle) comb. nov., *C. subprotumidum* Nordst. var. *septentrionale* (Croasd.) comb. nov., *C. luxuriosum* (Kouwets) stat. nov., *C. notatum* (Grönbl.) stat. nov., and *C. sexnotatum* Gutw. var. *bipunctatum* (Wolosz.) stat. nov. The names *Cosmarium dilatatum* Järnefelt & Grönbl., and *C. subquadrans* W. & G.S. West var. *minor* Symoens are validated. Zygo-spores of *C. asterosporum*, *C. messikommeri*, and *C. notatum* are described for the first time.

**RÉSUMÉ** - Cinq nouveaux taxons appartenant à l'ordre des Desmidiales sont décrits des Pays Bas: *Cosmarium asterosporum* spec. nov., *C. sphyrelatum* spec. nov., *C. magnificentum* Nordst. var. *minus* var. nov., *C. subprotumidum* Nordst. var. *pyramidale* var. nov., et *C. subbroomei* Schmidle forma *isthmochondrum* f. nov. Pour huit taxons les noms sont donnés comme nouveaux ou bien ont fait l'objet d'une nouvelle combinaison: *Cosmarium dickiei* nom. nov., *C. messikommeri* nom. nov., *C. contractum* Kirchn. var. *minutum* (Delp.) comb. nov., *C. margaritifera* Menegh. ex Ralfs var. *badense* (Schmidle) comb. nov., *C. subprotumidum* Nordst. var. *septentrionale* (Croasd.) comb. nov., *C. luxuriosum* (Kouwets) stat. nov., *C. notatum* (Grönbl.) stat. nov. et *C. sexnotatum* Gutw. var. *bipunctatum* (Wolosz.) stat. nov. Les noms *Cosmarium dilatatum* Järnefelt & Grönbl., et *C. subquadrans* W. & G.S. West var. *minor* Symoens sont validés. Les zygospores de *C. asterosporum*, *C. messikommeri* et *C. notatum* sont décrites pour la première fois.

**KEY WORDS** : taxonomy, desmids, *Cosmarium*, zygo-spores, The Netherlands.

Preparing the fourth part of a Dutch desmid flora dealing with the genus *Cosmarium*, some taxonomic revisions appeared desirable. Most of the algal material was studied in fixed condition (formaldehyde). Some samples collected by the late Prof. J. Heimans in the first half of this century contain taxa that most probably are extinct in The Netherlands nowadays.

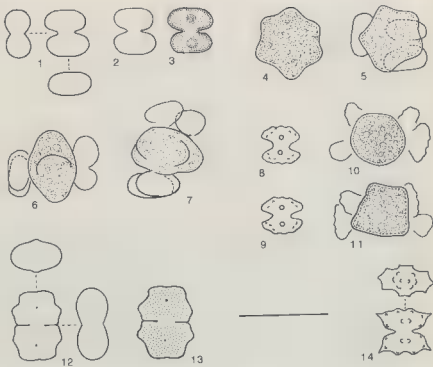


Plate 1 - Figs. 1-7: *Cosmarium asterosporum* spec. nov. Figs. 8-11: *C. messikommeri* nom. nov. Figs. 12, 13: *C. sphyrelatum* spec. nov. Fig. 14: *C. dilatatum* Jarnefelt & Grönbl. ex Coesel. Scale bar = 20  $\mu$ m.

### *Cosmarium asterosporum* spec. nov. (Pl. 1, figs. 1-7)

*Cellulae fronte conspectae longitudine latitudinem fere aequante aut paulum superante media parte fortiter constrictae cum sino ex intimo angusto et rotundato foras dilatante. Semicellulae fronte, latere et apice conspectae ordinatim subovatae, subcirculares et ovatae aut oblongae sunt. Parietis cellularum laevis est.*

*Zygospores compressae sed verum fronte conspectae quinque- vel sexangulatae lateribus inter angulos late rotundatos profunde excavatis figuram stellae informis habentes.*

*Longitudo cellularum 10-11  $\mu$ m, latitudo 9.5-10.5  $\mu$ m, crassitudo 5.0-5.5  $\mu$ m.*

*Diametrum zygosporarum 15-17  $\mu$ m, crassitudo 9.5-11.0  $\mu$ m.*

*Holotypus: Tabl. 1, fig. 1.*

Cells in frontal view about as long as broad, or slightly longer, with a deep median constriction, the sinus widening from its narrow, rounded interior part.

Semicells in frontal view sub-oval, in lateral view subcircular, in apical view oval. Cell wall smooth. Zygospores compressed, in frontal view stellate, 5-6-angular, the sides deeply concave between broadly rounded angles. Cell length 10-11  $\mu\text{m}$ , width 9.5-10.5  $\mu\text{m}$ , thickness 5.0-5.5  $\mu\text{m}$ . Diameter zygospores 15-17  $\mu\text{m}$ , thickness 9.5-11  $\mu\text{m}$ .

Vegetative cells of *C. asterosporum* may be easily confused with those of some other small-sized *Cosmarium* species, like *C. bioculatum* (Bréb.) ex Ralfs and *C. tenue* Archer. However, the shape of its zygospore is very characteristic, as far as known not resembling that of any other representative of this genus.

*C. asterosporum* abounded in a periphyton sample from a mesotrophic, slightly acid heathland pool at Staverden, collected in August 1985. The richly sporulating material could be studied alive.

*Cosmarium contractum* Kirchn. var. *minutum* (Delp.) comb. nov.  
(Pl. 2, fig. 4)

Basionym: *C. minutum* Delp. (Delponte, 1878, p. 9, pl. 7, figs 37-39).

Synonym: *C. contractum* Kirchn. var. *ellipsoideum* (Elfv.) W. & G.S. West forma 1 (West & West, 1905, p. 173, pl. 61, figs 30-32).

In desmid literature (see e.g. Förster, 1982, p. 185) this taxon is commonly known as *C. contractum* var. *minutum* (Delp.) W. & G.S. West. However, although West & West (1905, p. 173) suggest this form of *C. contractum* to be identical with *C. minutum* Delp. and consequently to place it as *C. contractum* var. *minutum* they themselves formally assigned it to *C. contractum* var. *ellipsoideum* (Elfv.) W. & G.S. West. In consequence, the name *C. contractum* var. *minutum* (Delp.) W. & G.S. West is not valid.

In The Netherlands *C. contractum* var. *minutum* is known of oligo-mesotrophic, acid heathland pools.

*Cosmarium dickiei* nom. nov. (Pl. 2, figs 7-8)

Synonym: *C. blyttii* Wille var. *bipunctatum* (Dick) Ruz. (Ruzicka, 1972, p. 465, pl. 61, figs 18-19).

This characteristic form - according to Ruzicka (l.c.) widely distributed in Europe - in my opinion is not related to *C. blyttii* which has smaller dimensions, ■ higher length/width ratio, and more pronounced crenations at the lateral margins.

In the Netherlands, *C. dickiei* is not seldom on pH-circumneutral peat pits and fen hollows while *C. blyttii* seems to be limited to oligotrophic, acid bogs and heathland pools.

*Cosmarium dilatatum* Järnefelt & Grönbl. ex Coesel (Pl. 1, fig. 14)

Lectotype: Pl. 1, figs 1-3 in Järnefelt & Grönblad (1960).

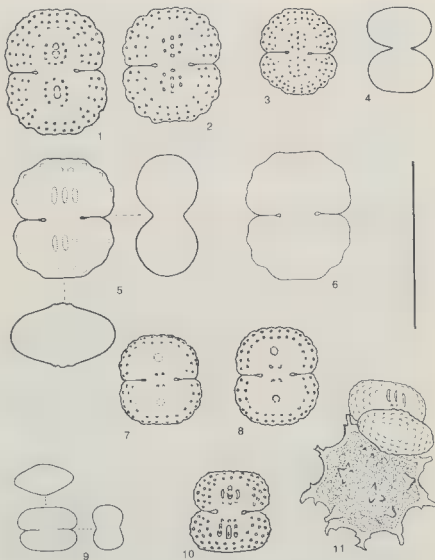


Plate 2 - Figs. 1-2: *Cosmarium subprotumidum* Nordst. var. *septentrionale* (Crossd.) comb. nov. Fig. 3: *C. subprotumidum* Nordst. var. *pyramidale* var. nov. Fig. 4: *C. contractum* Kirchn. var. *minutum* comb. nov. Figs. 5-6: *C. sexnotatum* Gutw. var. *bipunctatum* (Wolosz.) stat. nov. Figs. 7, 8: *C. dickiei* nom. nov. - Fig. 9: *C. subquadrans* W. et G.S. West var. *minor* Symocns ex Coesel. - Figs. 10, 11: *C. notatum* (Grünbl.) stat. nov. Scale bar = 50 $\mu$ m.

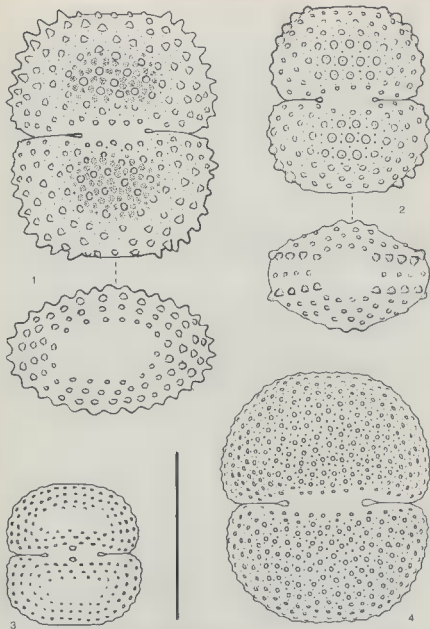


Plate 3 - Fig. 1: *Cosmarium margaritifera* Menegh. ex Ralfs var. *badense* (Schmidle) comb. nov. Fig. 2: *C. luxuriosum* (Kouwets) stat. nov. Fig. 3: *C. subbroomei* Schmidle forma *isthmochondrum* f. nov. Fig. 4: *C. magnificentum* Nordst. var. *minus* var. nov. Scale bar = 50  $\mu$ m.

This small-sized, remarkable desmid form - somewhat intermediate between the genera *Cosmarium* and *Euastrum* - was figured by Beijerinck (1926, p. 56, pl. 8, figs 149-151) under the name *C. dilatatum*, referring to Lütkemüller's manuscript for Pascher's "Susswasserflora, Heft 8". However, the manuscript in question was not published and it was not until 1960 that Lütkemüller's diagnosis of *C. dilatatum* was used by Järnefelt & Grönblad (1960), p. 150-151 in a formal description of this species. Unfortunately, last mentioned authors did not indicate a nomenclatural type, so formally the name *C. dilatatum* was not validly published (Art. 37.1 I.C.B.N.). By indication of a lectotype now the name in question has been validated.

Beijerinck (l.c.) encountered *C. dilatatum* in high cell numbers in the plankton of the mesotrophic Dutch lake Hijkermeer. Rather recently (1980) it appeared to occur abundantly in the plankton of the eutrophied lake Uddelermeer (like lake Hijkermeer situated in the eastern Netherlands). Remarkably, both the material from Hijkermeer and that from Uddelermeer (figured in our Plate 1: 14) show a doubled central protrusion per semicell, while Lütkemüller's and also Järnefelt's material are characterized by a single one.

### *Cosmarium luxuriosum* (Kouwets) stat. nov. (Pl. 3, fig. 2).

Basionym: *C. margaritifera* Menegh. ex Ralfs forma *luxuriosum* Kouw. (Kouwets, 1988, p. 71, pl. 6, figs 1-5).

The marked rows of big, brownish coloured granules at the apical angles of the semicells render this taxon such a characteristic habit that it can easily be distinguished from *C. margaritifera*. Actually, by previous investigators the algal form under discussion was related to several other species, like *C. praemorsum* Bréb., *C. ungerianum* (Näg.) De Bary, and *C. oligogongrus* Reinsch (Kouwets, 1988).

In the Netherlands *C. luxuriosum* is only known from a ditch at Winterswijk, sampled by Prof. Heimans in 1916.

### *Cosmarium magnificentum* Nordst. var. *minus* var. nov. (Pl. 3, fig. 4)

*Dimensionibus minoribus a varietate nominata differt. Longitudo 70-74µm, latitudo 59-61µm.*

*Holotypus: Tab. 3, fig. 4.*

Differs from nominal variety by smaller dimensions.

In a previous paper this form was labeled as *C. controversum* W. & G.S. West (Coesel, 1979, p. 386, pl. 16, fig. 2). Both *C. controversum* and *C. magnificentum* are characterized by marked scrobiculations (pore fields sensu Neuhäus & Kiermayer, 1982) which are regularly arranged around the granules in the central area of the semicells. In its cell shape our alga agrees with *C. magnificentum* rather than with *C. controversum*, that has a more pyramidal outline of the semicell. However, dimensions are considerably smaller (see above) than those stated for *C. magnificentum* so far (i.e. length > 100µm, width > 80µm, see also Grönblad, 1921, p. 31, pl. 6, figs 40-42).

In The Netherlands *C. magnificum* var. *minus* is a very rare taxon in mesotrophic, slightly acid fen hollows.

***Cosmarium margaritifera* Menegh. ex Ralfs var. *badense* (Schmidle) comb. nov. (Pl. 3, fig. 1).**

Basionym: *C. subtholiforme* Racib. var. *badense* Schmidle (Schmidle, 1894, p. 58, pl. 7, fig. 21).

Synonym: *C. malinvernianum* (Racib.) Schmidle var. *badense* Schmidle (Schmidle, l.c.).

The discussion on this algal form in Schmidle (l.c.) is rather confusing. The author describes the taxon *badense* formally as a variety of *C. subtholiforme* Racib. referring to a relationship with *C. subtholiforme* var. *malinvernianum* Racib. At the same time he argues that last mentioned variety better could be raised in rank to species level, in that case including Schmidle's form as var. *badense*. What is a mere suggestion in the text appears already realized in the legends of his plate 7, fig. 21 being named as *C. malinvernianum* var. *badense*!

Unfortunately, the nominal variety of *C. malinvernianum* is a poorly known taxon. With respect to var. *badense* I tend to agree with West & West (1908, p. 202) in considering it related to *C. margaritifera* Menegh. ex Ralfs. Both taxa are marked by a regular pattern of six variably sized, more or less triangular scrobicles around each granule in the centre of the semicells. However, the overall larger dimensions and especially the conspicuous conical granules on the lateral margins render the algal form under discussion such a characteristic habit that it can distinguished as a separate variety.

In The Netherlands *C. margaritifera* var. *badense* is a rare taxon, known from mesotrophic, slightly acid fen hollows.

***Cosmarium messikommeri* nom. nov. (Pl. 1, figs 8-11; Pl. 4, figs 3-4).**

Synonym: *C. cymatonophorum* W. West forma *ornata* Messik. (Messikommer, 1927, p. 101, pl. 4, fig. 12).

One of the differentiating characteristics of this taxon concerns the broadly rounded apical corners of the semicells. By this it is such distinct from the nominal variety of *C. cymatonophorum* that, in my opinion, raising in rank to species level is justified.

Apparently, *C. messikommeri* is a rare taxon. In The Netherlands it is only known from a ditch at Maarsbergen where it was encountered in conjugating condition by Prof. Heimans in 1916. The zygospores are angular-globose to polyhedral in shape, 11-15µm in diameter (Pl. 1, figs 10-11).

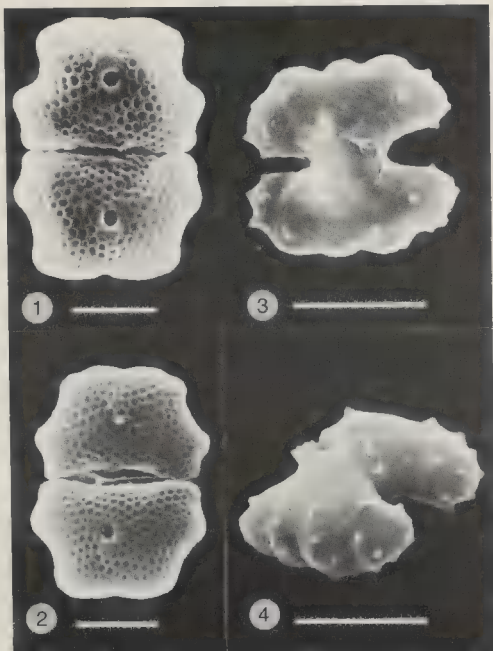


Plate 4 - SEM micrographs. Figs. 1-2: *Cosmarium sphyrelatum* spec. nov. Figs 3-4: *C. messikommeri* nom. nov. Scale bar = 5  $\mu$ m.

*Cosmarium notatum* (Grönbl.) stat. nov. (Pl. 2, figs 10-11)

Basionym: *C. arnellii* Boldt var. *notatum* Grönbl. (Grönblad, 1956, p. 26, pl. 7, figs 77-78).

Synonym: *C. jenisejense* Boldt var. *notatum* (Grönbl.) Först. forma (Förster, 1965, pl. 6, fig. 9).

The algal form figured in our Plate 2: 10 very closely resembles *C. jenisejense* var. *notatum* forma Förster (1965). Last mentioned author suggests var. *notatum* to be related to *C. jenisejense* rather than to *C. arnellii*. However, the pattern of three vertical series of each three granules (often partly fused into elongate warts) characteristic of var. *notatum*, is absent in both *C. arnellii* and *C. jenisejense*. Therefore I prefer to consider it a separate species.

In The Netherlands *C. notatum* is only known from a ditch near the rivulet Dinkel, sampled by Prof. Heimans in 1916. Part of the material was in sporulating condition (Pl. 2, fig. 11). Zygosporoes are globose, furnished with single or bifurcate spines, the conical base of which is supplied with some prominent teeth. Diameter without spines ca. 30µm, with spines ca. 40µm.

*Cosmarium sexnotatum* Gutw. var. *bipunctatum* (Wolosz.) stat. nov. (Pl. 2, figs 5-6)

Basionym: *C. sexnotatum* Gutw. forma *bipunctata* Wolosz. (Woloszynska, 1952, p. 20, pl. 11, fig. 137).

In a previous paper (Coesel, 1979, p. 389, pl. 15, figs 16-18) this algal form was labelled as *C. orthogonum* Delp. var. *gutwinskii* Krieg. & Gerl. forma. At first sight the cells seem to be smooth-walled (cf. Pl. 2:6) but, when more closely examined, at least in part of the material the delicate wall sculpturing characteristic of Woloszynska's taxon can be distinguished. The taxon in question differs from typical *C. sexnotatum* not only by its deviating, often strongly reduced wall sculpturing but also by its distinctly larger dimensions, i.e. length 32-39µm, width 25-32µm, thickness 17-19µm. So in my opinion it can be better raised to variety rank. Most probably also *C. sexnotatum* fa?, figured in mere outline by Behre (1939, p. 80, pl. 2, fig. 12) may be accounted to this variety.

In the Netherlands *C. sexnotatum* var. *bipunctatum* is rather widely distributed in mesotrophic, slightly acid fen hollows.

*Cosmarium sphyrelatum* spec. nov. (Pl. 1, figs 12-13, Pl. 4, figs 1-2)

*Cellulae ratione longitudinis pro latitudine 1.2 - 1.4 circumscriptionem subrectangularem atque sinum profundum et clausum fronte conspectae habent. Semi-cellulae hexagonales partibus inferioribus marginum lateralium brevioribus quam partibus superioribus. Ambae partes marginum lateralium, tam pars inferior et divergens quam pars superior et convergens, concavae sunt. Apice late truncato media pars leviter retusa est.*

*Semicellulae latere conspectae late ellipticae, plerumque utrobique tuberculo mediano distincto instructae.*

*Paries cellularum ope microscopii electronici verrentis visus valde scrobiculatus, saepe media regione semicellularum scrobiculo maiore plerumque contuncto cum incrassatione locali tuberculari minutus.*

*Longitudo 13-17µm, latitudo 11-14µm, crassitudo 8-10µm.*

*Holotypus: Tab. 1, fig. 12.*

Cells in frontal view subrectangular in outline, 1.2-1.4 times longer than broad, with a deep, closed sinus. Semicells hexagonal, the lower parts of the lateral margins shorter than the upper parts. Both lower, divergent and upper, convergent parts of the lateral margins concave. Apex broadly truncate with a slight median notch. Semicells in lateral view broadly elliptic, in apical view elliptic, usually with a distinct median tubercle on either side.

Cell wall under scanning electron microscope markedly scrobiculated, often with an extra large scrobicle in the midregion of the semicell, usually combined with a local tubercular thickening. Cell length 13-17µm, width 11-14µm, thickness 8-10µm. Holotype: Pl. 1, fig. 12.

In a previous paper (Coesel, 1984) this algal form was associated with *C. regnellii* Wille var. *chondrophorum* Skuja as figured by Förster (1965, pl. 5, fig. 31). However, since Förster's figure does not agree with the original drawing of this taxon in Skuja (1949, p. 139, pl. 29, fig. 4) at the time identification remained problematic.

A somewhat better option for identification seems to be *Cosmarium venustum* (Bréb.) Archer var. *induratum* Nordst., described from New Zealand (Nordstedt, 1888, p. 57, pl. 3, fig. 13). Considering the cell shape in Nordstedt's original drawing, it is clear that this taxon has but little to do with *C. venustum*. An eventual raise in rank to species level would result in a homonym (*C. induratum* Gutw. 1890). So, even if our alga would belong to the same species as *C. venustum* var. *induratum* it had to be described under a new species name (assuming that it can not be assigned to another described species).

In The Netherlands *C. sphyrelatum* is a rather common taxon in the benthos of mesotrophic, slightly acid fen hollows.

### *Cosmarium subbroomei* Schmidle forma *isthmochondrum* fa. nov. (Pl. 3, fig. 3).

Synonym: *C. subbroomei* Schmidle forma Woloszynska (1950, p. 44, pl. 15, figs 165-166).

*Verrucula quodam modo conoidea proxima isthmo a forma nominata differt.*  
*Holotypus: Tab. 3, fig. 3.*

*C. subbroomei* forma *isthmochondrum* is distinguished from the nominal forma by a distinct supra-isthmial granule. In the Netherlands this taxon is rather rare in mesotrophic, pH-circumneutral fen hollows and peat pits.

