

VLIZ (VZW)
VLAMM'S INSTITUUT VOOR DE ZEE
FLANDERS MARINE INSTITUTE
Oostende - Belgium

56878

ÉTUDE SUR LES CORALLINACÉES.

I. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA CYTOLOGIE.

par

Jacqueline Cabioch

Station biologique de Roscoff et Laboratoire de Biologie végétale marine,
Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

Ce travail constitue la première partie d'une étude consacrée au mode de réalisation du thalle chez les Corallinacées et précise les caractéristiques cellulaires propres à cette famille.

Dans un premier chapitre sont décrits les principaux constituants de la cellule. Un bref rappel sur la calcification de la paroi cellulaire est suivi de l'étude de certains remaniements de sa structure, en liaison avec l'état végétatif de l'Algue. Quelques figures du système vacuolaire sont décrites, ainsi que la synthèse de l'amidon floridéen qui se ferait, dans certains cas, dans un territoire cytoplasmique amylogène particulier (*Pseudolithophyllum expansum*). La présence d'inclusions sidérophiles de deux sortes est également mise en évidence.

Le second chapitre est consacré à l'étude des phénomènes cytologiques importants du point de vue systématique et phylogénétique que sont l'apparition d'anastomoses latérales entre cellules de files voisines et la réalisation, parfois complexe, des trichocytes et des mégacytes. Une comparaison avec les phénomènes analogues, observables chez les autres Floridées, est établie. La formation d'anastomoses latérales est un phénomène lié au vieillissement des tissus, qui se manifeste, après résorption plus ou moins étendue d'une portion de territoire membranaire, soit par l'apparition de liaisons synaptiques secondaires directes, sans intervention nucléaire, soit par une cytogamie, véritable fusion des cytoplasmes et quelquefois, même, des noyaux. L'hypothèse d'une valeur parasexuelle de ces phénomènes est discutée. La genèse des formations pilifères, étudiée tout d'abord, pour comparaison, chez le *Dumontia incrassata*, montre une succession de différenciations et de dédifferenciations cellulaires complexes. Chez les Corallinacées, le processus d'apparition des poils s'accompagne en outre de remaniements des parois cellulaires. Une initiale périthallienne se transforme en un *trichocyte* composé d'une file de deux ou trois cellules contenues dans une coque calcifiée commune, la cellule la plus externe se prolongeant directement en un poil celluloso-peptique, sans cloisonnement intermédiaire. Une série de stades de complexité croissante a été mise en évidence. Dans les cas les plus simples (*Fosliella*) ces trichocytes persistent durant toute la vie de l'Algue. Dans les cas plus complexes (*Jania*, *Metagoniolithon*) ils sont éphémères. Après disparition de la cellule-poil, une cicatrisation de l'ensemble s'effectue à partir de la cellule sous-jacente. Dans les cas de plus grande complexité (*Neogoniolithon*, *Porolithon*) cette cicatrisation conduit à la formation de grandes cellules à disposition souvent caractéristique en files ou en rangées et que l'on désigne sous le nom de *mégacytes*.