*Cosmarium subprotumidum* Nordst. var. *pyramidale* var. nov. (Pl. 2, fig. 3)

*Circumscriptione semicellularum magis pyramidalis a varietate nominata differt. Latitudo apicis minor quam dimidia pars latitudinis maximae semicellularum est. Longitudo 23-26  $\mu$ m, latitudo 21-24  $\mu$ m.*  
*Holotypus: Tab. 2, fig. 3.*

*C. subprotumidum* var. *pyramidale* differs from the nominal variety by a more pyramidal outline of the semicell, with lateral margins briefly diverging from the base, then strongly converging to the truncate apex. Apex less than half as wide as greatest width of semicell.

In The Netherlands *C. subprotumidum* var. *pyramidale* is locally common in the tychoplankton of mesotrophic peat pools. Although often co-occurring with the nominal variety of *C. subprotumidum*, no transitional forms have been found.

*Cosmarium subprotumidum* Nordst. var. *septentrionale* (Croasd.) comb. nov. (Pl. 2, figs. 1-2)

Basionym: *C. septentrionale* Croasd. (Croasdale, 1973, p. 10, pl. 15, figs 7-9).

Croasdale (l.c.) compares her newly described species with *C. subcostatum* Nordst., but in my opinion - owing to e. g. its produced apex and single pyrenoid - it has to be related to *C. subprotumidum* rather than to *C. subcostatum*.

In The Netherlands *C. subprotumidum* var. *septentrionale* is widely distributed in benthos and tychoplankton of mesotrophic pools.

*Cosmarium subquadrans* W. & G.S. West var. *minor* Symoens ex Coesel (Pl. 2, fig. 9).

Lectotype: Pl. 5, figs 5-6 in Symoens (1960).

Although there can hardly be any misunderstanding that Symoens (l.c.) intended his figs 5 and 6 (rendering a frontal and an apical view respectively) as iconotype, he did not mention it explicitly. So the name of the variety in question has to be validated.

So far, in The Netherlands *C. subquadrans* var. *minor* was only found at one locality, i.e. a dystrophic pool at Brunssum (1982).

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The author thanks Ms. A. Ellis-Adam for supplying material of *Cosmarium asterosporum* spec. nov. He is also much indebted to her and Ms. B. Houtman-Van Mevreden for aiding with name giving and Latin diagnoses of the newly described taxa. Ms. H. Kooijman-Van Blokland is acknowledged for technical help in scanning electron microscopy.

## REFERENCES

- BEHRE K., 1939 - Die Algenbesiedlung der Trupen Blänken bei Bremen. *Abh. Naturwiss. Verein. Bremen* 31 (1): 20-83.
- BEIJERINCK W., 1926 - Over verspreiding en periodiciteit van de zoetwaterwieren in Drentsche heideplassen (with a summary in English). *Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Naturk., Tweede Sect.* 25 (2): 5-211.
- COESEL P.F.M., 1979 - Desmids of the broads area of N.W.-Overijssel (The Netherlands) 2. *Acta Bot. Neerl.* 28 (6): 385-423.
- COESEL P.F.M., 1984 - Taxonomic implications of SEM revealed cell wall sculpturing in some small-sized desmids species (Chlorophyta, Conjugatophyceae). *Acta Bot. Neerl.* 33(4): 385-398.
- CROASDALE H., 1973 - Freshwater algae of Ellesmere Island, N.T.W. *Natl. Mus. Canada Publ. Bot.* 3: 1-131.
- DELPONTE J.B., 1878 - *Specimen Desmidiacearum Subalpinarum. Mem. Reale Accad. Sci. Torino*, Ser. 2, 30: 1-186.
- FÖRSTER K., 1965 - Beitrag zur Desmidiaceen-Flora der Torne Lappmark in Schwedisch-Lappmark. *Ark. Bot.* 6 (3): 109-161.
- FÖRSTER K., 1982 - Conjugatophyceae, Zygnematales und Desmidiales (excl. Zygnemataceae). In HUBER-PESTALOZZI G., *Das Phytoplankton des Süßwassers* 8 (1). Stuttgart, E. Schweizerbart, viii + 543p.
- GRÖNBLAD R., 1921 - New desmids from Finland and northern Russia with critical remarks on some known species. *Acta Soc. Fauna Fl. Fenn.* 49 (7): 1-78.
- GRÖNBLAD R., 1956 - Desmids from the United States, collected in 1947-1949 by Dr. Hannah Croasdale and Dr. Edwin T. Moul. *Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol.* 15 (12): 1-38.
- JARNEFELT H. & GRÖNBLAD R., 1960 - Neuer Fund von *Cosmarium dilatatum* nova species. *Schweiz. Z. Hydrol.* 22 (1): 150-151.
- KOUWETS F.A.C., 1988 - New and noteworthy desmid zygospores from South West France. *Acta Bot. Neerl.* 37 (1): 63-80.
- MESSIKOMMER E., 1927 - Biologische Studien im Torfmoor von Robenhausen unter besonderer Berücksichtigung der Algenvegetation. *Mitt. Bot. Mus. Univ. Zurich* 12: 1-171.
- NEUHAUS G. & KIERMAYER O., 1982 - Raster-elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen: die Poren und ihre Verteilungsmuster. *Nova Hedwigia* 36: 499-568.
- NORSTEDT C.F.O., 1888 - Freshwater algae collected by Dr. S. Berggren in New Zealand and Australia. *Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.* N.S. 22 (8): 1-97.
- RUZICKA J., 1972 - Die Zieralgen der Insel Hiddensee. *Arch. Protistenk.* 114: 453-485.
- SCHMILDE W., 1894 - Aus der Chlorophyceen-Flora der Torfstiche zu Virnheim. *Flora (Marburg)* 78 (1): 42-66.
- SKUJA H., 1949 - Zur Süßwasseralfgenflora Burmas. *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsalienstis*, Ser. 4, 14 (5): 1-188.
- SYMOENS J.J., 1960 - Contributions à la flore algale de l'Ardenne et des régions voisines. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles* 30 (2): 115-246.
- WEST W. & WEST G.S., 1905 - *A monograph of the British Desmidiaceae*. Vol. 2. London, Ray Society, X + 204 p.
- WEST W. & WEST G.S., 1908 - *A monograph of the British Desmidiaceae*. Vol. 3. London, Ray Society, XV + 274p.

- WOLOSZYNSKA J., 1950 - O wstecznicach kopalnych z Roztok kolo Jasla. 1. - De Desmidiaceis fossilibus quae in Roztoki ad Jaslo inventae sunt. 1. *Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr., Dz. B.*, 74 (3): 1-58.
- WOLOSZYNSKA J., 1952 - O wstecznicach kopalnych z Roztok kolo Jasla. 2. - De Desmidiaceis fossilibus quae in Roztoki ad Jaslo inventae sunt. 2. *Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr., Dz. B.*, 74 (6): 1-84.



## LA FLORULE EPIPHYTE -PRINCIPALEMENT DIATOMIQUE- DE DIVERSES PLANTES-HOTES A LA SOURCE D'UNE RIVIERE MEDITERRANÉENNE (L'ARGENS, SUD-EST DE LA FRANCE)<sup>1</sup>

Arlette CAZAUBON

Laboratoire d'Écologie, Faculté des Sciences et Techniques  
de Saint-Jérôme, Av. Normandie-Niemen, 13397 Marseille Cedex 13.

**RÉSUMÉ** - L'épiphytisme algal est étudié dans une rivière calcaire méditerranéenne. Différentes plantes-hôtes (Angiospermes, Bryophytes, macroalgues filamenteuses et encroûtante) ont été examinées. La florule diatomique épiphytique est moins variée et plus éparse que la flore épilithique voisine. Au sein d'une même plante, les densités algales augmentent de la base à l'apex, des tiges aux feuilles. La colonisation diffère d'une plante à l'autre. Cette distribution anarchique pose le problème de l'échantillonnage.

**ABSTRACT** - The epiphytic community actually attached to different aquatic plants is investigated in a calcareous mediterranean river. Angiosperms, Bryophytes and filamentous or crustose forming algae, growing simultaneously in the same habitat are studied as different substrata. The epiphytic diatom flora, *sensu-stricto*, is sparse and less abundant than neighbouring epilithic community. The density of algae varies, through the same plant (increasing from the roots to the apex, from the stems to the leaves) and, from Angiosperms to Bryophytes or macroalgae. This anarchical distribution shows how difficult it is to realise a significant sample with this benthic living material.

**MOTS CLÉS** : Diatomées, épiphytisme, microhabitat, source de rivière calcaire méditerranéenne.

### INTRODUCTION

Les algues épiphytiques constituent un élément non négligeable de la biocénose algale benthique (Wetzel, 1964). A partir d'observations en milieu lacustre, la littérature fournit quelques relevés d'épiphytes (Patrick, 1948; Hooper & Robinson, 1976; Round, 1973), les prospections des milieux lotiques étant as-

<sup>1</sup> Communication présentée au 8ème Colloque de l'Association des Diatomistes de Langue Française, Thonon-les-Bains (20-24 septembre 1988).

sez rares. Mais la description de ces peuplements comporte certaines divergences, imputables essentiellement aux techniques d'extraction de ces algues (simple expression ou destruction chimique des plantes-hôtes); aussi, sous la mention d'épiphytes, ces listes comprennent-elles souvent un grand nombre d'espèces pseudopériphytiques.

Dans le but de connaître la nature du peuplement algal épiphytique sensu stricto, son mode de fixation et sa distribution sur le végétal-hôte, l'analyse présentée ici repose sur l'investigation plus fine des nombreux microhabitats qu'offre une plante aquatique. La spécificité des algues vis-à-vis des différentes macrophytes qui se développent simultanément dans le même biotope a été également prise en compte dans cette analyse.

La source de l'Argens, localisée à Seillons (270 mètres d'altitude) est une émergence lointaine des eaux issues du massif karstique de la Sainte-Victoire et des plateaux septentrionaux voisins. Elle abrite une abondante végétation macrophytique aquatique constituée de Phanérogames, de Bryophytes et de macroalgues. Elle a fait l'objet de 30 campagnes de prélèvements régulièrement échelonnées de janvier 1983 à juillet 1984. Les caractéristiques physico-chimiques des eaux (exprimées sous forme de moyennes annuelles) sont les suivantes:

Température: 14°7. - pH: 6,7. - Vitesse du courant: 40cm/s. - Hauteur d'eau: 40cm. - Conductivité: 543 $\mu$ s/cm. - O<sub>2</sub>: 8mg/l. - Ca<sup>++</sup>: 122mg/l. - Mg<sup>++</sup>: 17mg/l. - N-NO<sub>2</sub>: 0mg/l. - N-NO<sub>3</sub>: 2mg/l. - P-PO<sub>4</sub>: 0,50mg/l. - HCO<sub>3</sub>: 189mg/l. - SiO<sub>2</sub>: 2,4mg/l. - SO<sub>4</sub>: 6mg/l. - Cl: 7mg/l.

Les eaux de la source sont bien oxygénées et se caractérisent par un fort degré de minéralisation qui résulte du lessivage des terrains calcaires du bassin versant.

Des plants complets de deux espèces de Phanérogames, *Apium nodiflorum* (L.) Lag. et *Scirpus lacustris* (L.), ont été récoltés lors de chaque campagne de prélèvements (en automne, les appareils végétatifs de Phanérogames morts et immergés ont été pris en compte). D'autres macrophytes ont été régulièrement récoltées à chaque saison. Il s'agit de mousses, notamment *Platyhydrium riparioides* (Hedw.) Dix. (21 récoltes), d'algues filamenteuses *Cladophora sp.*, *Oedogonium sp.* (28 récoltes de chacune) et encroûtante *Hildenbrandia rivularis* (Liebm.) Bréb. (20 récoltes).

Afin d'éviter toute confusion entre eupériphyton et pseudopériphyton et de prendre en compte toutes les épiphytes, la méthode employée par Sullivan (1981) qui consiste à détruire la plante-hôte par un acide n'a pas été retenue.

Sur le terrain, les Phanérogames et les mousses aquatiques ont été, immédiatement après leur récolte, pressées une première fois, puis, très fortement, une seconde fois; le liquide de cette dernière expression constitue le premier échantillon à analyser.

Dès le retour au laboratoire, les plantes qui ont fourni cet échantillon sont fractionnées (fragments de tiges et de feuilles, tronçons d'axes feuillés des thalles de mousses) ce qui constitue le deuxième échantillon dont chaque élément est observé au microscope.

Les algues filamenteuses sont directement observées au microscope et leurs épiphytes inventoriées.

De fins raclages au scalpel d' *Hildenbrandia* sont directement étudiés au microscope.

Pour les prélèvements de Phanérogames réalisés de janvier à mai 1983, les épiphytes ont été recensées mais non dénombrées. Elles ont été prises en compte pour établir l'inventaire de cette florule.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

Sur les 164 taxons d'algues recensés (échantillons 1 et 2), 98 seulement seraient, en fonction du mode de récolte (échantillon 2), des épiphytes "vrais" dont l'inventaire est présenté dans le tableau I. Les 66 autres espèces (présentes uniquement dans le liquide exprimé (échantillon 1) seraient des algues planctoniques ou en dérive, piégées par le filtre que constituent les nombreuses ramifications des axes feuillés et les bouquets d'algues qu'elles portent; il s'agirait, dans ce cas, de formes pseudopériphytiques.

Tableau I: Inventaire des algues épiphytiques colonisant les différentes plantes hôtes (Ph: Phanérogames, Br: bryophytes, Ul: Ulothricophycées, Rh: Rhodophytes) récoltées dans la source. (Présence signalée par une croix).

ALGUES ÉPIPHYTIQUES	PLANTES-HOTES			
	Ph	Br	Ul	Rh
<b>CHROMOPHYTES</b>				
<b>DIATOMÉES</b>				
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Bréb.) Grun.	+	-	-	+
<i>A. minutissima</i> Kütz.	+	-	-	+
<i>A. rostrata</i> Østrup		+		
<i>Amphora commutata</i> Grun.		+		
<i>A. holstata</i> Hust.	+			
<i>A. ovalis</i> Kütz.				+
<i>A. pediculus</i> (Kütz.) Grun.			+	
<i>A. veneta</i> Kütz.				+
<i>Caloneis amphibaena</i> (Bory) P. Cleve		+		
<i>Campylodiscus noricus</i> Ehr.	+			
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.	+		+	+
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr. var. <i>euglypta</i> (Ehr.) P. Cleve	+	+	+	+
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.	+			
<i>Cymatopleura elliptica</i> (Bréb.) W. Smith	+			
<i>Cymatopleura librile</i> (Ehr.) Pant.	+			
<i>Cymbella affinis</i> Kütz.	+			
<i>C. cistula</i> (Ehr.) Kircho.	+			
<i>C. minuta</i> (Hilse) ex Rabh.	+			
<i>C. obtusiuscula</i> (Kütz.) Grun.	+			
<i>Denticula elegans</i> Kütz.	+	+		



## XANTHOPHYCÉES

- Tribonématales

*Heterothrix* sp. +

## CYANOSCHYZOPHYTES

## CYANOPHYCÉES

- Chroococcales

*Chroococcus turgidus* Kütz. +*Microcystis aeruginosa* Kütz. +

- Chamaesiphonales

*Chamaesiphon incrustans* Grunow +

- Nostocales

*Anabaena* sp. + +*Lyngbya epiphytica* Wille var. *aquaeductis* Gardner + + +*Oscillatoria amphibia* (Ag.) Gomont + + + +

## CHLOROPHYTES

## EUCHLOROPHYCÉES

- Volvocales

*Chlamydomonas* sp. + + +*Eudorina* sp. -

- Tetrasporales

*Tetraspora* sp. +

- Chlorococcales

*Closteriopsis* sp. +*Crucigenia tetrapedia* (Kirch.) W. & G. West +*Dictyosphaerium pulchellum* Wood +*Scenedesmus quadricauda* var. *maximus* W. & G.S. West +

## ULOTHRICTHOPHYCÉES

- Ulothricales

*Ulothrix* sp. +

- Chaetophorales

*Stigeoclonium* sp. +*Chaetophora elegans* (Roth) Agardh + +

- Oedogoniales

*Oedogonium* sp. + +

- Siphonocladales

*Cladophora* sp. + -

## ZYGOPHYCÉES

- Zygnematales

*Closterium venus* Kütz. +*Spirogyra* sp. + +

## EUGLÉNOPHYTES

- Euglenales

*Euglena* sp. + + +*Peranema* sp. +

*Trachelomonas* sp. +

### RHODOPHYTES

- Acrochaetales

*Audouinella violacea* (Kütz.) Harmel +

- Cryptomonadales

*Hildenbrandia rivularis* (Liebm.) Breb. +

Les algues épiphytiques se répartissent comme suit: Diatomophycées: 72; Xanthophycées: 1, Cyanophycées: 6, Euglénophycées: 3, Rhodophycées: 2, Euchlorophycées: 7; Ulothricophycées: 7.

Sullivan (1981) dénombre 83 taxons de Diatomées épiphytiques dans la mangrove. Dans la Lomme (Ardenne belge), Iserebant & Versailles (1985), à partir de 15 prélèvements d'épiphyton (5 sur *Fontinalis squamosa*, 5 sur *Scapania undulata*, 5 sur *Lemanea fluviatilis*) dénombrent, respectivement, 68, 63 et 67 taxons de Diatomées. Les macrophytes-hôtes étudiées par ces auteurs ayant été détruites par un traitement chimique. Les richesses spécifiques citées par ces auteurs concernent donc la totalité de l'épiphyton (eupériphyton et pseudopériphyton confondus); elles sont donc faibles si on les compare aux 164 taxons recensés sur les macrophytes prélevés dans l'Argens.

Cette communauté est essentiellement composée d'espèces indicatrices d'un niveau de trophie assez élevé avec:

- des espèces  $\beta$  ou amésosaprobies, ou polysaprobies, comme *Gomphonema parvulum*, *Nitzschia palea*, *Navicula cryptocephala*, *N. capitatoradiata*, *N. gregaria*.

- Des espèces calcicoles telles que *Amphora pediculus*, *Caloneis amphisbaena*, *Coconeis placenticula* var. *euglypta*, *Cymatopleura librile*, *Cymbella minuta*, *Diatoma vulgare*, *Gomphonema dichotomum*, *G. olivaceum*, *Gyrosigma spencerii*, *Melosira varians*, *Navicula tripunctata*, *Nitzschia dissipata*, *N. sigmoidea*, *Rhoicosphenia abbreviata*.

La variation temporelle de la richesse spécifique des diatomées épiphytes récoltées sur *Apium nodiflorum* est importante mais non saisonnière. On trouve de 7 à 25 taxons diatomiques; la richesse spécifique moyenne est de 11 taxons (R.S.M. = 11,2).

Plantes-hôtes	Richesse spécifique	
	de l'épiphyton	des Diatomées épiphytiques
Phanérogames	89	63
Rhodophycées (encroûtantes)	29	20
Bryophytes	27	26
Ulothricophycées (filamenteuses)	14	10

La composition de l'épiphyton est bien différente selon le type de végétal qu'elle colonise (tableau I).

Les Phanérogames hébergent les communautés les plus diversifiées, les Chlorophytes filamenteuses, les moins variées. Dans tous les cas étudiés, les diatomées qui constituent ces communautés apparaissent comme la classe d'algues la plus diversifiée (de 72 à 97% de la richesse spécifique totale).

La comparaison des densités des différents peuplements d'algues récoltées simultanément, le 6.3.1984 dans la source, souligne la pauvreté cellulaire de l'épiphyton:

Peuplements	Densités (cellules/cm <sup>2</sup> )
Epilithon	25275
Epipsammon	21
Epiphyton	128
Dérive	31

Cette pauvreté pourrait résulter d'une certaine compétition entre la plante et les algues colonisatrices.

Tableau II: Densités moyennes de l'épiphyton récolté, le 25.7.84, sur différents éléments de l'appareil végétatif d'un plant d'*Heloscladium nodiflorum*. P.S. = partie supérieure. P.M. = partie intermédiaire. P.I. = partie inférieure.

	P.S.			P.M.			P.I.		
	F.S.	F.I.	T.	F.S.	F.I.	T.	F.S.	F.I.	T.
<i>Achnanthes minutissima</i>	2	5	2	3	2	0	7	1	0
<i>A. lanceolata</i>	7	4	0	1	2	0	1	1	0
<i>Cocconeis pediculus</i>	10	4	3	11	6	4	3	1	2
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i>	8	4	5	5	2	2	2	0	0
<i>Cymbella minuta</i>	0	0	0	1	0	0	2	1	1
<i>Eunotia pectinatis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gomphonema angustatum</i> var. <i>productum</i>	0	0	4	2	1	0	3	2	1
<i>G. dichotomum</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>G. parvulum</i>	0	1	1	1	1	0	2	1	1
<i>Meridion circulare</i>	0	5	4	2	1	1	2	1	2
<i>Nitzschia dissipata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Synedra ulna</i> var. <i>ulna</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Chlamydomonas</i> sp.	0	0	3	1	0	0	0	0	0
<i>Audouinella violacea</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euglena</i> sp.	0	1	0	0	2	0	0	1	0
DENSITÉ TOTALE	32	25	24	28	17	7	22	9	7
RICHESSSE SPÉCIFIQUE	7	8	8	10	8	3	8	8	5

## CAS DES PHANÉROGAMES

La densité moyenne des cellules algales qui adhèrent à une feuille, une tige ou un plant complet de Phanérogames a été évaluée en été, période durant laquelle les Ombellifères développent fortement leur appareil végétatif. Les densités moyennes ont été calculées à partir de comptages effectués sur 10 feuilles ou 10 fragments de tiges.

Une tige (T.) feuillée d' *Apium nodiflorum* haute de 30 centimètres, entièrement immergée, a été fractionnée en 3 parties égales observées directement au microscope:

- la partie inférieure (P.I.)
- la partie intermédiaire (P.M.)
- la partie supérieure (P.S.).

Les deux faces des feuilles sont étudiées (F.S. et F.I.)

Les valeurs des densités moyennes (nombres décimaux ramenés aux valeurs entières) sont reportées dans le tableau II.

La densité de l'épiphyton croît légèrement du collet à l'apex de la macrophyte colonisée. A un même niveau de la plante, les feuilles sont recouvertes par un épiphyton plus dense et plus varié que les tiges. Les deux faces des feuilles sont colonisées de façon inégale.

La densité globale de l'épiphyton porté par un plant d' *Apium nodiflorum* a pu être ainsi estimée (6060 cellules algales). Ce résultat n'a qu'une valeur indicative, la capacité d'accueil des macrophytes étant, vraisemblablement, supérieure et sujette à de fortes variations.

Au cours de l'année, les densités de l'épiphyton fluctuent; la densité minimale moyenne est de 45 cellules par centimètre carré, la maximale de 151 (tableau III et figure 1).

Les espèces les plus abondantes sont *Cocconeis pediculus*, *C. placentula* var. *euglypta*, *Rhoicosphenia abbreviata*, *Gomphonema angustatum* var. *productum* et *G. parvulum*. Seule la première est mentionnée dans la littérature (Round, 1973; Germain, 1981), comme électivement épiphytique.

Mais l'évaluation des densités n'apporte qu'une information partielle qui mérite d'être complétée par la prise en compte de la fréquence centésimale spécifique. En référence aux travaux de Bodenheimer (1955), Bologh (1958) in Dajoz (1975) 4 groupes d'espèces peuvent être définis en fonction de leur fréquence.

ESPECES	FRÉQUENCE (F.)
CONSTANTES	$F > 50\%$
ACCESSOIRES	$25\% < F \leq 50\%$
ACCIDENTELLES	$10\% < F \leq 25\%$
SPORADIQUES	$F \leq 10\%$



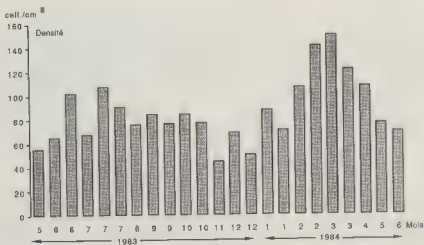


Fig. 1 - Variation saisonnière des densités (exprimées en cellules par centimètre carré) des Diatomées épiphytes récoltées sur *Heloscladum nodiflorum*.

Le tableau IV présente la fréquence centésimale des diatomées épiphytes récoltées sur les Phanérogames de la source.

Les Bacillariophycées constantes figurent parmi les espèces les plus abondantes. Viennent en tête *Cocconeis placentula* et *C. pediculus* dont certains alignements le long des nervures des feuilles sont tout à fait remarquables. L'adhésion de ces diatomées à une feuille ou à une tige est facilitée par la concavité de l'hypovalve, particulièrement accentuée chez *Cocconeis pediculus*. A ces deux espèces il faut ajouter *Rhizosolenia abbreviata*, *G. parvulum* dont on observe deux dispositifs de fixation différents (adhésion de l'hypovalve au tissu végétal grâce à un coussin de mucus ou fixation en bouquets de diatomées dont la partie postérieure du frustule sécrète un pédoncule muqueux plus ou moins long qui le fixe au substrat).

*Achnanthes minutissima*, *Eunotia pectinalis*, *Synedra ulna* bien que constantes (avec, respectivement, une fréquence centésimale de 92%, 100% et 67%) sont moins abondantes. A l'exception de cette dernière, la majorité des épiphytes sont des espèces de petite taille.

Parmi les espèces accessoires se rangent *Achnanthes lanceolata*, *Meridion circulare*, *Pinnularia viridis*. Enfin de nombreuses espèces sont sporadiques comme *Navicula cryptocephala*, *N. tripunctata*, *Nitzschia dissipata*, *N. linearis*, *Caloneis amphibaena*, *Campylodiscus noricus*, les *Amphora*, les *Cymbella*, les *Diatoma*, les *Fragilaria*, les *Gyrosigma* ou les *Suirella*.

Tableau IV: fréquence centésimale des Diatomées épiphytiques les plus fréquentes dans la source.

DIATOMÉES	FRÉQUENCE CENTESIMALE (%)
<i>Achnanthes lanceolata</i>	38
<i>A. minutissima</i>	92
<i>Cocconeis pediculus</i>	100
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i>	100
<i>Eunotia pectinalis</i>	100
<i>Gomphonema angustatum</i> var. <i>productum</i>	62
<i>G. parvulum</i>	100
<i>G. truncatum</i>	12
<i>Melosira varians</i>	21
<i>Meridion circulare</i> var. <i>circulare</i>	46
<i>Pinnula viridis</i> var. <i>viridis</i>	29
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i>	67
<i>Synedra ulna</i> var. <i>ulna</i>	67

## CAS DES MOUSSES

Le pseudopériphyton piégé par les mousses représente le peuplement le plus abondant et le plus varié (65 espèces) tandis que l'épiphyton fixé sur celles-ci se caractérise par une assez grande pauvreté spécifique avec 18 taxons dont 17 sont des diatomées (tableau I).

La densité algale de ce peuplement benthique est, d'après nos observations, plus forte sur les mousses que sur les Phanérogames. Elle est très variable au sein d'une même mousse et son évaluation par unité de surface demeure problématique.

Les algues sont souvent fixées par des pédoncules ou apparaissent comme "plantées" dans le tissu de l'hôte (cas des *Synedra* ou *Diatoma* par exemple). La composition des bouquets de diatomées est fréquemment hétérogène; ainsi on peut trouver *Gomphonema parvulum*, *Meridion circulare* et *Rhoicosphenia abbreviata* simultanément portées par différentes ramifications d'un même pédoncule muqueux.

## CAS DES ALGUES

### 1. *Hildenbrandia rivularis*

Le thalle encroûtant de cette Rhodophycée qui se présente sous forme de taches rondes, couleur lie de vin, est colonisé par un épiphyton dense (2250 cellules cm<sup>2</sup> en mars 1983) mais peu varié (20 taxons pour le même échantillon, Cazaubon & Loudiki, 1985). Il constitue un substrat dur favorable à l'installation et au maintien d'une couverture algale dense (tableau V).

### 2. Ulothricophycées

Les filaments de *Cladophora* sp. portent des colonies algales plus denses que ceux de *Oedogonium* sp. Une cellule de *Cladophora* sp. (200µm de long) peut porter jusqu'à 40 diatomées qui peuvent adhérer de toute leur hypovalve, comme

le font toujours les *Cocconeis* ou se fixer par émission à travers des pores muqueux d'un pédoncule plus ou moins long et ramifié (cas des *Rhicosphenia*).

Tableau V: densité et composition des algues épiphytiques colonisant 1cm<sup>2</sup> d'un thalle d'*Hildenbrandia rivularis* prélevé dans la source de l'Argens (mars 1983).

ALGUES	NOMBRE DE CELLULES/CM <sup>2</sup>
<b>RHODOPHYCÉES</b>	
<i>Audouinella violacea</i>	7
<b>CYANOPHYCÉES</b>	
<i>Lyngbya epiphytica</i>	850
<i>Oscillatoria amphibia</i>	150
<i>Chamaesiphon incrustans</i>	12
<b>CHLOROPHYCÉES</b>	
<i>Chaetophora</i> sp.	150
<i>Cladophora</i> sp.	341
<i>Spirogyra</i> sp.	12
<b>DIATOMOPHYCÉES</b>	
<i>Achnanthes minutissima</i>	238
<i>Amphora veneta</i>	20
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i>	160
<i>Diatoma tenue</i> var. <i>elongatum</i>	12
<i>Fragilaria capucina</i>	105
<i>Gomphonema angustatum</i> var. <i>productum</i>	10
<i>G. parvulum</i>	90
<i>Hannaea arcus</i>	1
<i>Melosira varians</i>	9
<i>Nitzschia linearis</i>	2
<i>N. palea</i>	20
<i>Rhicosphenia abbreviata</i>	18
<i>Synedra ulna</i> var. <i>ulna</i>	43
<b>DENSITÉ TOTALE</b>	<b>2250</b>

La microdistribution de ces algues varie d'une cellule à l'autre. Ainsi il n'est pas rare d'observer une cellule de *Cladophora* entièrement colonisée par une population de *Cocconeis*, la cellule voisine étant tapissée d'un peuplement diatomique plus diversifié.

La richesse spécifique n'est jamais élevée (11 ou 12 taxons) mais assez stable pour un biotope donné.

*Rhicosphenia abbreviata*, *Gomphonema truncatum*, *G. parvulum*, *Cymbella affinis* et *Meridion circulare* sont constantes sur les algues filamenteuses récoltées dans l'Argens.

### CONCLUSION

Les macrophytes hébergent un peuplement diatomique, épiphytique, moins dense et moins diversifié que les cailloux ou les blocs du même biotope.

Des végétaux contigus de ce même biotope peuvent être colonisés de manière très différente. Les Phanérogames hébergent des communautés diatomiques moins denses mais plus variées que les mousses. La distribution algale sur les feuilles et les tiges de Phanérogames, les axes feuillés de Bryophytes ou sur les cellules de macroalgues paraît anarchique. Les mousses retiennent un peuplement pseudopériphytique plus riche et abondant que le peuplement épiphytique strict, ce qui justifie le fait que l'on en fasse une analyse séparée.

Des Diatomées bien connues comme des formes électivement épilithiques telles que *Rhoicosphenia abbreviata*, *Gomphonema angustatum* ou *G. parvulum*, sont des éléments constants et abondants de l'épiphyton ce qui traduit leur caractère eurytope. La grande variabilité dans la densité des peuplements pose clairement le problème de l'échantillonnage de cet épiphyton.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CAZALBON A. & LOUDIKI M., 1985 - Écologie d' *Hildenbrandia rivularis* (Liebm.) Bréb. Rhodophyte Floridécophycée en Provence et en Corse. *Rev. Franç. Sci. de l'Eau* 4: 311-323.
- DAJOZ R., 1975 - *Précis d'Écologie*. Paris, Gauthier Villars, 3ème ed., 549p.
- GERMAIN H., 1981 - *Flore des Diatomées. Eaux douces et saumâtres*. Paris, Boubée, 444p.
- HOOPER N.M. & ROBINSON G.G.C., 1976 - Primary production of epiphytic algae in a marsh pond. *Canad. J. Bot.* 54 (24): 2810-2815.
- ISERENTANT R. & VERSAILLES A., 1985 - Comparaison des peuplements de Diatomées sur divers substrats artificiels et naturels dans la Lomme (Ardenne belge). Communication non publiée. Congrès de l'A.D.L.A.F. La Brèvine (Suisse) 28-31 juillet 1985.
- PATRICK R., 1948 - Factors effecting the distribution of Diatoms. *Bot. Rev. (Lancaster)* 14 (8): 473-523.
- ROUND F.E., 1973 - *The biology of algae*. Arnold London. 2ème édition, 278p.
- SULLIVAN M., 1981 - Community structure of Diatoms epiphytic on mangroves and *Thalassia* in Bimini Harbour Bahamas. In ROSS (Ed.), *Proceedings of the 6th Symposium on Recent and Fossil Diatoms. Budapest, septembre 1980*. Otto Koeltz Koenigstein: 385-398.
- WETZEL R.G., 1964 - A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phytoplankton in a large shallow lake. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 49 (1): 1-61.



ASPECTS ULTRASTRUCTURAUX  
DE LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE  
DANS LE POINT VÉGÉTATIF DE LA FRONDE DE  
*GRACILARIA VERRUCOSA*  
(GIGARTINALES, RHODOPHYTA)

R. KLING\*, M. PELLEGRINI\*\* et M. BODARD †

\* Université de Lille Flandres-Artois, Laboratoire d'Algologie  
et de Biologie végétale marine, U.F.R. de Biologie,  
SN2, 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex, France.

\*\* Faculté des Sciences de Luminy, Laboratoire de Biologie végétale,  
13288 Marseille Cedex 9, France.

RÉSUMÉ - Le présent travail a pour objet la recherche des critères infrastructuraux qui accompagnent l'évolution cellulaire dans le point de la fronde de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. Construit sur le type cladomien uniaxial, la fronde comprend un cladome primaire à axe long et des cladomes secondaires, tertiaires, quaternaires à axe court (= microcladome).

Sur une section longitudinale axiale, l'apex de la fronde présente trois régions: 1) le dôme apical qui est formé par l'initiale de l'axe primaire, les initiales des axes secondaires jeunes, ainsi que les cellules axiales récemment issues de l'activité de ces initiales; 2) le cortex qui résulte de la coalescence des cellules distales et subdistales des axes secondaires, tertiaires et quaternaires sous-jacents; 3) la medulla, qui est constituée par les cellules proximales de ces microcladomes.

Les cellules apicales corticales (initiales des axes secondaires, tertiaires et quaternaires âgées) se distinguent des cellules apicales du dôme (initiales des axes primaire, secondaires et tertiaires jeunes) par un plus faible rapport nucleoplasmique et par une différenciation plus accusée des plastes et des mitochondries. Les cellules axiales proximales, quel que soit leur ordre hiérarchique dans le cladomothalle, forment un ensemble homogène (tissu médullaire) dont les cellules se caractérisent en commun par une vacuolisation importante. Un trait caractéristique des cellules du dôme et du cortex est l'absence de noyaux mitotiques. Cette particularité cytologique, qui est bien documentée chez les Fucales, les Bryales et les Pteridophytes, conduit à évoquer le méristème quiescent des Spermatoxytes.

La localisation des granules floramylicifères dans l'hémisphère proximal du noyau traduit une dissymétrie structurale de la membrane nucléaire externe avec une localisation préférentielle des enzymes qui interviennent dans la polymérisation de l'amidon.

ABSTRACT - Purpose of the present work is to search for structural indications of the cellular differentiation that produce in the apex of the frond of the red alga *Gracilaria*

*verrucosa* (Huds.) Papenf. a branching system that consists of short cladomes called "microcladomes" which fasten on to primary cladome.

A longitudinal axial section in the apical region of the frond, shows three areas: 1) the apical dome that consists of the primary and secondary cladomes  $\equiv$  of the axial cells those derived from them; 2) the cortical layer or cortex which arise from the coalescence of the apical cells of the short secondary and tertiary cladomes; 3) the medulla which is formed in the inner part of the frond, with the proximal and vacuolised cells of these cladomes. The apical cells of the dome (apical cells of the aged secondary, tertiary and quaternary axes) are conspicuous by heavy nucleoplasmic ratio ( $\approx 0.6$ ), bulky nucleus and more active mitochondria and dictyosomes whereas those of the cortex (apical cells of the young secondary and tertiary axes) are noticeable by little nucleoplasmic ratio ( $\approx 0.2$ ) and more differentiated rhodoplasts and mitochondria. The proximal cells of the axes, whatever their position in the microcladome may be, are more vacuolised and make the medulla.

Mitotic nucleus in apical and also in cortical layers are conspicuous by one's absence. This would be the same by other plants as Chlorophyceae, Fucales, Bryales and by Feros where the apical cell is rarely dividing. This situation attain to perfection by the Spermato-phyta in the quiescent meristems. The asymmetrical distribution of the floridean starch vesicles around the nucleus, may related to the external nucleus envelop layer organisation and his likely function in floridean starch synthesis.

MOTS CLÉS : ultrastructure, différenciation, méristème apical, cladomothalle nu, *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf., Rhodophyta, Gigartinales.

## INTRODUCTION

L'étude du point végétatif de la fronde adulte de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf., a fait l'objet de plusieurs descriptions en microscopie photonique (Killian, 1914; Phillips, 1925; Sjoestedt, 1926; Kylin, 1930; Chadefaud, 1960; Oliveira, 1968). L'interprétation la plus récente (Kling & Bodard, 1986) peut se résumer de la façon suivante.

L'édification de la fronde de *Gracilaria verrucosa* (fig. 1) est assurée par le fonctionnement d'une cellule initiale apicale singulière de forme généralement tétraédrique. Cette cellule (A.I.), en se segmentant sur ses trois faces verticales, selon un trajet hélicomère sénestre, d'indice phyllotaxique 1/3, engendre successivement trois cellules sous-apicales (SA.I.).

La division transversale de chacune de ces cellules sous-apicales donne naissance à une cellule distale qui est l'initiale apicale d'un axe secondaire (A. II) et à une cellule proximale (AX.I) qui contribue à l'édification du filament axial primaire. Les initiales secondaires (A.II) engendrent des axes secondaires qui portent à leur tour des filaments axiaux tertiaires et quaternaires. Tous ces filaments axiaux latéraux demeurent courts, de sorte qu'on peut les considérer comme les axes de microcladomes. Quoi qu'il en soit, ces microcladomes, aussi bien que le cladome primaire qui les porte, sont dépourvus de formations pleuridiennes et appartiennent à la catégorie des cladomes nus (L'Hardy Halos, 1985). En conséquence, toutes les cellules qui participent à l'élaboration du cladomothalle de *Gracilaria verrucosa* sont des cellules axiales.

La cytologie infrastructurale du point végétatif de la fronde de *Gracilaria* reste inexplorée. De tels travaux existent cependant, chez les autres Rhodophycophytes, particulièrement les Rhodyménales (Bouck, 1962), les

Cérariales (Lichtlé & Giraud, 1969; Nonomura & West, 1980; Godin, 1985), les Bangiales (Brown & Weier, 1970), les Cryptonémiales (Borowitzka & Vesik, 1978; Cabioch & Giraud, 1982). Des travaux similaires sont connus, d'une part chez les autres Thallophytes chlorophylliens, particulièrement les Charales (Ducruex, 1968, 1979), les Fucales (Pellegrini, 1978, 1979; Prud'homme van Reine & Star, 1981; Katsaros *et al.*, 1983; Gaillard & L'Hardy-Halos, 1984), d'autre part chez les Cormophytes (Bryales: Bonnot, 1968; Sphagnales: Fabre & Orcival, 1982; Ptéridophytes: Sossountzov, 1976).

Tous ces travaux relatent l'existence d'une organisation particulière de la (ou des) cellule(s) du méristème (uni- ou pluricellulaire) apical qui s'exprime par la distribution polarisée des organites cellulaires, le rapport nucléocytoplasmique élevé, la densité du cytoplasme et la présence d'organites actifs.

Au cours du présent travail, nous nous proposons: 1) de décrire les caractéristiques infrastructurales des cellules qui constituent les axes d'ordres successifs (axes primaire, secondaires, tertiaires, quaternaires); 2) de dégager les étapes de la cytodifférenciation au sein d'un même axe (gradient d'activité cellulaire entre son pôle distal et son pôle proximal); 3) de comparer entre elles les cellules qui occupent la même position sur des axes d'ordres différents (initiales apicales, cellules sous-apicales, cellules proximales); 4) de confronter nos données à celles de la littérature sur les Rhodophycées ou sur d'autres Végétaux.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des apex de frondes, longs de 2 à 5mm, sont prélevés en septembre sur des thalles adultes de *Gracilaria* (tétrasporephyte) récoltés dans les cuvettes rocheuses ensablées du médiolittoral inférieur de la côte Est de la Manche, entre Wimereux et Wissart. Ils sont immédiatement plongés dans un mélange fixateur glutaraldéhydrique (glutaraldéhyde 25%: 6ml + tampon cacodylate 0.2 M, pH 7.4: 12ml + eau de mer filtrée à 0,2 $\mu$ m: 30ml) à la température ambiante pendant 4h. Les échantillons sont lavés dans une solution de saccharose 0,3 M et de cacodylate 0,2 M tamponnée à pH 7,4 (3 l v.v), renouvelée toutes les heures, puis laissés toute une nuit dans le dernier bain de lavage à 4°C. Après rinçage préalable dans l'eau distillée, les échantillons sont postfixés dans le tétroxyde d'osmium (2%) tamponné par le cacodylate (0.2 M) à pH 7.4 pendant 1h30. Après plusieurs rinçages dans l'eau distillée, les thalles sont déshydratés progressivement par passages successifs dans des bains d'acétone de concentration croissante et pré-inclus pendant une nuit dans le mélange d'acétone et de résine de Spurr (1969) (1 l v.v) avant d'être inclus. La polymérisation de la résine est effectuée à 60°C pendant 48h. Les coupes sont réalisées à l'aide d'un couteau de verre ou d'un diamant sur un ultramicrotome Porter-Blum ou un Reichert ultracut E et contrastées à l'acétate d'uranyle (30mn) et au citrate de plomb (15mn) selon la technique de Venable & Coggeshal (1965) puis observées à l'aide des microscopes électroniques Philips EM 300, Hitachi 600 ou JEOL 201.

## RÉSULTATS

### Les cellules de l'axe primaire (fig. 2).

La cellule apicale primaire (A.1.) (fig. 2 et 3) renferme au voisinage de la paroi, un cytoplasme dense parcouru par les travées du réticulum endoplasmique, qui se dilatent et donnent naissance à des vésicules d'exocytose (fig. 3: ve). La taille du noyau est remarquable, comparée aux dimensions de la cellule (3,3  $\mu$ m de diamètre). Le rapport nucléoplasmique, évalué à partir des surfaces, est relativement élevé (0,6). Le nucléoplasme renferme un nucléole sphérique. La chromatine condensée s'organise en plages irrégulières.

Les plastes, de forme allongée (fig. 3: P), se disposent régulièrement autour du noyau dans le cytoplasme pariétal. Le stroma est parcouru, selon le grand axe de l'organite, par 2 à 6 thylacoïdes isolés enveloppés par un thylacoïde périphérique. Il renferme des plages claires, les génophores, contenant des éléments fibrillaires d'ADN. Les images de bipartition (fig. 3: flèche double) sont rares.

Les mitochondries (mi) se répartissent uniformément dans le cytoplasme. Ce sont des organites ovoïdes dont la membrane interne se replie en nombreux tubules dilatés qui se disposent irrégulièrement dans le stroma.

Les dictyosomes (d) sont constitués par un empilement de 4 à 6 saccules dont l'extrémité est vésiculée. Les saccules distaux sont fréquemment hypertrophiés. L'association des dictyosomes avec les mitochondries est fréquente (fig. 3 et 5).