INTRODUCTION

Ce travail constitue la première partie d'une étude consacrée au mode de réalisation du thalle chez les Corallinacées dont la connaissance revêt, dans cette famille, une importance toute particulière. Si les caractères des principaux types anatomiques ont été, à la suite des travaux de Mme Lemoine (1911), bien étudiés, en vue de leur application à la systématique, on ne connaissait cependant pas, jusqu'à une date récente, le mode de développement du thalle à partir de la spore. Les organes reproducteurs étant, le plus souvent, rares, parfois même inconnus, les caractères anatomiques constituent, en effet, le seul critère utilisable par le systématicien. L'attention de nombreux auteurs (notamment Suneson, 1937, 1943 ; Hamel et Lemoine, 1953 ; H. Huvé, 1957, 1962 ; Johnson et Adey, 1965 ; Adey, 1965, 1966 a et b ; Ganesan, 1962, 1963, 1965, 1967, 1968 a et b ; Masaki, 1968 ; Johansen, 1966, 1968, 1969 a et b, 1970) s'est ainsi portée sur leur étude et l'on trouvera dans les travaux de ces auteurs de nombreuses autres références. Il subsiste cependant certaines imprécisions dans la définition des genres que les seuls critères anatomiques ne suffisent pas à élucider. Je me suis donc donné pour but d'analyser les caractères anatomiques, c'est-à-dire de reconstituer les différentes étapes de la réalisation des principales structures actuellement plus ou moins bien connues. Cette étude se situe alors au niveau de deux phénomènes : la cytologie et le comportement cellulaire d'une part, la morphogenèse d'autre part, la structure anatomique n'étant, en fait, que le résultat de leur combinaison. Il est apparu, au cours de ces recherches, que ces deux phénomènes présentent, indépendamment l'un de l'autre, des variations souvent importantes et méritent, après analyse, d'être considérés comme des caractères systématiques distincts.

La cytologie des Corallinacées a fait l'objet, jusqu'à nos jours, d'un petit nombre d'études dans des domaines assez restreints, tels que celui de la calcification membranaire et des concrétionnements calcaires qui en résultent, ainsi que la structure et le comportement nucléaire. Pour les besoins de descriptions systématiques, la morphologie du cadre cellulaire a été souvent évoquée, mais comme l'a montré récemment Adey (1965, 1966 a et b), les variations de ce caractère sont importantes et incitent à la prudence. Il ne faut donc lui attribuer qu'un rôle très relatif qui se situe au niveau de la définition des espèces. Dans cette esquisse préliminaire des caractères généraux de la cytologie chez les Corallinacées, après avoir rappelé la nature et les particularités des constituants cellulaires, je m'attachera à faire ressortir certains aspects dynamiques du comportement des cellules, indépendamment de leur intervention dans les fonctions de croissance du thalle, plus particulièrement liées à la morphogenèse, et qui sera décrite ultérieurement (définition et fonctionnement des méristèmes, caractères et potentialités des tissus).

Matériel et méthode

La calcification, souvent importante, des parois cellulaires, rend toute observation vitale impossible et les fixations habituelles doivent toujours être accompagnées d'une décalcification rapide, mais non brutale, des tissus. Bien que cette incrustation calcaire ait, en quelque sorte, retardé un peu les études cytologiques, elle présente, cependant, certains avantages à partir du moment où les difficultés techniques ont été levées. Elle assure, en effet, le maintien des structures cellulaires lors de la fixation et permet de suivre aisément le déroulement des phénomènes cytologiques secondaires. Les fixations ont été effectuées, au départ, dans un but anatomique et morphogénétique pas toujours favorable à l'observation cytologique. Il a donc fallu concilier la nécessité d'une bonne connaissance de la structure des cellules avec celle de leur fonctionnement. Le fixateur le plus couramment employé a été le mélange de Susa préconisé par Suneson (1937). Il présente l'avantage d'être un décalcifiant efficace et conserve bien les structures, tout au moins dans le cas des thalles peu épais. Dans les cas où son utilisation était impossible (récoltes bénévoles lointaines, thalles épais), une fixation de plusieurs jours dans le formol neutre à 4 p. 100 dans l'eau de mer, suivie d'une décalcification par le liquide de Pérényi (Lemoine, 1911), a donné d'assez bons résultats. La coloration par l'hématoxyline d'Ehrlich et la fuchsine acide, préconisée par H. Huvé (communication orale) permet une bonne mise en évidence des structures. Pour les études de cytologie, la coloration par l'hématoxyline-éosine est nettement préférable.