Les granules floramyliifères (A), toujours extraplastidiaux, sont peu abondants et paraissent sous la forme de plages subcirculaires claires, groupées à la base du noyau (fig. 3).

Au pôle distal de la cellule, le cytoplasme pariétal renferme quelques rares globules denses de grande taille, cernés par une plage claire et limités par une membrane (fig. 4: GL). La paroi externe, dont la structure est similaire à celle des cellules apicales; elles deviennent finalement plurinucléées dans la région interne du thalle, où elles abritent une vacuole de grande taille (fig. 8) sera envisagée plus loin.

La cellule sous-apicale primaire (fig. 2 et 3: SA.1) présente un aspect structural comparable à celui de la cellule précédente. On note toutefois une distribution plus polarisée des granules floramyliifères qui sont préférentiellement groupés au pôle proximal, sous le noyau. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'apex, les cellules axiales primaires (fig. 2: AX.1) sont de plus en plus volumineuses, de plus en plus vacuolisées; elles deviennent finalement plurinucléées dans la région interne du thalle, où elles abritent une vacuole de grande taille (fig. 11: V).

Ces cellules forment la medulla, avec les cellules proximales des axes secondaires, tertiaires et quaternaires (fig. 16: ME). Leur cytoplasme renferme tous les organites décrits plus haut, mais ils sont plus épars que dans les cellules apicale et sous-apicale.

Les plastes ont des thylacoïdes encore bien structurés, quoique vésiculisés et des phycobilisomes bien individualisés (fig. 12: ph). Les mitochondries sont nombreuses et leurs tubules dilatés (fig. 12: mi). Les profils du réticulum supportent

de nombreuses particules ribosomales (fig. 12: ER). Les dictyosomes, dont les saccules peu vésiculisés, sont faiblement actifs (fig. 12: d). Les noyaux ont une enveloppe festonnée et un nucléoplasme fibrillaire (fig. 13: N). Dans quelques cellules, des corps osmiophiles de grande taille et polyédriques (fig. 14: i) sont visibles. Les parois internes sont peu contrastées (fig. 11: pa). La lamelle moyenne forme un liseré clair, irrégulier, qui s'élargit au niveau des méats (fig. 11: me). Les synapses sont du type *Asparagopsis* (fig. 15), le bouchon synaptique (b) est finement granuleux au centre et délicatement strié dans la zone du disque synaptocyttoplasmique (ds). La membrane qui limite le bouchon (mb) se distingue nettement de la membrane synaptocyttoplasmique (ms) dont elle est séparée par un espace clair.

### Les cellules des axes secondaires jeunes.

Les cellules apicales (A.II) et sous-apicales (SA.II) des axes secondaires jeunes, c'est-à-dire les plus proches de l'axe primaire (fig. 1 et 6), offrent les mêmes particularités ultrastructurales que leurs homologues de l'axe primaire. Le cytoplasme est dense et vacuolisé. Le rapport nucléoplasmique est voisin de 0,5. Le noyau interphasique reste volumineux (3 $\mu$ m). Les plastes, peu différenciés, renferment 2 à 3 thylacoïdes. Les mitochondries (fig. 6: mi), semblables à celles des cellules axiales primaires, se localisent au voisinage des dictyosomes et des plastes. Les dictyosomes se regroupent au pôle distal des cellules. Ils sont actifs comme le laisse supposer l'aspect vésiculé des saccules qui s'empilent par 4 à 5. Les vésicules auxquelles ils donnent naissance confluent en plages claires. Le réticulum endoplasmique développe d'abondantes travées dilatées, qui donnent naissance à des vésicules d'exocytose (fig. 6: flèche double).

Au fur et à mesure de leur éloignement de la région apicale active, les cellules axiales secondaires (fig. 2: AX.II) subissent les mêmes modifications structurales que les cellules axiales primaires, à savoir augmentation progressive de la taille et passage à l'état plurinucléé.

### Les cellules des axes secondaires âgés, tertiaires et quaternaires

Les cellules apicales tertiaires (A.III) et quaternaires (A.IV), que nous avons localisées topographiquement à partir de la position supposée des cellules axiales d'ordres secondaire et tertiaire, constituent, avec les cellules apicales, des axes secondaires âgés, c'est-à-dire les plus éloignées de l'axe primaire, le cortex (fig. 8: cx et cx1). L'aspect structural de ces cellules périphériques de la fronde introduit quelques nouveautés.

Le rapport nucléoplasmique, qui est d'environ 0,5 dans l'apicale primaire et les apicales secondaires, jeunes, passe ici à environ 0,2. Le cytoplasme est toujours dense et plurinucléé (fig. 7). Les plastes sont différenciés et renferment 5 à 7 thylacoïdes. Les mitochondries sont fréquentes et restent localisées au voisinage des plastes. Les travées du réticulum parcourent le cytoplasme pariétal. Les vacuoles et les granules floramylières se regroupent au pôle distal des cellules (fig. 7). La présence de résidus membranaires dans les vacuoles (fig. 7: flèche double), suggère un processus d'autophagie. La paroi externe pluristratifiée (fig. 8) comprend de l'extérieur vers l'intérieur: une cuticule (cu) détachable à la cou-

pe, une couche moyenne fibreuse (cm), où les fibrilles s'orientent parallèlement à la surface et une couche interne claire (ci) au contact du plasmalemme qui présente de nombreuses microvillosités et paraît engagé dans un processus d'exocytose, auquel semble participer les travées du réticulum endoplasmique.

Enfin, c'est au niveau de ces axes tertiaires et quaternaires qu'apparaissent les premières synapses secondaires (fig. 9: sy.II). Ces jonctions entre cellules axiales voisines se réalisent d'abord par la formation d'une cellule intermédiaire (cit), issue par mitose, d'une cellule donatrice (cd), puis par la fusion de la cellule intermédiaire avec la cellule réceptrice (cr) (fig. 9 et 10).

L'aspect ultrastructural des cellules proximales (A.III) (fig. 1, 8 et 10) des axes tertiaires et quaternaires constituant le cortex interne (fig. 8: cxi) et des éléments périphériques de la médulla, est semblable à celui des cellules distales de ces axes (apicales tertiaires et quaternaires).

## DISCUSSION

Les résultats exposés ici sur *Gracilaria verrucosa* montrent que les cellules de l'apex ont des caractères ultrastructuraux en relation avec leur rôle et leur position hiérarchique dans le cladomothalle. Ils confortent ainsi l'interprétation antérieurement proposée pour expliquer la structure de la fronde (Kling & Bodard, 1986).

On peut essayer de dégager les aspects spécifiques de la cytologie infrastructurale dans l'apex de *Gracilaria* par comparaison avec celui d'autres Rhodophycées notamment à thalle massif, et celui d'autres Végétaux (Fucales, Bryophytes et Ptérydophytes) qui ont aussi la particularité de présenter, dans leur point végétatif, une initiale singulière tétraédrique.

**La polarité.** L'existence d'une polarité d'organisation dans les cellules actives des points végétatifs, a été démontrée tant chez les Thallophytes (Giraud & Cabioch, 1976; Ducreux, 1979, 1983; Pellegrini, 1979; Katsaros & Galatis, 1985) que chez les Cormophytes (Sossountzov, 1976). Ainsi, les corps osmiophiles des cellules apicales pleuriadiennes (Ducreux, 1979) et les statolithes des cellules rhizoïdales (Sievers, 1967) de *Chara* se localisent toujours au pôle distal des cellules. Chez *Marsilea drummondii* (Sossountzov, *loc. cit.*), les vacuoles sont abondantes au pôle distal tandis que le noyau et les plastes se regroupent au pôle proximal. Des exemples semblables se rencontrent chez les Phanérogames. Ainsi, dans la coiffe des racines de chêne (Dexheimer *et al.*, 1982), les amyloplastés s'accumulent à la base des cellules, alors que partout ailleurs ils sont diffus.

On observe aussi une polarité d'organisation dans les cellules apicale et sous-apicale primaires de la fronde de *Gracilaria*, où les vacuoles amylières se localisent au pôle proximal (fig. 3), alors que dans les cellules apicales secondaires, tertiaires et quaternaires, elles s'accumulent au pôle distal (fig. 6, 7 et 8).

**Le noyau.** Magne (1964) a fourni une description du noyau de *Gracilaria* en microscopie photonique: dans les cellules externes, il est étoilé, alors que dans les cellules corticales internes, il est suborbiculaire à ovoïde. Cette différence s'estompe en microscopie électronique à transmission, où, quelle que soit la région explorée (fig. 2 et 10), les noyaux sont tous de forme et d'aspect interphasique.

Le rapport nucléoplasmique des cellules apicales primaire et secondaires est plus élevé (RNP = 0,6) que celui des cellules apicales tertiaires et quaternaires (RNP = 0,2). Le plus surprenant, dans nos observations, est l'impossibilité d'observer des noyaux mitotiques particulièrement dans les cladomes primaire et secondaires. Des observations en mai, d'apex de frondes de *Gracilaria* cultivés *in vitro*, montrent néanmoins des cellules en mitose (Destombe & Magne, comm. pers., 1986). Ces faits plaident en faveur d'une rythmicité saisonnière, voire journalière des divisions cellulaires, qui est à corréler avec la rythmicité de croissance du thalle. Ce point reste à vérifier.

La rareté des mitoses dans les initiales apicales du thalle est signalée chez d'autres Algues: *Fucus* (Mc Cully, 1966; Lecocq *et al.*, 1980), *Chara* (Ducreux, 1968) où la cellule apicale se divise une fois tous les dix jours, *Cystoseira* (Kabbara, 1978; Pellegrini, 1978). Cette particularité (tab. 1), qui touche également le méristème de groupes plus évolués, tels les Bryophytes (Bonnot, 1968; Hallet, 1969; Berthier, 1972) et les Ptéridophytes (Hocquette & Laloux, 1960; Michaux-Ferrière, 1973; Sossountzov, 1976), n'est pas sans rappeler le comportement du méristème d'attente des Spermatophytes (Buvat, 1955; Héban *et al.*, 1978).

Groupe systématique	Texture du cytoplasme	Etat physiologique du plastidome et du vacuome	Etat physiologique du noyau
Rhodophycophytes	+	actif	quiescent (G1)
Phéophycophytes	+++	inactif	quiescent (G1)
Bryophytes	+	actif	quiescent (G1) actif (rarement)
Ptéridophytes	+++	inactif chez l'adulte	quiescent

Tableau 1. - Cytologie infrastructurale comparée des principaux organites de la (ou des) cellule(s) initiale(s) apicale(s) du point végétatif des Thallophytes et des Cormophytes. (+: peu abondant; +++: très abondant).

La structure coenocytique des cellules proximales des microcladomes tertiaires et quaternaires de la fronde de *Gracilaria* (fig. 2), est décrite de longue date (Kylin, 1930; Magne, 1964; Oliveira, 1968). Le même phénomène est connu chez des Végétaux plus évolués tels que les Bryales (Bonnot, 1968). Nous pensons, en ce qui concerne *Gracilaria*, que cette structure coenocytique résulte partiellement des fusions cellulaires de type indirecte (fig. 9 et 10). La jonction se réalise grâce à une cellule intermédiaire qui, après fusion des cytoplasmes, déverse son noyau dans la cellule réceptrice. Chez les Délessériacées, la structure coenocytique résulte, en plus, des divisions quasi-synchrones des noyaux (Abélard & L'Hardy-Halos, 1973). Les anastomoses intercellulaires avec synapses secondaires sont connues chez diverses Rhodophycées où elles concernent aussi bien les cellules uninucléées que les cellules plurinucléées. Le phénomène a été décrit chez les Cérariales (Rosenvinge, 1884; Tobler, 1907; Jungers, 1933;

L'Hardy-Halos, 1971; Abétard & L'Hardy-Halos, 1973), les Cryptonémiales (Rosenvinge, 1917), les Gigartinales (Chadefaud, 1948, 1960). Leur observation chez *Gracilaria*, qui appartient à ce dernier ordre, n'a donc rien d'étonnant. Divers auteurs suggèrent que les synapses secondaires qui se différencient, soit au cours de l'ontogenèse normale, soit au cours des processus de régénération (L'Hardy-Halos, 1983), améliorent ou reconstituent les échanges intercellulaires nécessaires au développement.

L'existence d'un transport de composés cytoplasmiques, lors de la formation des synapses secondaires, a été prouvée récemment chez une Algue rouge parasitée (Goff & Coleman, 1985). Ce type de transport pourrait également exister chez les cellules médullaires de *Gracilaria* où les synapses secondaires sont nombreuses. La structure des synapses primaires et secondaires de *Gracilaria* est proche du type *Asparagopsis* (Feldmann et al., 1977).

**Les plastes (fig. 3 et 7).** Leur structure est typiquement rhodophycéenne: présence d'un thylacoïde périphérique et de plusieurs thylacoïdes stromatiques isolés disposés parallèlement entre eux, selon le grand axe de l'organite et supportant, à leur périphérie, des phycobilisomes. L'organisation ultrastructurale du plastidome des Rhodophycées est bien documentée (Bouck, 1962; Lichtlé & Giraud, 1969; Peyrière, 1972; Lichtlé, 1973; Bisalputra, 1974; Hara & Chihara, 1974; Pueschel, 1979; Nonomura & West, 1980; Brawley & Wetherbee, 1981; Ramm-Anderson & Wetherbee, 1982; Tsekos, 1982; Pellegrini & Pellegrini, 1973; Delivopoulos & Tsekos, 1986). Dans les cellules qui constituent le dôme apical (fig. 16: DO), à savoir les apicales primaire et secondaires ainsi que leurs sous-apicales respectives, les plastes sont juvéniles et renferment 2 à 3 thylacoïdes non vésiculisés, confluant avec le thylacoïde périphérique. Par contre, dans les cellules apicales tertiaires, quaternaires et leurs sous-apicales respectives formant le cortex (fig. 16: CO) ainsi que dans les cellules axiales qui édifient la medulla (fig. 16: ME), les plastes offrent l'aspect d'organites différenciés et actifs comptant 5 à 7 thylacoïdes vésiculisés (fig. 9 et 12).

L'existence d'un plastidome juvénile dans les cellules du dôme, et d'un plastidome adulte dans les cellules du cortex et de la medulla se comprend, si on admet la fonction plus spécifiquement méristématique des cellules du dôme et celle plus métabolique (phosphoassimilation et nutrition) des cellules du cortex et de la medulla.

L'évolution de l'appareil plastidial, au cours de l'ontogenèse de la fronde des Rhodophycées, a été décrite par plusieurs auteurs (Bouck, 1962; Lichtlé & Giraud, 1969; Brown & Weier, 1970; Krugens & West, 1972; Nonomura & West, 1980; Bert, 1981).

Chez les Corallinacées, où la structure est multiaxiale (Cabioc'h & Giraud, 1982), les cellules méristématiques qui assurent la croissance de l'épithalle renferment, à côté d'un noyau volumineux, des mitochondries, des dictyosomes nombreux et actifs, ainsi que des plastes juvéniles.

Plus récemment, Godin (1985) montre, que chez la Rhodomélacée, *Laurencia obtusa*, les cellules actives du thalle (initiale apicale primaire, initiales phyllidiennes et pleuriennes) renferment des plastes juvéniles alors que les cellules axiales possèdent des plastes différenciés.

**Les granules floramylières.** La localisation des grains d'amidon floridéen à la base des noyaux (fig. 2 et 3) traduit l'existence de l'intervention de la membrane nucléaire externe dans les processus de polymérisation de l'amidon. Cette relation, déjà signalée chez *Polysiphonia* par Wetherbee & Wynne (1973), apparaît sous une forme singulière puisqu'elle n'intéresse que l'hémisphère proximal des noyaux. Elle implique une dissymétrie structurale de la membrane nucléaire externe entre l'hémisphère proximal et l'hémisphère distal des noyaux. Le rôle de l'enveloppe nucléaire dans la synthèse de substances mucilagineuses aux fonctions variées a été mis en évidence récemment (Delivopoulos & Tsekos, 1985).

**Les mitochondries.** Elles sont bien représentées et actives dans toutes les cellules de la fronde de *Gracilaria*. Comme chez les autres Rhodophycées où elles sont décrites abondamment, leur membrane interne s'invagine en de nombreux tubules souvent dilatés et orientés parallèlement au grand axe de l'organite (Bouck, 1962; Lichtlé & Giraud, 1969; Brown & Weier, 1970; Kugrens & West, 1972; Tripodi & Beth, 1976; Allen & Scott, 1977; Wetherbee, 1978; Pueschel, 1979; Tsekos & Schnepf, 1983). Ce type de structure est connu chez d'autres Thallophytes chlorophylliens particulièrement les Phéophycées (Pollock & Cassel, 1977; La Claire & West, 1978; Pellegrini, 1978) et les Chlorophycées (Burr & West, 1970; Pickett-Heaps, 1975). Chez les Protistes (Perasso, 1973), l'existence de mitochondries à tubules est une des particularités ultrastructurales les plus constantes de ce groupe.

L'association des mitochondries à d'autres organites - plastes, réticulum endoplasmique, dictyosomes - est marquante (fig. 3 et 5) dans les cellules du point végétatif de *Gracilaria*. L'association mitochondrie-dictyosome se réalise toujours par la face de formation de l'appareil de Golgi (fig. 3).

Chez les Rhodophycées, ces associations sont connues (Peyrière, 1972; Feldmann & Guglielmi, 1976; Delivopoulos & Tsekos, 1986). Des expériences de centrifugation (Peyrière, 1975) ont montré, d'une part, que l'association des mitochondries et des dictyosomes n'est pas fortuite mais structurelle et, d'autre part, que les travées du réticulum endoplasmique ont un rôle associateur. La signification physiologique de ces relations - synthèse et transport de substances - n'est plus à démontrer (Maureen *et al.*, 1974).

**Les dictyosomes.** Leur structure se rapproche de celle décrite, d'une part, dans les organes reproducteurs notamment les sporocystes, où ils sont à l'origine des vésicules fibreuses (Peyrière, 1970; Chamberlain & Evans, 1973; Scott & Dixon, 1973; Feldmann & Guglielmi, 1976; Allen & Scott, 1977; Tripodi & De Masi, 1977; Borowitzka, 1978; Wetherbee, 1978; Pueschel, 1979; Nonomura & West, 1980; Boney, 1981; Tsekos, 1981; Delivopoulos & Tsekos, 1986), d'autre part, dans les cellules végétatives et plus particulièrement dans les cellules méristématiques où ces organites sont généralement très actifs (Bouck, 1962; Lichtlé & Giraud, 1969; Hawkins, 1974). Chez *Gracilaria*, l'appareil de Golgi n'est actif (sacculés dilatés, sécrétant d'abondantes vésicules) que dans les initiales primaire et secondaires du dôme. Cette situation est donc inverse de celle observée chez le plastidome, qui est préférentiellement actif dans les initiales tertiaires et quaternaires du cortex.

L'appareil de Golgi est aussi très développé dans les cellules apicales des Phéophycées des genres *Himantalia* (Berkaloff, 1963), *Dictyota* (Gaillard & L'Hardy-Halos, 1984; Katsaros & Galatis, 1985) et *Sphaecelaria* (Prudhomme

Van Reine & Star, 1981). Chez *Cystoseira*, l'appareil de Golgi est peu développé dans l'initiale apicale, les cellules latérales et basales adjacentes, il est très actif, par contre, dans les cellules méristodermiques (Pellegrini, 1978).

Le vacuome. Contrairement aux cellules de la medulla, qui sont très vacuolisées, celles du dôme et du cortex se caractérisent comme les cellules actives du thalle de nombreuses Rhodophycophytes (Bouck, 1962; Lichtlé & Giraud, 1969; Brown & Weier, 1970; Kugrens & West, 1972; Nonomura & West, 1980; Bert, 1981; Cabioch & Giraud, 1982; Godin, 1985), par un cytoplasme dense et peu vacuolisé.

Les glyoxysomes (fig. 4; G1). Dans le cytoplasme pariétal, situé au pôle distal de l'apicale primaire, on observe de rares mais volumineux globules au contenu homogène peu dense aux électrons, entouré par un cerne clair limité par une membrane. Leur structure et leur localisation au voisinage des plastes et des mitochondries rappellent les glyoxysomes, dont on connaît le rôle dans la photorespiration et dont la physiologie a fait l'objet d'une analyse récente chez plusieurs Algues (Brechignac, 1985).

Chez les Phéophycophytes, la situation est plus complexe, puisqu'on y connaît des espèces dont la cellule apicale possède un cytoplasme dense; c'est le cas, par exemple, de *Sphacelaria* sp. (Prudhomme Van Reine & Star, 1981; Katsaros *et al.*, 1983) et des espèces dont l'initiale apicale est très vacuolisée (Pellegrini, 1978). L'initiale apicale de *Dictyota dichotoma* (Gaillard & L'Hardy-Halos, 1984) possède un cytoplasme dense, renfermant de nombreux physodes. Chez les Bryales (Bonnot, 1968), et les Sphagnales (Fabre & Orcival, 1982), l'initiale apicale a le même aspect que celle des Rhodophycophytes.

L'apicale pyramidale des Ptéridophytes (Hocquette & Laloux, 1960) est peu active et très vacuolisée, alors que la région sous-apicale, qui est en fait la zone organogène, est constituée de cellules actives qui renferment un cytoplasme dense, peu vacuolisé.

## CONCLUSION

L'étude infrastructurale du point végétatif de la fronde de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. fait apparaître des caractères originaux:

- la polarisation de la cellule apicale mère et la présence de dictyosomes hypertrophiés,
- l'analogie structurale des cellules apicales et sous-apicales des axes primaires et secondaires,
- la différenciation des cellules apicales des axes d'ordre 3 et plus,
- la localisation des enzymes de polymérisation de l'amidon dans la membrane nucléaire externe de l'hémisphère proximal du noyau.

Elle permet, de plus, de définir 3 ensembles homogènes:

- un dôme méristématique réduit à 8 cellules (apicales et sous-apicales I et II) dont les nombreux caractères de différenciation cellulaires s'opposent au schéma classique d'un méristème,

- un cortex différencié constitué par l'alternance d'apicales et de sous-apicales des rameaux d'ordre 3 et plus,
- une medulla formée de cellules les plus vacuolisées.

Cette étude sera complétée par l'infrastructure du disque basal et par l'analyse des modifications ultrastructurales qui accompagnent la mise en place de l'apex de la plantule. Les travaux en cours permettent d'annoncer, d'ores et déjà, qu'il existe des différences cytologiques entre ces diverses structures, notamment en ce qui concerne la nature et la fréquence des inclusions vacuolaires.

#### REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur plus vive reconnaissance à Madame L'Hardy-Halos, Maître de Recherche au C.N.R.S. pour ses conseils et ses critiques constructives, qui ont contribué à l'amélioration sensible du document. Ils remercient également Mademoiselle Delécourt pour ses travaux préliminaires de dactylographie qui ont facilité à l'un d'entre nous, la frappe définitive de l'article.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ABÉLIARD Ch. & L'HARDY-HALOS M-Th., 1973 - A propos de l'ontogenèse des cladomes surnuméraires et notamment des cladomes épirhizoïdiens chez quelques Délessériacées (Rhodophycées, Cérariales). *Rev. Algol. n.s.* 11: 72-90.
- ALLEN C.D. & SCOTT J.L., 1977 - Unusual dietyosome morphology and vesicle formation in tetrasporangia of the marine red alga *Polysiphonia denudata*. *J. Ultrastruct. Res.* 58 (3): 289-298.
- BERKALOFF C., 1963 - Les cellules méristématiques de l'*Himantalia lorea* (L.) S.F. Gray. Étude au microscope électronique. *J. Microscop.* 2: 213-228.
- BERT J., 1981 - Recherches anatomiques et cytologiques sur *Dilsea carnosa* (Schmidel) O. Kuntze. *Bull. Soc. Linn. Normandie* 108: 37-42.
- BERTHIER J., 1972 - Recherches sur la structure et le développement de l'apex du gamétophyte feuillé des Mousses. *Rev. Bryol. Lichenol.* 38: 421-551.
- BISALPUTRA T., 1974 - Plastids. In W.D.P. STEWART (Ed.), *Algal Physiology and Biochemistry*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 124-160.
- BONEY A.D., 1981 - Mucilage: the ubiquitous algal attribute. *Brit. Phycol. J.* 16: 115-132.
- BONNOT E.-J., 1968 - Contribution à la connaissance structurale de l'apex du gamétophyte feuillé des Bryales. Thèse de Doctorat d'État, Faculté de Dijon, 273p.
- BOROWITZKA M.A., 1978 - Plastid development and floridean starch grain formation during carposporogenesis in the coralline red alga *Lithotrix aspergillum* Gray. *Protoplasma* 95 (3): 217-228.
- BOROWITZKA M.A. & VESK M., 1978 - Ultrastructure of the Corallinales. I. The vegetative cells of *Corallina officinalis* and *C. cuvieri*. *Mar. Biol.* 46: 295-304.
- BOUCK B., 1962 - Chromatophore development, pits and other fine structure in the red alga *Lomentaria baileyana* (Harv.) Farlow. *J. Cell. Biol.* 12: 553-569.

- BRAWLEY S.H. & WETHERBEE R., 1981 - Cytology and ultrastructure. In C.S. LOBBAN & WYNNE M.J. (eds.), *The Biology of Seaweeds*, Botanical Monographs. 17: 786p., Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne.
- BRECHIGNAC F., 1985 - *Photosynthèse et photorespiration chez la macroalgue marine Chondrus crispus. Substrat carboné absorbé et nature de la prise d'oxygène.* Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Paris VII, 112p.
- BROWN D.L. & WEIER T.E., 1970 - Ultrastructure of the freshwater alga *Batrachospermum*. I - Thin section and freeze-etch analysis of juvenile and photosynthetic filament vegetative cells. *Phycologia* 9: 217-235.
- BURR F.A. & WEST J.A., 1970 - Light and electron microscope observations on vegetative and reproductive structures of *Bryopsis hypnoides*. *Phycologia* 9: 17-38.
- BUVAT R., 1955 - Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol.* 31: 595-656.
- CABIOCH J. & GIRAUD G., 1982 - La structure hildenbrandioïde: stratégie adaptative chez les Floridiées. *Phycologia* 21: 307-315.
- CHADEFAUD M., 1948 - Sur les anastomoses interfilaireuses de la Floridée incrustante *Peirocellis cruenta*. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 95: 365-367.
- CHADEFAUD M., 1960 - Végétaux non vasculaires. In *Cryptogamie "Traité de Botanique systématique"* Masson et Cie, 1: 1018p.
- CHAMBERLAIN A.H.L. & EVANS L.V., 1973 - Aspects of spore production in the red alga *Ceramium rubrum*. *Protoplasma* 76: 139-159.
- DELIVOPOULOS S.G. & TSEKOS I., 1985 - Nuclear activity in gonimoblast generative cells of the red alga *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss (Gigartinales). *Flora* 177: 309-315.
- DELIVOPOULOS S.G. & TSEKOS I., 1986 - Ultrastructure of carposporogenesis in the red alga *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Gigartinales, Gracilariaceae). *Bot. Mar.* 29: 27-35.
- DEXHEIMER J., MULLER J. et RIEDACKER A., 1982 - Étude ultrastructurale des coiffes de racines de Chêne (*Q. robur*). I. - Les pivots. *Canad. J. Bot.* 60 (5): 610-629.
- DUCREUX G., 1968 - Sur l'ultrastructure des apex des bourgeons principal et axillaire de *Chara vulgaris*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 267: 163-166.
- DUCREUX G., 1979 - Quelques aspects cellulaires des problèmes de corrélations et de morphogénèse à partir de deux exemples: *Chara vulgaris* L. et *Sphacelaria cirrosa* J. Agardh. *Bull. Soc. Bot. Fr., Actual. Bot.* 126 (2): 7-19.
- DUCREUX G., 1983 - Analyse séquentielle du fonctionnement de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* (Sphacelariales, Phaeophycées) et caractérisation des potentialités morphogénétiques des cellules initiales. *Cryptogamie, Algol.* 4 (1-2): 37-53.
- FABRE M.-C. & ORCIVAL J., 1982 - Données ultrastructurales sur les apex végétatif et sexualisé de *Sphagnum flexuosum*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., Sér. III*, 294 (22): 1073-1080.
- FELDMANN G. & GUGLIELMI G., 1976 - Ultrastructure des cellules sécrétrices des *Anthamnon* (Rhodophycées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., Sér. D*, 282 (24): 2163-2166.
- FELDMANN J., FELDMANN G. & GUGLIELMI G., 1977 - Nouvelle observation sur l'ultrastructure des synapses des Rhodophycées. *Rev. Algol.* 12 (1-2): 11-30.
- GAILLARD J. et L'HARDY-HALOS M.-Th., 1984 - Morphogénèse du *Dicryota dichotoma* (Huds.) Lamouroux (Phéophycée, Dictyotale). *Ann. Sci. Nat. Bot. Paris* 13 (6): 11-133.

- GIRAUD G. & CABIOCH J., 1976 - Étude ultrastructurale de l'activité des cellules superficielles du thalle des Corallinacées (Rhodophycées). *Phycologia* 15: 405-414.
- GODIN J., 1985 - *Biologie des Laurencia du littoral Boulonnais*. Thèse de Doctorat d'État, Univ. Lille Flandres-Artois, 259p.
- GOFF L.J. & COLEMAN A.W., 1985 - The role of secondary pit connections in red algal parasitism. *J. Phycol.* 21: 483-508.
- HALLET J.N., 1969 - Durée du cycle mitotique dans le point végétatif de *Polytrichum formosum* Hedw. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 269: 2080-2090.
- HARA Y. & CHIHARA M., 1974 - Comparative studies on the chloroplast ultrastructure in the Rhodophyta, with special reference to their taxonomic significance. *Sci. Rep. Tokyo, Kyoiku Daigaku Sec. B* 15: 209-235.
- HAWKINS E.K., 1974 - Growth and differentiation of the Golgi apparatus in the red alga *Callithamnion roseum*. *J. Cell. Sci.* 14 (3): 633-655.
- HEBANT C.R., HEBANT-MAURI R. et BARTHONNET J., 1978 - Evidence for division and polarity in apical cells of Bryophytes and Pteridophytes. *Planta* 138: 49-52.
- HOCQUETTE M. & LALOUX L., 1960 - La cellule tétraédrique de l'apex de la tige de *Polypodium vacciniifolium* Willd. n'est qu'une cellule épidermique. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 250: 744-745.
- JUNGERS V., 1933 - Recherches sur les plasmodesmes chez les Végétaux. II - Les synapses des Algues rouges. *Cellule* 42: 7-28.
- KABBARA O., 1978 - *Recherches sur la structure et le fonctionnement de l'apex végétatif dans le genre Cystoseira (Phéophycées, FUCALES)*. Thèse de Doctorat de 3ème Cycle, Univ. Paris VI.
- KATSAROS C. & GALATIS B., 1985 - Ultrastructure studies in thallus development in *Dictyota dichotoma* (Phéophycées, Dictyotales). *Brit. Phycol. J.* 20: 263-276.
- KATSAROS C., GALATIS B. & MIFRAKOS K., 1983 - Fine structural studies on the interphase and dividing apical cell of *Sphaelaria tribuloides* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 19: 18-30.
- KILLIAN K., 1914 - Ueber die Entwicklung einiger Florideen. *Z. Bot.* 6: 209-279.
- KLING R. & BODARD M., 1986 - La construction du thalle de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Rhodophyceae, Gigartinales): édification de la fronde; essai d'interprétation phylogénétique. *Cryptogamie, Algol.* 7 (3): 231-246.
- KUGRENS P. & WEST J.A., 1972 - Ultrastructure of tetrasporogenesis in the parasitic red alga *Levringiella gardneri*. *J. Phycol.* 8: 370-383.
- KYLIN H., 1930 - Ueber die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Lunds Univ. Arssk., Avd. 2, Bd 26* 6: 103p.
- LA CLAIRE J.W. & WEST J.A., 1978 - Light and electron microscopic studies of growth and reproduction in *Cutleria* (Phaeophyta). I - Gametogenesis in the female plant of *C. hancockii*. *Protoplasma* 97: 93-110.
- LECOQC F.M., HALLET J.N. & REBERTEAU R., 1980 - Contenu en DNA nucléaire et cycles cellulaires dans le méristème apical du *Fucus spiralis*. *Canad. J. Bot.* 59: 1405-1412.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1971 - Recherche sur les Céramiacées (Rhodophycées, Cérariales) et leur morphogénèse. II. - Les modalités de la croissance et les remaniements cellulaires. *Rev. Gén. Bot.* 78: 201-256.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1983 - Régénération chez les Algues. *Rev. Gén. Bot.* 90: 81-116.

- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1985 - Thalle. In *Encyclopedia Universalis* (Ed.), Paris. 2e éd. 15: 1043-1047.
- LICHTLE C. & GIRAUD G., 1969 - Étude ultrastructurale de la zone apicale du thalle de *Polyisiphonia elongata* (Rhodophycée, Floridées). Évolution des plastes. *J. Microscop.* 8: 867-874.
- LICHTLE C., 1973 - Ultrastructure du plaste de deux Rhodophycées: *Rhodochorton purpureum* (Lichtl.) Rosenv. et *Rhodothamniella floridula*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, Sér. D, 277 (18): 1865-1868.
- MAGNE F., 1964 - Recherches caryologiques chez les Floridées. *Cah. Biol. Mar. suppl.*, V (5): 467-664.
- MAUREEN E., CALLOW M.E. & EVANS L.V., 1974 - Studies on the shipfouling alga *Enteromorpha* III. - Cytochemistry and autoradiography of adhesive production. *Protoplasma* 80: (1-3): 15-27.
- MCCULLY M., 1966 - Histological studies on the genus *Fucus*. I - Light microscopy of the vegetative plant. *Protoplasma* 62: 287-305.
- MICHAUX-FERRIERE N., 1973 - Culture et comportement *in vitro* du méristème apical adulte de *Pteris cretica*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 277 (20): 2149-2152.
- NONOMURA A.M. & WEST J.A., 1980 - Ultrastructure of the parasite *Janczewskia morimotoi* and its host *Laurencia nipponica* (Ceramiales, Rhodophycées). *J. Ultrastruct. Res.* 73: 183-198.
- OLIVEIRA J.C., 1968 - Recherches sur le développement et les organes reproducteurs des *Gracilaria* de la Manche. Thèse de Doctorat de 3ème Cycle, Faculté des Sciences, Paris, 49p.
- PELLEGRINI L., 1978 - *Ultrastructure et différenciation des cellules du méristème végétatif de la Cytoseira stricta*. Thèse de Doctorat d'État, Faculté des Sciences d'Aix-Marseille II, 2 vol., 191p., 81 pl.
- PELLEGRINI L., 1979 - On the origin and development of vacuoles in promeristematic cells of *Cytoseira stricta* Sauvageau (Phaeophyta, Fucales). *Protoplasma* 101: 89-102.
- PELLEGRINI M. & PELLEGRINI L., 1983 - Particularités ultrastructurales des cellules végétatives de *Alsidium helminthocorton* (Rhodophycées, Rhodomélacées). *Ann. Sci. Nat. Bot. Paris* 5: 211-227.
- PERASSO R., 1973 - Effets de l'énucléation sur la transcription mitochondriale chez une amibe. *Expil. Cell. Res.* 81: 15-25.
- PEYRIERE M., 1970 - Évolution de l'appareil de Golgi au cours de la tétrasporogénèse de *Griffithsia flocculosa* (Rhodophycées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 270: 2071-2074.
- PEYRIERE M., 1972 - Étude cytologique de la Céramiacée *Griffithsia flocculosa* et de quelques autres Floridées. Thèse de Doctorat d'État, Univ. Paris XI, 133p.
- PEYRIERE M., 1975 - A propos des relations dictyosomes-mitochondries observées chez les Rhodophycées Floridées. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 281: 1578-1582.
- PHILLIPS R.W., 1925 - On the origin of the cystocarp in the genus *Gracilaria*. *Ann. Bot.* 39: 787-803.
- PICKETT-HEAPS J.D., 1975 - *Green Algae. Structure, Reproduction and Evolution in Selected Genera*. Ed. Sinauer, Sunderland Mass., 606p.
- POLLOCK E.G. & CASSEL R.Z., 1977 - An intracrystal component of *Fucus* sperm mitochondria. *J. Ultrastruct. Res.* 58: 172-177.
- PRUDHOMME VAN REINE W.F. & STAR W., 1981 - Transmission electron microscopy of apical cells of *Sphaecelaria* sp. (Sphaecelariales). *Blumea* 27 (2): 523-546.

- PUESCHEL C.M., 1979 - Ultrastructure of tetrasporogenesis in *Palmaria palmata*. *J. Phycol.* 15: 409-424.
- RAMM-ANDERSON S.M. & WETHERBEE R., 1982 - Structure and development of the carposporophyte of *Nemalion helminthoides* (Nemalionales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 18: 133-141.
- ROSENINGE L.K., 1884 - Bidrag til siphonia's morfologie. *Bot. Tidsskr.* 14: 153.
- ROSENINGE L.K., 1917 - The Marine Algae of Denmark. Contribution to their natural history. II - Cryptonemiales. *Mem. Acad. Roy. Sci. Lett. Danemark. Sect. Sci.*, VII (2).
- SCOTT T.L. & DIXON P.S., 1973 - Ultrastructure of tetrasporogenesis in the marine red alga *Ptilota hypnoides* (Ceramiace). *J. Phycol.* 9 (1): 29-46.
- SIEVERS A., 1967 - Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Geotropischen Reaktion. II - Die Polare Organisation des normal wachsenden Rhizoids von *Chara foetida*. *Protoplasma* 64: 225-253.
- SJÖESTEDT L.G., 1926 - Floridean Studies. *Lunds Univ. Arssk.*, N.F., II (22): 1-95.
- SOSSOUNTZOV L., 1976 - Infrastructure comparée de l'apex de bourgeons en activité et de bourgeons au repos chez une fougère *Marsilea drummondii* A. Br. *La Cellule* 71: 275-307.
- SPURR A.R., 1969 - A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26: 31-43.
- TOBLER F., 1907 - Zur Morphologie und Entwicklung von Verwachsungen in Algenthallus. *Flora* 97: 299-307.
- TRIPODI G. & BETH K., 1976 - Unusual cell structures in tumor like formation of *Gracilaria*. *Arch. Microbiol.* 108 (2): 167-174.
- TRIPODI G. & DE MASI F., 1977 - The post-fertilization stages of red algae: the fine structure of the fusion cell of *Erythrocytis*. *J. Submicr. Cytol.* 9 (4): 389-401.
- TSEKOS I., 1981 - Growth and differentiation of the Golgi apparatus and wall formation during carposporogenesis in the red alga *Gigartina teedli*. *J. Cell. Sci.* 52: 71-84.
- TSEKOS I., 1982 - Plastids development and floridean starch grain formation during carposporogenesis in the red alga *Gigartina teedli*. *Cryptogamie, Algol.* 111 (2):91-103.
- TSEKOS I. & SCHNEPF E., 1983 - The ultrastructure of carposporogenesis in *Gigartina teedli* (Roth.) Lamour. (Rhodophyceae, Gigartinales) auxiliary cell, cystocarpic plant. *Flora* 173: 81-96.
- VENABLE J.M. et COGGESHALL R., 1965 - A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 25: 407.
- WETHERBEE R., 1978 - The presence of tubular plasmalemmal structures during carposporogenesis in the red alga *Polysiphonia*. *Protoplasma* 94 (3-4): 341-345.
- WETHERBEE R. & WYNNE M., 1973 - The fine structure of the nucleus and nuclear association of developing carposporangia in *Polysiphonia novae-angliae* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 9: 402-407.

## EXPLICATION DES FIGURES

Fig. 1. - *Gracilaria verrucosa*. Le développement de la fronde est assuré par l'activité segmentogène de cellules méristématiques: une cellule initiale apicale primaire et des cellules initiales latérales secondaires, tertiaires et quaternaires. Il en résulte une structure cladomienne constituée d'un cladome principal et de cladomes latéraux courts (= microcladomes). Tous ces cladomes sont dépourvus de pleuridies (= cladome et microcladomes nus) et sont donc réduits à leur filament axial. Les nombres I, II, III, IV, ... identifient respectivement l'axe primaire (axe I) et les axes latéraux secondaires, tertiaires, quaternaires (axes II, III, IV, ...).

1, 2, 3, ...: numéros d'ordre des cellules axiales primaires (AX.I), figurées sur le schéma. AX.I, AX.II, ...: cellules axiales primaires, secondaires, ... autres que les cellules apicale et sous-apicale. SA.: cellule sous-apicale. A.: cellule apicale.

Fig. 2. - Aspect morphologique et cytologique du dôme apical, montrant les cellules apicale (A.I) et sous-apicale (SA.I) primaires, les cellules sous-jacentes de l'axe primaire (AX.I) et les cellules des axes secondaires (AX.II). La paroi externe est pluristratifiée, on reconnaît sous la cuticule (cu), la couche moyenne (cm) et la couche interne (ci).

Fig. 3. - L'initiale apicale primaire (A.I) et la cellule sous-apicale correspondante (SA.I) renferment un noyau de grande taille. Le plaste (P), situé au pôle distal de la cellule initiale, montre une constriction médiane qui suggère un processus de bipartition en cours (flèche double). Les mitochondries (mi) s'associent à la face de formation des dictyosomes (d). Les granules amylières (A) s'accumulent préférentiellement sous le noyau (N). Les profils réticulaires sont nombreux et dilatés (RE). Le plasmalemme (PL) forme d'abondantes villosités et montre des vésicules d'exocytose (flèche simple).

Fig. 4. - Détail de la cellule apicale primaire (A.I): les profils du réticulum endoplasmique (RE) sont dilatés. Les saccules golgiens (d) sont hypertrophiés. On note la présence de globules osmiophiles (GL) cernés par un liseré clair qui rappellent les glyoxysomes.

Fig. 5. - Détail de la cellule apicale primaire montrant la triple association plaste-dictyosome-mitochondrie (voir fig. 3).

Fig. 6. - Aspect d'une cellule apicale secondaire (A.II) et de la cellule sous-apicale correspondante (SA.II) renfermant des plastes d'aspect juvénile à 2 ou 3 thylacoides.

Fig. 7. - Une cellule apicale d'un axe tertiaire (A.III), probablement près de se diviser puisqu'elle renferme deux noyaux (N). Les granules amylières (A) et les vacuoles (V) confluent au pôle distal de la cellule dans laquelle on distingue en outre des formations membranaires révélatrices d'autophagie (flèche double). Les mitochondries (mi) se localisent préférentiellement dans la région proximale de la cellule.

Fig. 8. - Le cortex se différencie en un cortex externe (ex) qui est constitué par les initiales tertiaires (A.III) et quaternaires (A.IV) et un cortex interne (exi) qui compte les cellules axiales secondaires (AX.II) et tertiaires (AX.III). Toutes les cellules ont un cytoplasme dense, riche en organites. La paroi externe, qui est en continuité avec celle du dôme apical, présente la même structure pluristratifiée; la couche interne (ci) est amorphe et transparente aux électrons; la couche moyenne (cm) est fibreuse et se distingue nettement de la cuticule (cu).

Fig. 9 et 10 - Les synapses secondaires. Fig. 9. Stade de formation de la cellule intermédiaire (cit) née de la division d'une cellule donatrice (cd). Les deux cellules sont reliées par une jonction synaptique secondaire (sy.II).

Fig. 10. Etablissement d'une anastomose entre deux cellules corticales, l'une interne, l'autre externe. La cellule corticale interne qui joue le rôle de cellule donatrice (cd) a engendré une cellule intermédiaire (cit) qui est en train de fusionner (flèche double) avec la cellule corticale externe qui joue le rôle de cellule réceptrice (cr).