Il convient de rappeler, à ce propos, combien il est nécessaire, pour une bonne compréhension des structures et une meilleure description des espèces, de toujours utiliser des techniques d'observation comparables. Les coupes, effectuées dans le sens de l'allongement du thalle, doivent permettre de reconnaître les filiations cellulaires par la disposition des synapses primaires. Ainsi, dans un thalle encroûtant, elles doivent être longitudinales radiales et, dans le cas d'un thalle dressé, articulé ou non, elles seront toujours aussi axiales que possible. Il serait hors de propos de définir ici les caractéristiques anatomiques de ces Algues. Je rappellerai, cependant, pour une meilleure compréhension du texte, que les thalles des Corallinacées passent toujours, au cours de leur développement, par un stade encroûtant plus ou moins développé composé d'une nappe mono- ou pluristomatique de filaments rampants coalescents, à croissance apicale, marginale, dont l'ensemble est dénommé *hypothalle*. Vers l'extérieur, ces files de cellules hypothaliennes engendrent des filaments dressés formant un tissu appelé *périthalle*. Ce périthalle s'accroît par le jeu d'une strate d'initiales qui recouvrent une ou plusieurs couches de petites cellules peu calcifiées ayant un rôle simplement protecteur. On les nomme cellules *lectales* ou cellules *épithaliennes*. On attribue, souvent, aux premières cellules périthaliennes, encore assimilatrices, le nom de *cortex*. Dans les thalles dressés, on distingue, généralement, une région centrale qualifiée, simplement, de région médullaire, formée de nombreux axes filamentueux parallèles, à croissance apicale plus ou moins synchrone. Ils sont recouverts, vers l'extérieur, par un tissu périthalien surmonté d'un épithalle plus ou moins développé. D'une manière générale, on entend par taille et forme des cellules, la taille et la forme du cadre interne de la paroi cellulosopectique observées après coloration par l'hématoxyline. Les clichés 1 à 4 de la planche I montrent les aspects, souvent très différents, que présentent sur les lames minces et les coupes colorées, les cellules *ovoïdes* d'un *Lithothamnium*, et les cellules *rectangulaires* d'un *Lithophyllum*.