Fig. 11 - Une cellule médullaire: la grande vacuole centrale (V), renfermant des éléments fibro-granulaires, refoule le cytoplasme à la périphérie.

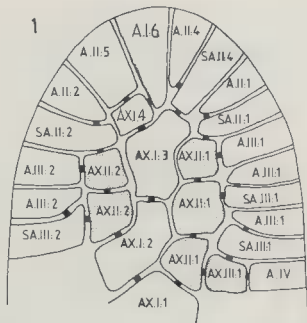
Fig. 12 à 15 - Vues partielles de cellules médullaires. Fig. 12. Dans le cytoplasme ajouré, on note la présence des travées de l'ergastoplasme (ER). Les plastes (P) et les mitochondries (mi) restent bien structurés. Les profils vacuolaires montrent des images d'autophagie (flèche double).

Fig. 13 - Le noyau (N), dont l'enveloppe est très altérée, renferme un nucléoplasme fibrillo-granulaire.

Fig. 14 - Présence d'inclusions osmiophiles à contour polyédrique (i). Les granules amylières (A) se concentrent autour du noyau.

Fig. 15 - Synapse de type *Asparagopsis* entre deux cellules médullaires. En suivant la terminologie de Feldmann *et al.* (1977), on distingue: le plasmalemme synaptopariétal (ps), le plasmalemme synaptocyttoplasmique (ms), la membrane limitant du bouchon (mb), le disque sidérophile (ds) et le bouchon (b).

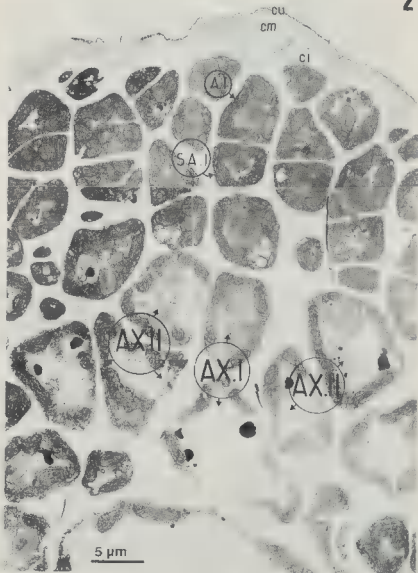
Fig. 16 - Sur le point végétatif d'une fronde vue en coupe longitudinale axiale, on reconnaît les trois régions caractéristiques: le dôme apical (DO), le cortex (CO) et la médulla (ME). La médullarisation, qui se manifeste par l'augmentation de taille des cellules et par leur vacuolisation, est progressive sous le dôme apical, tandis qu'elle est brusque sous le cortex. Il est à remarquer que la coupe ne passe pas par l'initiale apicale primaire.

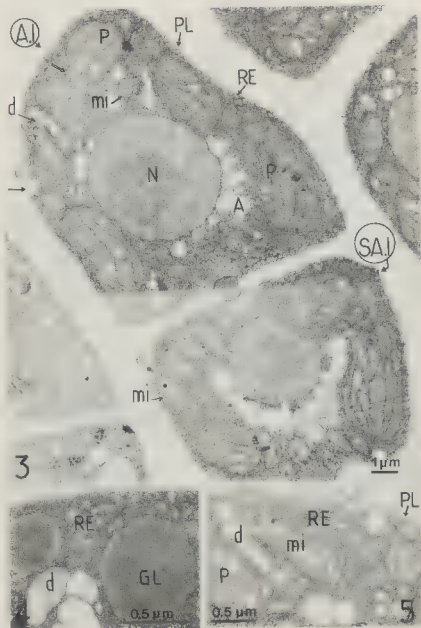


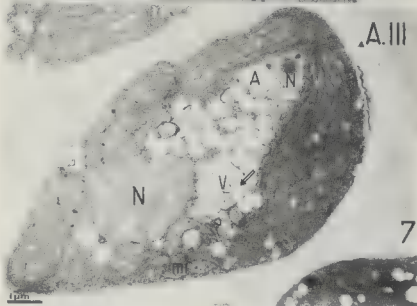
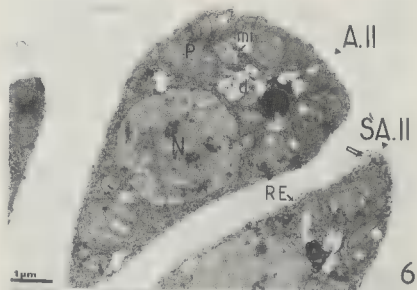
#### Abréviations utilisées sur toutes les figures

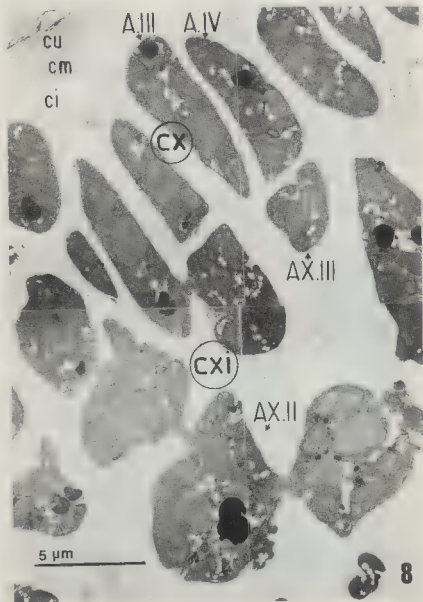
I, II, III, IV: axe primaire et axes latéraux secondaires, tertiaires et quaternaires; AX.I, AX.II, ...: cellules axiales primaires, secondaires, ...; A.: cellule apicale; (A): granule amylière; b: bouchon; cd: cellule donatrice; ci: couche interne; cit: cellule intermédiaire; cm: couche moyenne; cu: cuticule; ex: cortex externe; exi: cortex interne; d: dictyosome; DO: dôme; ds: disque sidérophile; ER: ergastoplasme; GL: globule osmiophile; i: inclusion osmiophile polyédrique; mb: membrane du bouchon; me: méat; ME: medulla; mi: mitochondrie; ms: plasmalemme synaptocyttoplasmique; N: noyau; P: plaste; pa: paroi; ph: phycobilisomes; PL: plasmalemme; ps: plasmalemme synaptopariétal; RE: réticulum endoplasmique; SA: cellule sous-apicale; sy.II: synapse secondaire; V: vacuole.

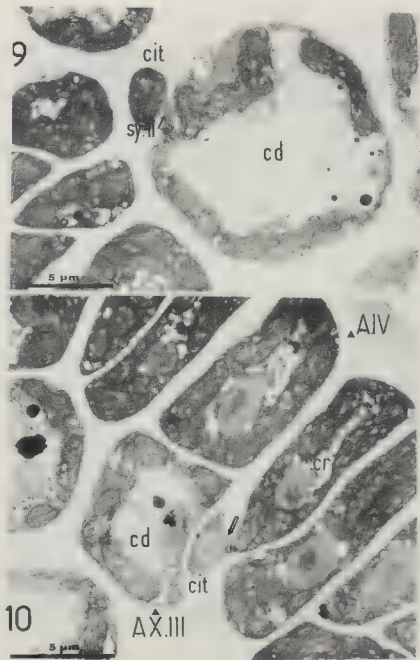
2



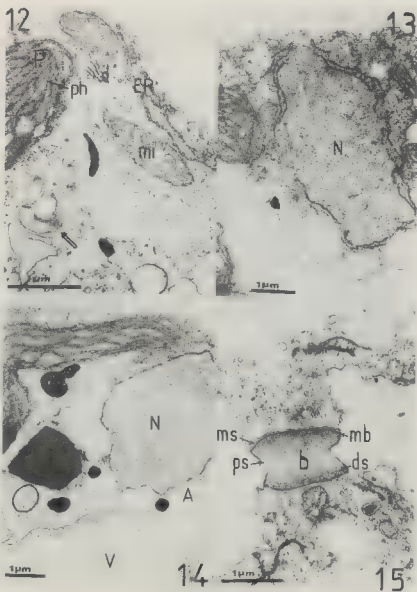


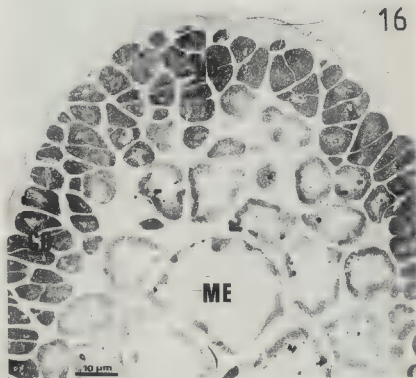












## LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DE L' *ACROCHAETIUM SECUNDATUM* (RHODOPHYCEAE, ACROCHAETIALES)

M.H. ABDEL-RAHMAN et C. BIDOUX

Laboratoire de Biologie végétale marine,  
Université Pierre et Marie Curie (Paris VI),  
7 quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05, France.

**RÉSUMÉ** - Le cycle de développement de l' *Acrochaetium secundatum* (Lyngbye) Naegeli ■ été obtenu en culture. Ce cycle est trigénétique et comprend deux générations libres à structure de nématothalle hétérotrophe: un tétrasporophyte à base discoïde monostomatique et un gamétophyte mono- ou dioïque à base unicellulaire.

**ABSTRACT** - The complete life history of *Acrochaetium secundatum* (Lyngbye) Naegeli has been obtained in culture. This cycle is trigenic and comprises two nematothallian heterotrichous free living generations: a tetrasporophyte with a monostomatic basal disc and a gametophyte with a single basal cell.

**MOTS CLÉS** : cycle de développement, culture, Rhodophycées, Acrochaetiales, *Acrochaetium*.

### INTRODUCTION

*Acrochaetium secundatum* (Lyngbye) Naegeli a été décrit par Lyngbye (1819 p.129, pl. 41, fig. B 4-6) sous le nom de *Callithamnion daviesii* β *secundatum*. L'identité de cette algue a été le sujet d'une controverse entre spécialistes; certains ont en effet considéré qu'elle constitue une espèce distincte de l' *Acrochaetium virgulatum* (Harvey) Bornet qui lui ressemble beaucoup, alors que d'autres ont proposé au contraire de les confondre (voir à ce propos Rosenvinge, 1909; Hamel, 1928; Kylin, 1944; Feldmann, 1954; Woelkerling, 1973; Dixon & Irvine, 1977; Kornmann & Sahling, 1977; Stegenga & Mol, 1980).

Cette espèce n'était, jusqu'à ce jour, connue que par des tétrasporophytes porteurs de monosporocystes et parfois de tétrasporocystes. Disposant d'une souche unialgale, il devenait intéressant d'en suivre le cycle de développement en culture, en espérant apporter un peu de clarté dans ce problème taxonomique.



## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel qui a fait l'objet de ce travail dérive de la souche n° 660 conservée au laboratoire de Biologie végétale marine. Celle-ci a été préparée en octobre 1986 à partir de monospores issues d'un fragment de thalle vivant en épiphyte sur un exemplaire de *Ceramium rubrum* (Hudson) C. Ag. récolté dans le chenal de l'Île Verte devant Roscoff (Finistère); elle est due à M. le Professeur F. Magne.

Pour les cultures expérimentales et la maintenance de la souche, on a employé le milieu ES de Provasoli (1968) modifié, dit "maigre", obtenu en réduisant au dixième les teneurs en phosphate et nitrate de la formule originale (cf. Magne, 1986). Les récipients de culture (des piluliers cylindriques en verre de 15ml à cape plastique et des boîtes à tare de 80ml) ont été soumis à un éclairage fourni par des tubes fluorescents (Mazda, type "blanc industrie") d'une énergie de 5 à 50  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , selon des photopériodes de jour long (JL), de jour moyen (JM), de jour court (JC) ou de jour très court (JTC), c'est-à-dire comportant respectivement 16, 12, 8 et 5h d'éclairage par jour, et à des températures de 10, 12, 14 et 16  $\pm 1^\circ\text{C}$ .

Les résultats ont été appréciés par examen des sujets *in vivo* sous le microscope.

## RÉSULTATS

## I. Le matériel sauvage

L'observation du matériel sauvage d'*Acrochaetium secundatum* a été effectuée sur les plantes mêmes du lot dont l'une a servi à préparer la souche n° 660.

Cette algue (Figure 3, A et B) forme de petites touffes épiphytes, hautes de (0,1)0,3 à 1,5mm. Elle est fixée par un disque basal monostromatique composé de 3 à 5 cellules (rarement plus), émettant de 1 à 4(5) filaments dressés ramifiés. Les rameaux latéraux, assez nombreux, sont composés de 1 à 10 cellules; ils sont alternes ou seconds. Les cellules sont allongées, de 8 à 10(12) $\mu\text{m}$  de diamètre pour 25 à 30(40) $\mu\text{m}$  de long; chacune contient un plaste axial (rarement pariétal) de forme étoilée (ou parfois à bord irrégulièrement découpé) et toujours pourvu d'un pyrénoïde central. Ce plaste est le plus souvent placé dans le tiers supérieur de la cellule. Des poils hyalins, terminaux ou latéraux, ont été observés.

Les monosporocystes (10-15 x 15-20 $\mu\text{m}$ ) et les tétrasporocystes à division cruciée (10-15 x 15-25 $\mu\text{m}$ ) sont ovoïdes ou sphériques; les premiers sont beau-

Fig. 1 - *Acrochaetium secundatum* (tétrasporophytes) en culture. - A à C: tétrasporophytes obtenus à partir de monospores de la souche sauvage. - D à G: différents exemples d'individus fertiles de petite taille portant des tétrasporocystes (D à F) et des monosporocystes (G). - H et I: deux exemples d'individus fertiles de grande taille portant des tétrasporocystes et des monosporocystes.



coup plus fréquents que les seconds. Les uns et les autres sont sessiles ou portés par de courts ramules de 1 à 2 cellules, et répartis irrégulièrement aussi bien sur les filaments dressés principaux que sur les rameaux latéraux.

## II. Développement obtenu à partir de la souche n° 660

### a) Développement des tétrasporophytes

La souche n° 660, issue de monospores de tétrasporophyte, est elle-même constituée de matériel tétrasporophytique. Cette souche a été entretenue (durant octobre-novembre 1986) en conditions de lumière naturelle atténuée à la température de  $12 \pm 1^\circ\text{C}$ , où elle produit des monospores en abondance. Les individus qui naissent de ces dernières sont très comparables aux échantillons de la nature; ce sont des nématothalles hétérotriches composés d'une partie prostrée en forme de disque de 3 à 5 cellules et d'une partie dressée représentée par un ou deux (rarement trois) filaments.

Les individus ainsi produits en nombre considérable ont été placés, par lots (dès décembre 1986), dans les conditions suivantes: température de 10 à  $16^\circ\text{C}$ , éclairage de 5 à  $50\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et photopériode de JL, JM, JC et JTC.

Dans toutes les conditions expérimentales employées, ces individus ont continué à produire des monospores, mais les individus nés de celles-ci ont été de taille et de forme variables selon les conditions de photopériode. Ainsi, en conditions de JL et JM (sous des éclairagements de 5 à  $50\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et à des températures de 10 à  $16^\circ\text{C}$ ) la plupart des individus sont ramifiés et de grande taille: 0,3 à 1,5mm de haut. En revanche, en conditions JC et JTC (sous éclairage de 5 à  $50\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et températures de 10 à  $16^\circ\text{C}$ ) la plupart des individus sont très peu ou non ramifiés et de petite taille: 50 à  $150\mu\text{m}$  de haut. Quelles que soient les conditions de culture, les cellules de tous les individus ont de 11 à  $14(19)\mu\text{m}$  de long sur 7 à  $8(9)\mu\text{m}$  de diamètre.

Les individus, quelles que soient leur taille et leur forme, portent des monosporocystes dans toutes les conditions utilisées de température, d'éclairage et de photopériode (Figures 1 et 3, C-G). Les monosporocystes, de  $11(13) \times 14(16)\mu\text{m}$ , sont sessiles ou se forment le plus souvent à l'extrémité d'un rameau d'une ou deux cellules courtes porté par un article quelconque des filaments dressés.

Fig. 2 - *Acrochaetium secundatum* (gamétophytes et carposporophytes) en culture. - A et B: stades de la germination de tétraspores. - C: individu végétatif. - D et E: deux individus portant des monosporocystes. - F: individu végétatif portant un poil. - G à L: gamétophytes femelles dont la cellule basale émet un (G), deux (I, K et L) ou trois (J) filaments dressés portant des carpogones et aussi des monosporocystes (H, J et K) et des poils (I). - M à Q: gamétophytes mâles dont la cellule basale émet un (M et P), deux (N et O) ou trois (Q) filaments dressés portant des spermatocystes et aussi des monosporocystes. - R: individu bisexué portant spermatocystes et carpogone. - S et T: deux individus femelles portant des carpogones, des monosporocystes et des carposporophytes.



Par contre, les tétrasporocystes, de  $12(16) \times 14(17)\mu\text{m}$ , à division cruciée, n'ont été observés qu'après 10 jours en conditions de JTC (sous éclairciment de  $50\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et température de  $12^\circ\text{C}$ ) sur des individus de petite et de grande taille (Figures 1 et 3, C-G). Ces organes sont le plus souvent sessiles et isolés, mais aussi parfois groupés par deux sur un ramule unicellulaire; ils sont répartis sur les filaments dressés de manière semblable aux monosporocystes.

### b) Développement des gamétophytes

Des individus portant des tétrasporocystes ont été isolés et mis en culture dans toutes les conditions disponibles. Toujours les tétraspores sont parvenues à maturité et ont été libérées; lors de leur germination, elles ne se vident jamais de leur contenu (Figure 2 et 4). Dans toutes les conditions employées, elles donnent naissance à des individus qui, d'une part portent des monosporocystes ovales de  $10 \times 12\mu\text{m}$ , mais aussi forment des organes sexués après 4 semaines en conditions de JC (sous éclairciments de  $10$  à  $20 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et température de  $10^\circ\text{C}$ ); ce sont donc des gamétophytes.

Les gamétophytes (Figures 2 et 4) sont constitués d'une cellule basale ovale ou sphérique de  $9-10(11) \times 10-12(13)\mu\text{m}$  qui émet un ou deux (rarement trois à cinq) filaments dressés. Les filaments dressés sont courts et constitués de 2 à 5 cellules (rarement plus); ils sont soit simples soit porteurs de courts ramules irrégulièrement disposés et formés de deux cellules (parfois plus). Les cellules sont cylindriques, de  $6$  à  $7\mu\text{m}$  de diamètre et de  $9$  à  $11\mu\text{m}$  de long. Des poils hyalins (jusqu'à  $120\mu\text{m}$  de long) terminaux ou latéraux ont été observés (Figure 2).

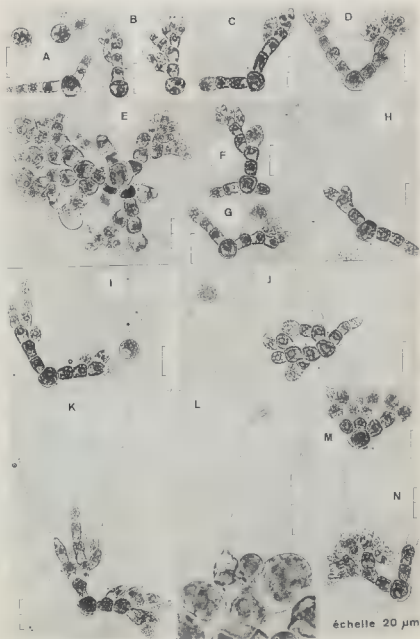
Les gamétophytes sont le plus souvent dioïques. Les carpogones, pourvus de plastes bien colorés (Figure 2, G à K), sont ovales ou lagéniformes ( $6 \times 10\mu\text{m}$ ) et surmontés d'un trichogyne de longueur variant de  $16$  à  $60\mu\text{m}$ . Ils sont sessiles ou pédicellés, placés latéralement ou parfois terminaux, sur les filaments dressés.

Les spermatocystes (de  $3$  à  $5\mu\text{m}$ ) sont généralement groupés par 2 ou 3 à l'extrémité de cellules-mères elles-mêmes regroupées en bouquets à l'extrémité des rameaux (Figures 2, O à R et 4, D à G).

La cytologie des gamétophytes est identique à la fois à celle des tétrasporophytes obtenus en culture et à celle du matériel sauvage. Les cellules contiennent un plaste unique de forme étoilée et pourvu d'un pyrénocyste central.

La fécondation a été observée (en conditions: JC,  $10$  à  $20\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $10^\circ\text{C}$ ) à de multiples occasions. Le zygote se développe en repoussant le trichogyne sur le côté; il devient moins coloré, se gonfle et se divise transversalement en formant deux cellules (Figure 2 S) primaires dont la terminale devient un carposporocyste tandis que la cellule basale produit ensuite d'autres carposporocystes (Figure 2 T). Les carposporocystes sont ovales de  $7 \times 10\mu\text{m}$ .

Fig. 3 - *Acrochaetium secundatum* (tétrasporophytes). - A et B: matériel sauvage origine de la souche n° 660. - C à G: matériel en culture. C à F: tétrasporophytes adultes portant des tétrasporocystes. - G: tétrasporocyste.



Les carpospores, lors de leur germination, ne se vident jamais de leur contenu. Elles donnent naissance au disque basal d'un nouveau tétrasporophyte.

### DISCUSSION

Les résultats obtenus au cours de ce travail conduisent à des considérations sur le cycle de développement, la position systématique et l'écophysiologie de l'*Acrochaetium secundatum*.

En ce qui concerne le cycle de développement de cette espèce, il comprend, outre des tétrasporophytes qui semblent correspondre à l'état de l'algue telle qu'elle a été rencontrée jusqu'ici dans la nature, des gamétophytes indépendants naissant des tétraspores. Ce cycle est hétéromorphe, le gamétophyte étant constitué d'une base unicellulaire émettant des filaments dressés très peu nombreux, alors que le tétrasporophyte comporte un disque basal émettant un nombre limité de filaments dressés ramifiés. En outre, la formation d'un carposporophyte portant des carpospores fonctionnelles au cours de ce cycle montre que celui-ci est trigénétique et très vraisemblablement haplo-diplophasique (bien que la taille très exigüe des noyaux n'ait pas permis d'y dénombrer les chromosomes).

En ce qui concerne la position systématique de cette espèce, ainsi qu'il a été dit dans l'introduction, les phycologues sont partagés. En fait, les deux espèces *secundatum* Lyngbye et *virgatulum* Harvey sont, d'après les descriptions originales (voir Lyngbye, 1819; Harvey, 1833), morphologiquement très proches l'une de l'autre. Elles présentent toutefois de légères différences dans la taille et le mode de ramification des thalles ainsi que dans les dimensions cellulaires, *virgatulum* étant des deux algues la plus ramifiée et la plus robuste. Les algologues, en attribuant plus ou moins d'importance à ces différences, ont été amenés soit à voir dans ces deux algues deux espèces distinctes, soit à les confondre sous un seul taxon.

Ainsi, Rosenvinge (1909, pp. 109-112, sous le nom de *Chantransia virgatula* f. *secundata*) et Hamel (1928, p. 150, sous le nom d'*Acrochaetium virgatulum* f. *secundatum*) l'ont considérée comme une forme d'*Acrochaetium virgatulum*. Woelkerling (1973, pp. 375-582, sous le nom de *Colaconema secundata*), après l'examen des échantillons-types en herbier, a admis l'opinion précédente en donnant la priorité comme nom d'espèce à *secundata* sur *virgatula* (voir aussi Stegenga & Mol, 1980).

Par contre, Kylin (1944, p. 19, sous le nom de *Chantransia secundata*), Feldmann (1954, p. 68, sous le nom d'*Acrochaetium secundatum*), Dixon &

Fig. 4 - *Acrochaetium secundatum* (gamétophytes) en culture. - A: stades de la germination de tétraspores et un individu végétatif. - B à G: individus mâles portant des spermatocystes (à l'extrémité de cellules-mères) et monosporocystes. - H à K: individus femelles portant des carpogones et des monosporocystes. - L: détail d'un carpogone et des monosporocystes. - M: individu asexué portant des monosporocystes. - N: individu bisexué portant spermatocystes et carpogone.

Irvine (1977, pp. 114-115, sous le nom d' *Audouinella secundata*) et Kormann & Sahling (1977, p. 176, sous le nom d' *Acrochaetium secundatum*) ont préféré conserver à cette espèce un statut bien distinct de l' *Acrochaetium virgatulum*, tout en admettant que la détermination exacte de certains individus soit très difficile.

On doit remarquer que la controverse précédente n'a porté que sur les caractères morphologiques d'une seule des générations du cycle (le tétrasporophyte), alors qu'il est souhaitable de prendre en compte l'ensemble des caractères morphologiques que peut présenter une espèce. En fait, l' *Acrochaetium virgatulum* a été étudié en culture par Borsje (1973), qui a montré l'existence chez cette espèce de deux générations libres (un gamétophyte à base unicellulaire et un tétrasporophyte), mais malheureusement ce travail resté à l'état de résumé ne fournit aucune information suffisamment précise pour tenter d'approfondir la comparaison entre l' *A. virgatulum* et l' *A. secundatum* étudié ici. Il sera donc nécessaire d'étudier parallèlement les deux espèces en culture et jusque là nous préférons les considérer comme spécifiquement distinctes.

En ce qui concerne l'écophysiologie de l' *A. secundatum*, nos résultats montrent que les individus de cette espèce, sous la forme de gamétophytes et de tétrasporophytes, doivent durant toute l'année trouver à Roscoff des conditions favorables à leur croissance et à leur multiplication par le moyen de monospores. Toutefois, il semble plus indiqué de rechercher les individus de cette espèce porteurs d'organes reproducteurs (gamétocystes ou tétrasporocystes) entre janvier et mars, et surtout en février où les conditions (JC; température 10°C; cf. Latrouite & Raguènes, 1985) sont les plus favorables à la formation de ceux-ci.

Enfin, le développement complet obtenu sans difficulté en l'absence de toute autre espèce au cours des cultures est une preuve qu'il n'existe, au moins chez cette espèce, aucun rapport obligatoire entre l'hôte et l'épiphyte. On doit donc pouvoir rencontrer les deux générations libres, gamétophyte et tétrasporophyte, sur des algues-supports très diverses; rien que dans la région de Roscoff, Feldmann (1954, p. 68) en indique déjà un certain nombre sur lesquelles ont été rencontrés au moins les tétrasporophytes.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement M. le Professeur Francis Magne pour l'aide patiente et si aimable qu'il a bien voulu nous prodiguer au cours de l'expérimentation et de la rédaction de cet article.

## BIBLIOGRAPHIE

- BORSJE, W.J., 1973 - The life history of *Acrochaetium virgatulum* (Harv.) J. Ag. in culture. *Brit. Phycol. J.* 8: 204-205 (Abst.).
- DIXON P.S. & IRVINE L., 1977 - Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. Rhodophyta. Part I. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Londres, xi-251 p.
- FELDMANN J., 1954 - Inventaire de la flore marine de Roscoff. Algues, Champignons, Lichens et Spermatophytes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff.* (suppl. 6), 152 p.
- HAMEL G., 1928 - Floridées de France V. *Rev. Algol.* 3: 99-158.
- HARVEY W.H., 1833 - Algae. II. Confervoideae. In W.J. HOOKER, (Ed.), *The English Flora of Sir James Edward Smith*, class. 24, Cryptogamia vol. 5, Londres, pp. 322-401.
- KORNMANN P. & SAHLING P.H., 1977 - Meeresalgen von Helgoland. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 29: 1-289.
- KYLIN H., 1944 - Die Rhodophyceen der Schwedischen westküste. *Acta Univ. Lund., N.F.* 40: 1-104.
- LATROUITE D. & RAGUENES G., 1985 - Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1971 à 1982. *Cah. Biol. Mar.* 26: 223-237.
- LYNGBYE H.C., 1819 - *Tentamen Hydrophytologiae Danicae*, Copenhagen, 248 p.
- MAGNE F., 1986 - Anomalies du développement chez *Antithamnionella sarniensis* (Rhodophyceae, Ceramiaceae). I: Formation et début du développement des tétraspores. *Cryptogamie Algol.* 7: 135-147.
- PROVASOLI L., 1968 - Media and prospects for the cultivation of marine algae. In A. WATANABE & A. HATTORI (Eds.), *Cultures and collection of Algae*, Proc. U.S. - Japan Conf. Hakone, septembre 1966. Sec. Plant Physiol. pp. 63-75.
- ROSENVINGE L.K., 1909 - The marine algae of Denmark. I. Rhodophyceae. I. *Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr. (Afd. 7. Raekke)*, 7: 1-151.
- STEGENGA H. & MOL I., 1980 - De Acrochaetiaceae een roodwierenfamilie van de Nederlandse Kust. *Wet. Meded. K. ned. natuurh. Veren.*, 142: 1-30.
- WOELKERLING W.J., 1973 - The *Audouinella* complex (Rhodophyta) in the western Sargasso Sea. *Rhodora* 75: 78-101.



FIXATION DU CARBONE A L'OBSCURITÉ  
CHEZ *FUCUS SERRATUS*, *FUCUS VESICULOSUS*  
(PHEOPHYCÉES, FUCALES)  
ET *CHONDRUS CRISPUS*  
(RHODOPHYCÉES, GIGARTINALES).

A. COUDRET\*, F. FERRON\*\*, P. JOLIVET\*\* et G. TREMBLIN\*\*\*

\* Laboratoire de Photomorphogenèse, U.A. 45  
Université de Clermont-Ferrand II, 4, rue Ledru  
63038 Clermont-Ferrand Cedex, France.

\*\* Laboratoire de Chimie biologique et de Photophysiology,  
Institut National Agronomique, Centre de Grignon  
78850 Thiverval-Grignon, France.

\*\*\* Laboratoire de Physiologie Végétale,  
Faculté des Sciences, Université du Maine  
72017 Le Mans Cedex France.

RÉSUMÉ - L'intensité de l'incorporation à l'obscurité du  $^{14}\text{CO}_2$  et la vitesse d'apparition de métabolites marqués sont suivies chez trois macroalgues de la zone intertidale: *Fucus serratus* L., *Fucus vesiculosus* L. et *Chondrus crispus* Stackhouse.

La cinétique des réactions succédant à la fixation du  $\text{CO}_2$  varie suivant les espèces étudiées et seuls deux métabolites, l'aspartate et le glutamate, sont présents dans les trois cas. Chez les algues brunes, une quantité importante de  $^{14}\text{CO}_2$  est rapidement incorporée dans le glycerate, alors que l'on ne retrouve pas d'acides organiques marqués chez l'algue rouge; aussi quelques hypothèses sur les éventuelles liaisons métaboliques sont proposées.

Pour la fixation du  $\text{CO}_2$  à l'obscurité, il se confirme l'existence d'un métabolisme commun aux *Fucus*, différent de celui du *Chondrus crispus*. La principale originalité de ce métabolisme du carbone à l'obscurité est, surtout chez les algues brunes, son incorporation rapide, continue et intense dans un composé à cinq atomes de carbone: le glutamate; c'est pourquoi, parmi les espèces étudiées ici, le *Fucus serratus*, qui présente le plus fort taux de  $\beta$ -carboxylation avec une intense incorporation du  $^{14}\text{C}$  dans le glutamate, sera retenu comme modèle lors d'études complémentaires pour préciser les éventuelles particularités de ce métabolisme.

ABSTRACT - The intensity of the short term rate of dark  $^{14}\text{CO}_2$  incorporation was studied in three species, *Fucus serratus* L., *Fucus vesiculosus* L. and *Chondrus crispus* Stackhouse of intertidal algae and the kinetics of the production of some radioactive metabolites in these conditions were determined. In all the species studied carbon dioxide was assimilated at different levels, but only two common labelled metabolites, aspartate and glutamate, were

found. An important level of radiocarbon was quickly incorporated into glycerate by the brown algae, but not into the organic acids in the red; the hypothesis of possible metabolic filiations are discussed hereafter. So we confirm that in *Fucus* common metabolic pathways operate for the dark fixation of carbonate, but different in *Chondrus crispus*.

The common originality of this non-photosynthetic metabolism is, in brown seaweeds, the early, intense, and continuous  $^{14}\text{C}_2$  incorporation into a compound with five carbon atoms: the glutamate. One of the species, *Fucus serratus*, which present an important level of  $\beta$ -carboxylation and an intense carbon fixation in glutamate, could be used to study the characteristics of this metabolism.

**MOTS CLÉS :** Carboxylation, obscurité, métabolisme, *Chondrus crispus*, *Fucus serratus*, *Fucus vesiculosus*.

**ABRÉVIATIONS:** GDH: glutamate deshydrogénase; GS: glutamine synthétase; GOGAT: glutamine 2-oxoglutarate amino-transférase; OAA: oxaloacétate; PEP: phosphoenolpyruvate

PEPCK: phosphoenolpyruvate carboxykinase.

## INTRODUCTION

La propriété de fixer du  $\text{CO}_2$  à l'obscurité a été précédemment démontrée chez de nombreuses algues marines (Akagawa *et al.*, 1972a et b; Graigie, 1963; Joshi *et al.*, 1962; Kremer, 1981). En particulier chez les Phéophycees, il est maintenant bien connu que cette fixation obscure peut représenter une part importante (jusqu'à 20%) de la fixation photosynthétique du  $\text{CO}_2$  (Kremer, 1979; Kremer, 1981). Récemment, certains d'entre nous (Coudret *et al.*, 1987) l'ont confirmé chez une algue brune méditerranéenne *Cystoseira elegans* Sauvageau.

Dans ces conditions particulières de fixation non-photosynthétique du carbone, quelques auteurs ont tenté d'en préciser les voies métaboliques; l'identification des métabolites formés est le plus souvent réalisée après de longues périodes d'incorporation (au moins 10 min), ne permettant pas d'étudier leurs cinétiques d'apparition (Joshi *et al.*, 1962; Penot *et al.*, 1985; Willenbrink *et al.*, 1979). Lors d'incorporation de  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  durant de courtes périodes (15 s), Coudret *et al.* (1987), chez *Cystoseira elegans*, ont montré que les métabolites rapidement formés à l'obscurité étaient non seulement le malate et l'aspartate (principaux dérivés de la production primaire d'OAA après  $\beta$ -carboxylation du PEP comme chez les plantes supérieures), mais aussi le glutamate; cette incorporation du  $^{14}\text{CO}_2$  dans le glutamate avait été déjà signalée chez des algues brunes et rouges (Joshi *et al.*, 1962; Penot *et al.*, 1985) mais pour des temps de charge plus longs (respectivement 60 et 30 min.).

Pour d'assez courtes périodes de charge, à notre connaissance, seuls Craigie (1963), puis Akagawa *et al.* (1972b), sur des algues brunes ont montré que, parmi les produits initiaux formés à l'obscurité, deux acides aminés, l'aspartate et le glutamate et un acide organique, le citrate (mais pas le malate) sont fortement marqués.

Aussi, l'intensité et la cinétique de l'incorporation obscure du  $^{14}\text{CO}_2$  dans les métabolites proches de la fixation primaire sont suivies ici pour des espèces (deux algues brunes et une algue rouge) se développant dans des conditions très différentes des cystoseires précédemment étudiées; soumises dans leur milieu na-

turel au balancement des marées et à des niveaux d'éclairement moins élevés et plus fluctuants, elles présentent de plus par rapport à la cystoseire, un impact écologique de plus grande importance (aire de répartition plus étendue et intense production de biomasse).

Afin de faciliter une éventuelle comparaison des résultats, les conditions expérimentales d'exposition au  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  durant de courtes périodes et à l'obscurité restent celles précédemment retenues pour les cystoseires (Coudret *et al.*, 1987).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1 - Matériel végétal

Les thalles de *Fucus serratus* L., de *Fucus vesiculosus* L. et de *Chondrus crispus* Stackhouse utilisés ont été récoltés près d'Arromanches (Calvados - France). Transportés au laboratoire, ils sont nettoyés puis placés en immersion constante durant deux semaines en aquarium rempli d'eau de mer (filtrée et continuellement aérée), prélevée dans la zone de récolte des algues. La température de l'eau est de 15°C et un éclairage moyen, de 100  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  est fourni 15h sur 24 (Licor, 400-700 nm).

### 2 - Incorporation à l'obscurité du $^{14}\text{C}$ dans la matière organique et étude des métabolites formés.

Chez les *Fucus*, la plus forte capacité à fixer le carbone à l'obscurité est observée dans les parties terminales en croissance (Kuppers & Kremer, 1978); aussi pour les trois espèces étudiées, des fragments de thalle (1g de matière fraîche) sont prélevés dans ces parties en croissance active, puis préconditionnés 2h en eau de mer à 15°C sous lumière saturante (800  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) avant d'être placés à l'obscurité. Après 2h de conditionnement en chambre noire, les fragments sont transférés, durant des temps de charge variables (15, 45, 120, 360 ou 1200s), dans de l'eau de mer contenant du  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  (370 KBq  $\text{ml}^{-1}$ , radioactivité spécifique 20 CiBq  $\text{mmoles}^{-1}$ ), puis après rinçage rapide, ils sont plongés dans l'azote liquide. Les métabolites issus des carboxylations et des réactions qui les suivent, sont extraits dans l'éthanol  $\approx$  50% (v.v, dans l'eau) en présence de Dowex 50 (forme  $\text{H}^+$ ), de NaF et de  $\text{KBH}_4$ , puis ils sont séparés par électrophorèse à haut voltage et chromatographie sur couche mince (Coudret *et al.*, 1985). La radioactivité incorporée est mesurée par scintillation liquide après identification des substances isolées par autoradiographie.

La radioactivité incorporée dans la fraction insoluble est mesurée et comparée à celle de la fraction soluble; les résultats ne sont pas pris en compte car le pourcentage de radioactivité incorporée dans cette fraction insoluble représente toujours moins de 1% de la radioactivité incorporée dans la matière organique totale.

Les résultats (moyenne de 2 ou 3 répétitions) sont exprimés en nombre d'impulsions par minute (ipm) par milligramme de matière végétale fraîche ou en

pourcentage de la radioactivité totale incorporée à l'obscurité dans la matière organique soluble.

L'acide glutamique est dosé selon la méthode préconisée par Boehringer, Mannheim dans laquelle le NADH formé lors de l'action de la glutamate deshydrogénase sur l'acide glutamique est suivi colorimétriquement (Beutler & Michal, 1974).

## RÉSULTATS

### I - Incorporation du $^{14}\text{C}$ dans la matière organique soluble.

Le taux de  $^{14}\text{CO}_2$  fixé dans la matière organique soluble, suivi entre 15 et 1200s d'exposition au  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  augmente en fonction du temps chez les trois espèces étudiées (Figure 1).

La cinétique d'incorporation du  $^{14}\text{CO}_2$  est identique chez les trois espèces lors des premiers temps de charge (15, 45 et 120s); pour de plus longues périodes

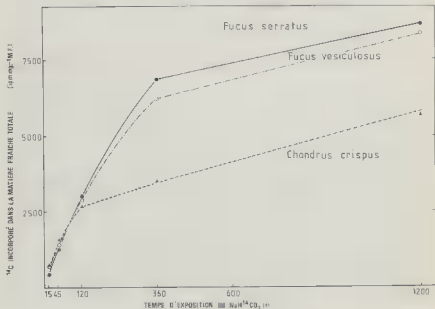


Fig. 1 - Radioactivité incorporée (en ipm par milligramme de matière fraîche) dans la matière organique soluble en fonction du temps de charge (secondes) avec  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ .

(360 et 1200s) l'incorporation du  $^{14}\text{CO}_2$  augmente de façon similaire chez les *Fucus*, et plus modérément pour le *Chondrus crispus*.

## 2 - Incorporation du $^{14}\text{C}$ dans les métabolites.

Chez les trois algues étudiées et durant ces courtes périodes de charge, seulement quelques acides aminés et quelques acides organiques sont marqués (Figure 2).

Chez les *Fucus*, cinq métabolites sont identifiés avec des taux de radioactivité très différents: dès 15s de charge, trois composés chez lesquels l'incorporation du

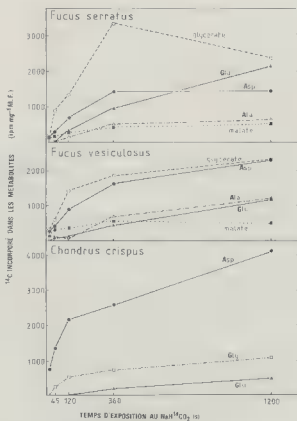


Fig. 2 - Radioactivité incorporée (en ipm par mg de matière fraîche) dans les différents métabolites en fonction du temps de charge (secondes) avec  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ . - Glu (glutamate), Asp (Aspartate), Ala (Alanine), Gly (glycine).

Algue	Composé	Temps d'exposition au NaH <sup>14</sup> CO <sub>3</sub> (s)				
		15	45	120	360	1200
<i>Fucus serratus</i>	Glycérate	46	72	45	49	27
	Aspartate	32	14	27	21	19
	Malate	22	14	9	6	6
	Glutamate	0	0	11	14	25
	Alanine	0	11	5	6	2
<i>Fucus vesiculosus</i>	Glycérate	45	42	48	30	29
	Aspartate	36	30	30	26	29
	Malate	19	22	15	8	6
	Alanine	0	3	4	11	14
	Glutamate	0	5	5	7	14
<i>Chondrus crispus</i>	Aspartate	100	85	80	74	73
	Glycine	0	15	20	24	19
	Glutamate	0	8	0	5	6

Tableau 1 - Répartition du <sup>14</sup>C dans les principaux métabolites identifiés (en p. 100 de la radioactivité totale incorporée à l'obscurité) en fonction du temps de charge avec NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub>.

<sup>14</sup>C est respectivement décroissante (le glycérate, l'aspartate et le malate), puis, plus tardivement deux acides aminés (le glutamate et l'alanine) chez lesquels les taux d'incorporation du <sup>14</sup>C sont similaires pour le *Fucus vesiculosus* et plus élevés dans le glutamate pour le *Fucus serratus*.

Chez l'algue rouge, *Chondrus crispus*, quel que soit le temps de charge (dans la gamme utilisée ici), on ne trouve du <sup>14</sup>C en quantité mesurable que dans des acides aminés (aspartate, glutamate et glycine), avec une part très importante dans l'aspartate (73%) et des niveaux beaucoup plus faibles dans la glycine et le glutamate (respectivement 19 et 8% pour la plus longue période de charge).

Si, après 20 min. d'incubation des thalles avec NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub>, nous comparons la part relative du <sup>14</sup>C incorporé dans l'ensemble des métabolites (tableau 1), il est possible de déterminer le principal produit marqué et accumulé en fin de charge pour chaque espèce: l'aspartate domine nettement chez le *Chondrus crispus*, le glutamate et le glycérate chez le *Fucus serratus*, le glycérate et l'aspartate chez le *Fucus vesiculosus*; le malate n'est trouvé que chez les algues brunes, sa part relative diminuant de plus en plus lorsque le temps de charge augmente.

## INTERPRÉTATION ET CONCLUSIONS

La capacité d'assimiler le CO<sub>2</sub> à l'obscurité, donc indépendamment de la photosynthèse est fréquemment observée, aussi bien chez les macroalgues que chez les microalgues; de plus, comparées aux algues rouges et vertes, les algues brunes présentent généralement une plus grande capacité à fixer le CO<sub>2</sub> en ab-

sence de lumière (Kremer & Koppers, 1977). C'est ce que nous observons chez les trois espèces étudiées ici (une algue rouge et deux algues brunes).