CHAPITRE I

CONSTITUANTS CELLULAIRES

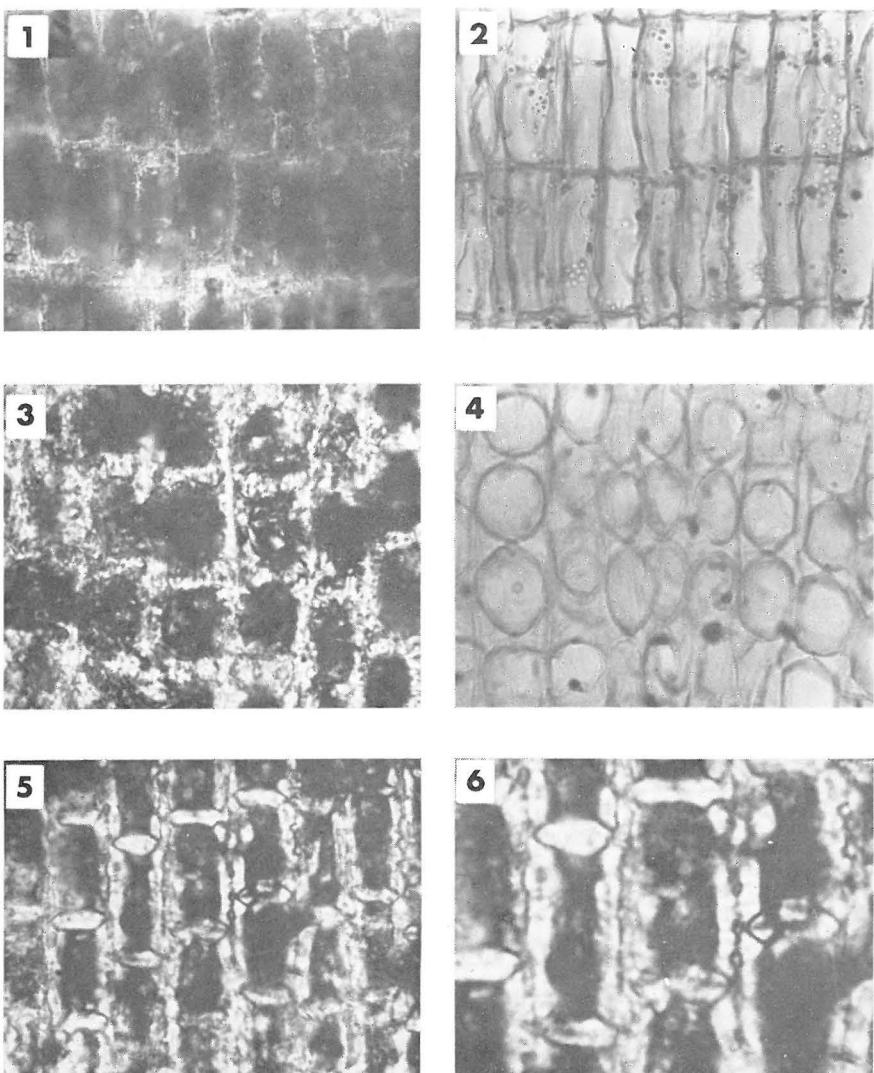
I. - PAROI CELLULAIRE

A. - STRUCTURE ET COMPOSITION.

La paroi cellulaire des Corallinacées est une enveloppe rigide et calcifiée qui acquiert, assez rapidement après sa formation, une taille définitive mais peut subir, par contre, des remaniements structuraux ultérieurs lors du vieillissement des thalles. Dans le cas le plus répandu, cette enveloppe a la forme d'un cylindre à bases plus ou moins régulières, perforé à chaque extrémité par un orifice ou pore garni d'une formation synaptique selon la structure cellulaire classique des Floridées. Sur les coupes, elle apparaît comme un cadre à l'intérieur duquel la lumière cellulaire présente différentes formes qui lui sont imposées par l'épaisseur même de la paroi.

Mes observations relatives à la paroi cellulaire des Corallinacées sont d'ordre purement cytologique et morphologique. Si elles n'apportent pas de données nouvelles quant à la composition chimique ou à la structure physique de la calcification, elles permettent cependant, dans une certaine mesure, de circonscrire les problèmes posés par le phénomène physiologique de la calcification et de réfuter parfois certaines hypothèses antérieures.

La composition chimique de la paroi cellulaire des Corallinacées, ainsi que les variations saisonnières ou spécifiques de cette composition ont fait l'objet de nombreuses études (Lemoine, 1910, 1911 ; Clarke et Wheeler, 1922 ; Haas, Hill et Karstens, 1935 ; Chave, 1954 ; Pobeguin, 1954 ; Walter-Lévy et Strauss, 1960a, 1960b ; Strauss, 1962 ; Turvey et Simpson, 1966) et je me bornerai à en rappeler les principaux caractères. On admet généralement que cette enveloppe comporte, comme chez la plupart des Floridées, une région externe où dominent les composés pectiques, colorable par le rouge de ruthénium, beaucoup moins développée sur les parois longitudinales (Lemoine, 1911), et une partie interne, cellulosique, colorable par l'acide iodhydrique iodé. Si l'on excepte les cellules épithaliennes externes et les phénomènes de décalcification locale, le mécanisme de la calcification affecte, dans un thalle adulte, toutes les cellules végétatives, y compris les cellules initiales. L'incrustation calcaire est toujours postérieure à la formation des parois et la biréfringence propre de la cellulose rend son observation difficile en lumière polarisée. D'après Fritsch (1959), elle apparaît en premier lieu dans la couche pectique externe pour s'étendre ensuite dans la région cellulosique interne. Baas-Becking et Galiher (1931) ont montré que cette incrustation se fait par l'intercalation,



JACQUELINE CABIOCH

PLANCHE I

Lithophyllum fasciculatum

Tissu médullaire d'une branche ; aspect des cellules rectangulaires à paroi mince.