Toutefois, comme Joshi *et al.* (1962) nous pensons que cette généralisation est un peu rapide, cela ne semblant pas toujours le cas: dans nos expériences, si le taux de radioactivité incorporée à l'obscurité est important et équivalent chez les deux espèces de *Fucus*, il est loin d'être négligeable chez *Chondrus crispus*; de plus pour des conditions expérimentales identiques, *Chondrus crispus* fixe plus de carbone, quel que soit le temps de charge, que deux espèces de cystoseire expérimentées par ailleurs: *Cystoseira elegans* (Coudret *et al.*, 1987), *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) C. Ag. (résultats non publiés). En accord avec les travaux de Craigie (1963), ces différences de comportement peuvent s'expliquer par les prétraitements lumineux subis par les thalles antérieurement à la fixation obscure de  $^{14}\text{CO}_2$ : courte période d'éclairement, voire absence totale d'éclairement dans les travaux de Kremer & Koppers (1977), alors que dans ce travail nous saturons la photosynthèse durant 2h, avant de passer en phase obscure; d'autres causes de variabilité des résultats peuvent provenir de l'état nutritionnel des thalles, ou encore de leur stade de développement au moment des mesures.

Pour les courtes périodes de charge utilisées la presque totalité de la radioactivité incorporée est retrouvée dans la fraction hydro-alcoolique sous forme d'acides aminés et d'acides organiques pour les *Fucus* et uniquement sous forme d'acides aminés pour le *Chondrus crispus*.

Chez le *Fucus serratus*, hormis pour le glutamate, tous les métabolites identifiés présentent des pools saturés après 5 min de charge, ce que l'on n'observe pas chez le *Fucus vesiculosus* sauf pour le malate. Pour la mise en évidence d'éventuelles filiations métaboliques lors des cinétiques de charge, la radioactivité incorporée dans chaque métabolite est exprimée en pour cent de la radioactivité totale mesurée (tableau I). Conformément aux hypothèses proposées pour la cystoseire (Coudret *et al.*, 1987), la synthèse rapide et intense de malate et d'aspartate (55% de la radioactivité totale après 15s) pourrait résulter de la formation préalable d'OAA par carboxylation du PEP comme cela est généralement admis aussi bien chez les végétaux supérieurs que chez les algues (Kremer & Koppers, 1977). La part importante prise par le glycérate parmi les métabolites après 15s de charge s'explique plus difficilement, peut-être provient-il, directement de l'aspartate par décarboxylation comme l'ont décrit Kulkarni & Nimbalkar (1973) chez *Gracilaria corticata* J. Ag.; le glutamate et l'alanine, qui apparaissent plus tardivement, mais qui représentent une part de plus en plus importante dans l'incorporation du  $^{14}\text{C}$  résulteraient de l'aspartate par transaminations successives (hypothèses proposées pour la cystoseire); les sources de l'azote nécessaire à la formation de ces composés pouvant être le pool interne d'acides aminés libres, et ou du  $\text{NH}_4^+$  directement prélevé dans l'eau de mer grâce à une éventuelle activité de la GDH ou du système GS-GOGAT. Quoi qu'il en soit, ces filiations restent hypothétiques, la redistribution du  $^{14}\text{C}$  semblant se faire non seulement à partir de l'aspartate mais aussi et surtout du malate. Chez le *Fucus vesiculosus* on observe la même évolution avec une disparition plus lente de la radioactivité incorporée dans l'aspartate et un marquage plus précoce du glutamate et de l'alanine (après 45s de charge).

Chez le *Chondrus crispus* le  $^{14}\text{C}$  ne s'incorpore après les durées de charge utilisées que dans trois acides aminés (aspartate, glycine et glutamate) dont les

pools ne sont pas saturés même après 20 min. (fig. 2). La filiation semble plus évidente que pour les algues brunes, puisque la radioactivité incorporée en totalité dans l'aspartate (tableau I) lors de la plus courte charge diminue ensuite au profit de la glycine puis plus tardivement et de façon moins intense au profit du glutamate. La principale différence avec les *Fucus* est qu'aucun acide organique n'apparaît marqué pour les temps de charge utilisés.

Comme chez d'autres Phéophycées (Craigie, 1963; Akagawa *et al.*, 1972b), nous confirmons pour les espèces étudiées ici, que l'aspartate et le glutamate sont les premiers acides aminés marqués lors de la fixation non-photosynthétique du  $^{14}\text{C}$ . Parmi les acides organiques nous relevons, comme Mortain-Bertrand (1987) pour des microalgues, un important niveau de radioactivité dans le glycérate et plus modéré dans le malate. Par contre en dehors du malate nous ne relevons pas, comme Craigie (1963) et Akagawa *et al.* (1972b), la présence parmi les métabolites marqués, de citrate alors qu'il est abondant chez *Laminaria digitata* (Huds.) Lamour (Kremer & Markham, 1979); de la même façon chez *Cystoseira elegans* nous n'avions pas détecté de citrate marqué, même après 3h d'incorporation à l'obscurité (résultats non publiés) ce qui laisse supposer que la voie métabolique suivie ici ne passe pas par le cycle des acides tricarboxyliques.

Ainsi, chez les algues brunes, la fixation primaire à l'obscurité du carbone et son incorporation préférentielle dans les acides aminés semblent suivre une voie métabolique commune, reflet du fonctionnement de plusieurs système enzymatiques: une carboxylase, la PEPCK, en premier lieu, dont la présence et le rôle sont maintenant bien établis chez les algues brunes (Akagawa *et al.*, 1972a; Kremer, 1979; Kerby & Evans, 1983), puis de diverses transaminase comme la glutamate oxaloacétate transaminase qui est très active chez les algues brunes (Nakamura *et al.*, 1985). Le glutamate, rapidement et de plus en plus marqué, joue probablement un rôle central dans la synthèse plus tardive et plus diversifiée des autres acides aminés.

Chez l'algue rouge étudiée ici, comme chez *Polysiphonia lanosa* L. (Craigie, 1963) la totalité de la radioactivité incorporée se concentre dans les acides aminés; ce fait peut s'expliquer par une compétition au niveau de la transfor-

Temps d'exposition au $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (h)	<i>Fucus serratus</i>		<i>Fucus vesiculosus</i>		<i>Cladonia crispus</i>	
	Quantité ( $\mu\text{g mg}^{-1}$ M.F.)	R. S. (ipm $\mu\text{g}^{-1}$ )	Quantité ( $\mu\text{g mg}^{-1}$ M.F.)	R. S. (ipm $\mu\text{g}^{-1}$ )	Quantité ( $\mu\text{g mg}^{-1}$ M.F.)	R. S. (ipm $\mu\text{g}^{-1}$ )
15	1,53	-	0,82	-	1,01	-
55	0,55	-	1,07	29	0,94	-
120	0,82	429	0,93	146	0,91	-
240	1,35	704	-	-	0,80	266
1200	1,27	1592	0,38	198	0,66	523

Tableau II - Évolution de la quantité totale de glutamate (en microgrammes dans 1mg de matière fraîche: M.F.) et de la radioactivité spécifique (R.S.) du glutamate *de novo* (en ipm dans  $1\mu\text{g}$  de glutamate) en fonction du temps de charge avec  $\text{Na H}^{14}\text{CO}_3$ .

mation de l'OAA en malate ou en aspartate (Joshi *et al.*, 1962). Cependant, Kremer *et al.* (1977) ne mesurent pas d'activité PEPCK chez les algues rouges: d'autres voies de fixation à l'obscurité du carbone doivent être envisagées, comme celle du carbamoyl-phosphate proposée par Bird *et al.* (1980) et Boggess & Naylor (1975).

La principale originalité de ce métabolisme du carbone à l'obscurité est, chez les *Fucus* comme chez *Cystoseira elegans* (Coudret *et al.*, 1987), l'augmentation constante de la radioactivité incorporée dans le glutamate; cependant là encore, le pool global de glutamate présent dans l'algue reste stable (tableau II): il se maintient à un niveau voisin de 1g pour 1000g de matière fraîche, non significativement différent (pour  $p < 0,05$ ) chez les trois espèces étudiées et identique à celui mesuré chez la cystoseire. Aussi, l'augmentation régulière de la radioactivité spécifique du glutamate (Tableau II) même après 10 min. de charge est significative d'un renouvellement rapide de cette molécule. Ces faits donnent au glutamate un rôle central à la fois dans la mise en réserve temporaire du carbone issu des  $\beta$ -carboxylations et dans sa redistribution.

Ce rôle, ainsi que les différences de métabolisme observées (prédominance du glutamate chez le *Fucus serratus* et la cystoseire, et de l'aspartate chez le *Fucus vesiculosus*) reste à préciser; aussi, le devenir aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité de ce  $^{14}\text{C}$  assimilé par une voie non-photosynthétique est actuellement suivi à la fois chez les *Fucus* et la cystoseire (expériences de chasse).

Enfin, le *Fucus serratus*, disponible tout au long de l'année, sera utilisé comme matériel d'étude dans la suite de nos expérimentations. Comparée aux cystoseires, cette algue brune présente une capacité de  $\beta$ -carboxylations plus élevée et parmi les métabolites identifiés, le glutamate, bien que moins rapidement marqué, représente cependant 25% de la radioactivité incorporée après 1200s d'incubation du thalle en présence de  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ ; il sera donc par la suite retenu comme modèle pour aborder la régulation de l'incorporation et de la distribution du carbone fixé à l'obscurité sous son aspect enzymatique.

#### REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Mmes Sourie et Bergeron, Laboratoire de Chimie Biologique et de Photophysologie, INA, Centre de Grignon, et Mme Pradier, Laboratoire de Physiologie végétale, Faculté des Sciences, Université du Maine, pour leur assistance technique.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AKAGAWA H., IKAWA T. & NISIZAWA K., 1972a - The enzyme system for entrance of  $^{14}\text{CO}_2$  in the dark fixation of brown algae. *Pl. Cell. Physiol.* 13: 999-1016.
- AKAGAWA H., IKAWA T. & NISIZAWA K., 1972b - Initial pathway of dark  $^{14}\text{CO}_2$ -fixation in brown algae. *Bot. Mar.* 15: 119-125.
- BEUTLER H.O. & MICHAL G., 1974 - In *Methods of enzymatic analysis*. Bergmeyer (Eds.). Verlag Chemie, Weinheim, Academic Press, Inc., New York et Londres, IV, pp. 1708-1713.

- BIRD K.T., DAWES C.J. & ROMEO J.T., 1980 - Patterns of non photosynthetic carbon fixation in dark held respiring thalli of *Gracilaria verrucosa*. *Z. Pflanzenphysiol.* 98: 359-364.
- BOGGESS S.F. & NAYLOR A.W., 1975 - Non-photosynthetic incorporation of bicarbonate into basic amino acid by algae. *Mitchell Soc. J.* 91: 25-28.
- COUDRET A., FERRON F. & LAFFRAY D., 1985 - High CO<sub>2</sub> fixation and metabolism in *Vicia faba* leaves. *Photosynth. Res.* 7: 115-176.
- COUDRET A., FERRON F., JOLIVET P., JUPIN H., BERGERON E., SOURIE M.C. & COSTES C., 1987 - Carboxylation à l'obscurité chez *Cystoseira elegans* Sauvageau. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. Paris. Série III*, 305: 177-181.
- CRAIGIE J.S., 1963 - Dark fixation of <sup>14</sup>C-bicarbonate by marine algae. *Canad. J. Bot.* 41: 317-325.
- JOSHI G., DOLAN T., GEE R. & SALTMAN P., 1962 - Sodium chloride effects on dark fixation of CO<sub>2</sub> by marine and terrestrial plants. *Plant. Physiol.* 37: 446-449.
- KERBY N.W. & EVANS L.V., 1983 - Phosphoenolpyruvate carboxykinase activity in *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 19: 1-3.
- KREMER B.P., 1979 - Light independent carbon fixation by marine macroalgae. *J. Phycol.* 20: 242-247.
- KREMER B.P., 1981 - Metabolic implication of non photosynthetic carbon fixation in brown macroalgae. *Phycologia* 20: 242-250.
- KREMER B.P. & KUPPERS D., 1977 - Carboxylating enzymes and pathway of photosynthetic carbon assimilation in different marine algae. Evidence for the C<sub>4</sub>-pathway. *Planta* 133: 191-196.
- KREMER B.P. & MARKHAM J.W., 1979 - Carbon assimilation by different development stages of *Laminaria saccharina*. *Planta* 144: 497-501.
- KULKARNI A.H. & NIMBALKAR J.D., 1973 - 3-phosphoglycerate and glucose formation from <sup>14</sup>C aspartate in *Gracilaria corticata* J. Ag., *Photosynthetica* 17: 605-606.
- KUPPERS U. & KREMER B.P., 1978 - Longitudinal profiles of carbon dioxide fixation capacities in marine macroalgae. *Plant. Physiol.* 62: 49-53.
- MORTAIN-BERTRAND A., 1987 - Influences des fluctuations lumineuses sur le métabolisme photosynthétique et la productivité de diatomées tempérées et antarctiques en culture. Thèse Doct. Etat Univ. Paris VI, 200p.
- NAKAMURA J., ASHINO K. & YAMAMOTO A., 1985 - Distribution of transaminases in marine algae. *Bot. Mag.* 81: 74-78.
- PENOT M., DUMAY J. & PELLEGRINI M., 1985 - Contribution à l'étude de la fixation et du transport du <sup>14</sup>C chez *Cystoseira nodicaulis* (Fucales, Cystoseiraceae). *Phycologia* 24: 93-102.
- WILLENBRINK J., KREMER B.P., SCHMITZ K. & SRIVASTAVA L., 1979 - Photosynthetic and light independent carbon fixation in *Macrocystis*, *Nereocystis* and some selected Pacific Laminariales. *Canad. J. Bot.* 57: 890-897.

## OUVRAGES REÇUS POUR ANALYSE

HEGEWALD E. & SILVA P.C., 1988 - Annotated catalogue of *Scenedesmus* and nomenclaturally related genera, including original descriptions and figures. *Bibliotheca Phycologica* 80: 587p.

Cet important travail, malgré son titre modeste, est une mise au point très documentée sur le genre *Scenedesmus*. Il est illustré de 896 figures qui reproduisent les figures originales des auteurs créateurs d'espèces. Cette étude est complétée par la description de quelques espèces des genres *Chlorella*, *Chodatella*, *Coelastrum*, *Dicellula*, *Didymocystis*, *Didymogenes*, *Enallax*, *Heterodesmus*, *Lagerheimia*, *Lauterborniella*, *Pseudotetrademus*, *Raphidium*, *Raysiella*, *Schroederiella*, *Selenastrum*, *Steinodesmus*, *Steiniella*, *Tessarartha*, *Tessarthonia*, *Tetrachlorella*, *Tetrademus*, *Tetrastrum*, *Trochiscia* et *Victoriella*.

Le volume est dépourvu d'index mais cela n'est pas gênant car les espèces sont rangées par ordre alphabétique.

Cette étude est une véritable somme de nos connaissances taxinomiques sur le genre *Scenedesmus*. Il est indispensable pour l'identification des taxons de ce genre particulièrement difficile et il faut remercier vivement les auteurs de ce travail pour cette belle mise au point.

P. Bourrelly

ROUND F.E., 1988 - *Algae and the aquatic environment, Contributions in honour of J.W.G. LUND*. Biopress, Bristol. 1 vol. rel., 460p.

Ce volume jubilaire est dédié au Dr Lund par ses amis pour ses 75 ans. Il groupe 24 articles sur les sujets les plus variés de systématique et d'écologie des eaux douces. Dans sa préface, Round donne la liste des 143 publications de Lund, de 1935 à 1988. En taxonomie, signalons une note de Haworth E.Y. sur *Melosira - Aulacostris*; une de Manton I. sur une nov. sp. de *Stelaxomonas*; une de P. Bourrelly sur une nov. sp. de *Micrasterias*, *M. lundii*; une sur le cycle de variation de taille chez *Asterionella*, *Nitzschia* et *Tabellaria* par Mann, D.G. Crawford, R.M. étudie 2 *Melosira* et décrit le nov. gen. *Ellerbeckia*. Round F.E. précise l'ultrastructure d'une *Pinnularia* coloniale, *P. cardinalicus*. Enfin, Whitton, B.A. étudie la répartition des pois dans les algues eucaryotes.

Ce bref aperçu suffira à montrer l'intérêt et la variété de ce volume jubilaire.

P. Bourrelly

LARSEN J., 1987 - *Algal studies of the Danish Wadden Sea, IV a taxonomic study of the interstitial Euglenoid Flagellates*. *Nord. J. Bot. Sect. 7, Phycol.* 071: 589-607.

28 espèces d'Eugléniens dont 26 hétérotrophes sont signalées sur la côte sud-ouest du Danemark. 5 nov. sp. des genres *Anisonema*, *Metanema*, *Notosolenus* (2 sp.) et *Pseudoperanema* sont décrites et leur abondance mensuelle est suivie pendant une année. Le genre *Metanema* Senn (1900) est séparé d'*Anisonema*: de ce fait, les *Anisonema dextrostatum* Skuja, *A. dimorphum* Skuja, *A. dubium* Skuja, *A. marinum* Skuja, *A. strenuum* Skuja et *A. striatum* Klebs deviennent des *Metanema*. Le genre *Peranema* (nom donné en priorité à une Fougère) est partagé en 2 genres: *Peranemopsis* (un flagelle) et *Pseudoperanema* (2 flagelles); cela oblige l'auteur à faire une série de comb. nov.

Une clef de détermination des Eugléniens hétérotrophes termine cette importante étude.

P. Bourrelly

**Taxonomy of economic seaweeds, with reference to some Pacific and Caribbean species. Volume II.** I.A. ABBOTT (Ed.), California Sea Grant College Program. 264p., 1988. Prix: \$ 10 U.S.

La détermination correcte d'une algue est le but de tout systématicien. Quand il s'agit d'une algue exploitée dans un but économique, son nom, équivalent d'une "carte d'identité", prend une importance ... économique, selon la quantité et la qualité des substances qu'il annonce. C'est pour répondre aux problèmes posés par la taxonomie et la nomenclature d'algues marines largement exploitées en régions tropicales et sub-tropicales que se sont groupés des systématiciens de pays particulièrement concernés, et dont les recherches ont déjà abouti à la publication d'un premier volume (1985) très apprécié. Dans ce deuxième volume sont poursuivies les études des grands groupes sélectionnés dans le précédent (*Sargassum*, Gélidiales, *Gracilaria* et *Polycavernosa*, *Euchemum*) auxquels s'ajoute le genre *Laurencia*.

Les sections dans lesquelles sont regroupés les articles comportent en général: description, distribution géographique, clés de détermination, références bibliographiques, de nombreuses illustrations photographiques et quelques dessins au trait; un index des taxons achève cet ouvrage.

Section I - *Sargassum* (pp. 1-87). 20 espèces sont décrites du Japon et de Taiwan (T. YOSHIDA); 17 espèces de Chine (C.K. TSENG et LU BAOREN); 4 espèces pour la Micronésie (R.T. TSUDA), et 5 espèces pour les Iles Hawaii (W.H. MAGRUDER). Des éclaircissements sont apportés aux statuts des catégories qui s'appliquent aux espèces de Chine et régions voisines incluses dans le sous-genre *Sargassum*. (I.A. ABBOTT, C.K. TSENG et LU BAOREN).

Section II - Gélidiales (pp. 89-125). 8 espèces de Gélidiales communes en Chine et 2 autres espèces de Taiwan sont examinées par B. SANTELICES. En se fondant sur des travaux difficilement accessibles ZHANG JUNFU (C.F. CHANG) et XIA ENZHAN donnent, en anglais, une clé des Gélidiales de Chine. D. RODRIGUEZ et B. SANTELICES testent sur 19 espèces de *Gelidium* et 5 espèces de *Pterocladia* l'utilité de trois caractères végétatifs pour distinguer ces deux genres; aucun ne se révèle malheureusement entièrement satisfaisant.

Section III - *Gracilaria* et *Polycavernosa* (pp. 127-156). Une sp. nov. (*G. heteroclada*) et une var. nov. du *G. tenustitipata* sont décrites du sud de la Chine (ZHANG JUNFU (C.F. CHANG) et XIA BANGMEI). 4 espèces de *Gracilaria*, dont une nouvelle, et 4 espèces de *Polycavernosa*, dont une nouvelle, sont décrites de Thaïlande (I.A. ABBOTT). La révision critique de quelques spécimens de Gracilariaceae récoltés pendant la "Siboga Expedition" a permis à I.A. ABBOTT de décrire une espèce nouvelle *Polycavernosa vanbosseae*.

Section IV - *Euchemum* (pp. 157-219). M.S. DOTY propose une réorganisation du g. *Euchemum* avec une nouvelle tribu (Euchematioideae, genre type *Euchemum*), un nouveau genre, *Kappaphycus* (espèce type *E. alvarezii*), deux espèces nouvelles et six combinaisons nouvelles. Des six espèces de Floride et des Caraïbes antérieurement rapportées au g. *Euchemum*, D.P. CHENEY considère que seul *E. isiforme* existe dans cette région.

Section V - *Laurencia* (pp. 221-256). L'examen critique de 15 espèces des Iles Hawaii permet à K.J. McDERMID de rapporter au *L. yamadana* des spécimens antérieurement nommés *L. surculigera*, et d'ajouter le *L. brachyclados* aux espèces d'Hawaii. Une clé, en anglais, des 30 espèces de *Laurencia* reconnues en Chine est présentée par ZHANG JUNFU (C.F. CHANG) et XIA BANGMEI. L'analyse du polysaccharide extrait des parois d'un nouveau *Laurencia* d'Hawaii montre qu'il est composé d'un agar sulfaté avec une petite fraction d'agarose (E.K. ZABLACKIS et K.J. McDERMID).

Cet ouvrage n'est pas réservé aux seuls spécialistes des algues tropicales et subtropicales qui ont un intérêt économique. Il est une source d'informations utiles à tout systématicien, et il devrait encourager et stimuler des recherches du même ordre sur des algues des régions tempérées dont la taxonomie est encore à affiner.

F. André



Commission paritaire 16-1-1986 - N° 60590

Dépôt légal n° 14701 - Imprimerie de Montligeon

Sortie des presses le 20 août 1989

Imprimé en France

Éditeur : A.D.A.C. (Association des Amis des Cryptogames)

Président : A. Couté; Secrétaire : D. Lamy

Trésorier : R. Baudoin; Directeur de la publication : H. Causse