1 : lame mince observée entre nicols croisés (X700). - 2 : coupe colorée, hématoxiline-fuchsine acide (X700).

Lithothamnium calcareum

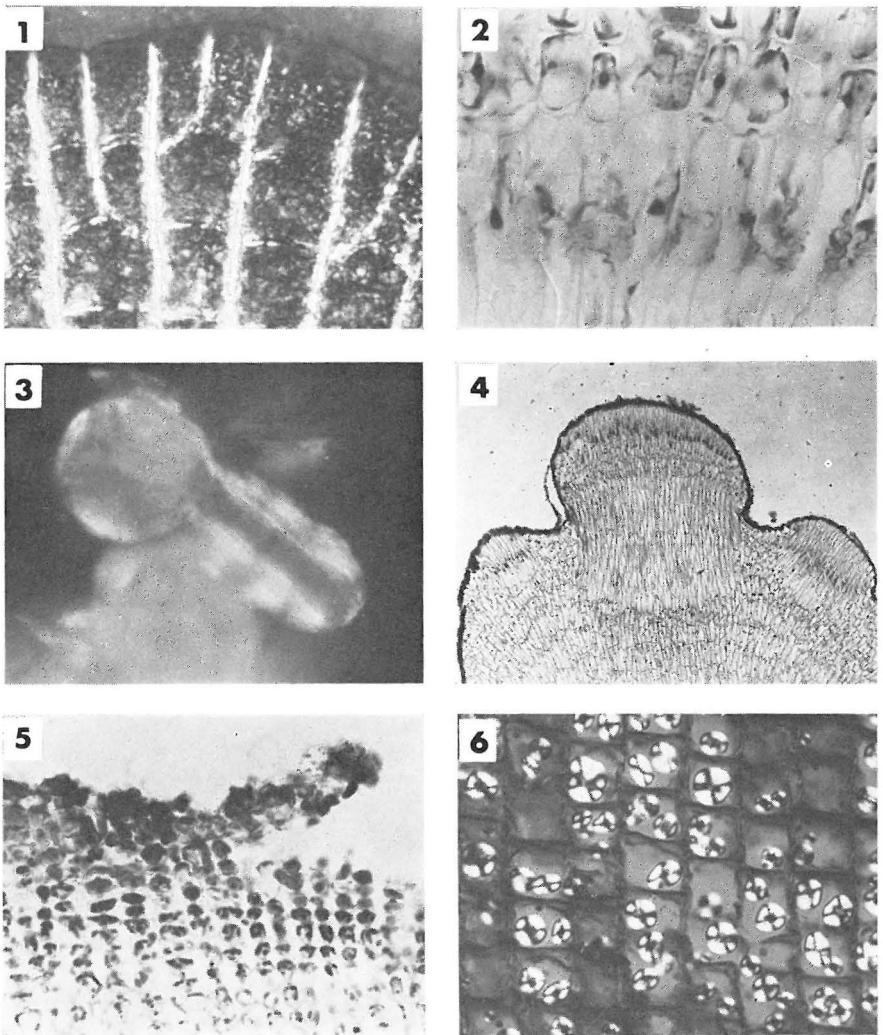
Tissu médullaire d'une branche ; aspect des cellules ovoïdes à paroi épaisse.
3 : lame mince observée entre nicols croisés (X1040). - 4 : coupe colorée, hématoxiline-fuchsine acide (X1040).

Lithophyllum incrustans

Lame mince ; coupe radiale dans le périthalle d'une croûte ; observation entre nicols croisés.

5 : aspect d'ensemble (X1060). - 6 : détail de la calcification (X1820).

Lames minces de C. Guernet.



JACQUELINE CABIOCH

PLANCHE II

1 : *Fosliella minutula*. Vue superficielle, observation *in vivo* entre nicols croisés ; aspect d'ensemble de la calcification (X1050).

2 : *Amphiroa* sp. Cellules sous-apicales à parois plissées, hématoxyline-éosine (X720).

3 : *Amphiroa rigida*. Stade jeune, surcalcification du rhizoïde, observation *in vivo* entre nicols croisés (X 730).

4 : *Corallina officinalis*. Coupe longitudinale axiale, hématoxyline-fuchsine acide ; premières ébauches apicales d'une articulation (X70).

5 : *Lithophyllum fasciculatum*. Coupe longitudinale d'une branche, hématoxyline-fuchsine acide, (des)quamation périthallienne superficielle (X355).

6 : *Pseudolithophyllum expansum*. Coupe longitudinale d'une croûte, hématoxyline-fuchsine acide ; cellules périthaliennes et formation des grains d'amidon composés, observation entre nicols croisés (X475).

entre les mailles d'un réseau de fibres de cellulose, de cristaux de calcite orientées perpendiculairement à la surface de la paroi (Planche I, 6). Ces cristaux de calcite seraient sécrétés, pense-t-on, par la cellule et ils sont associés à du carbonate de magnésium, présent sous la forme d'une solution solide. Pobeguin (1954) a émis l'hypothèse d'une correspondance étroite entre la structure organique de la trame cellulosique, faite de molécules orientées, et la structure des cristaux. Bien que Mägdefrau (1933) ait cru pouvoir démontrer que le magnésium se dépose lentement dans les régions mortes des thalles, de nombreux auteurs ont montré, récemment, que le taux de cet élément est supérieur chez les Algues vivantes. Walter-Lévy et Strauss (1961), effectuant des recherches sur la nature et l'état cristallin de l'incrustation calcaire des Corallinacées, ont évalué la teneur en magnésium de différentes parties des thalles articulés et inarticulés. Cette teneur est toujours nettement supérieure dans les régions jeunes en croissance et diminue après la mort de la plante. Les auteurs font également ressortir un caractère important de cette incrustation : « La structure de la solution solide permet de faciles fluctuations lors du développement de la plante, en fonction de sa morphologie, dans certaines espèces, et varie avec les facteurs du milieu marin ». De même, Chave (1954) avait montré que chez les *Lithothamnium*, le taux Mg/Ca dans la calcite déposée pouvait augmenter de 2 à 4 p. 100 durant l'été. Haas, Hill et Karstens (1955) ont également mis en évidence, chez le *Corallina squamata*, l'existence d'une variation saisonnière.

On ne possède actuellement que peu de données sur le mécanisme physiologique du dépôt calcaire. Pour certains auteurs, il serait lié à la photosynthèse (Revelle et Fairbridge, 1957). Cependant, l'existence du genre *Choreonema*, Corallinacée parasite entièrement calcifiée et non pigmentée, amène à mettre en doute cette hypothèse. En outre, Goreau (1963) a montré que la calcification des Corallinacées s'effectue aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité. Diverses observations permettent de mettre en évidence l'intervention de plusieurs facteurs. Les phénomènes de décalcification des thalles en présence d'un milieu appauvri ou insuffisamment renouvelé, laissent supposer l'existence d'un seuil minimum de composition du milieu extérieur. La surcalcification en milieu normal, non enrichi, qui sera décrite plus loin, montre, en outre, l'intervention d'un mécanisme physiologique cellulaire. Différentes méthodes permettent d'observer, en microscopie optique, les principaux aspects du phénomène. L'étude du développement des spores montre l'apparition de la calcification dans son ensemble. Les cellules initiales, toujours au moins partiellement calcifiées, vont nous montrer quelques aspects de la croissance des parois. Enfin, des lames minces, réalisées dans des thalles actuels, donnent une idée de l'aspect général de l'incrustation calcaire et des remaniements éventuels survenus lors du vieillissement des cellules.

La spore originelle est toujours dépourvue de paroi lors de son émission. Sa taille est nettement supérieure à celle des cellules végétatives du thalle. Après s'être fixée sur le substrat, chaque spore s'entoure d'une épaisse enveloppe cellulo-pectique à l'intérieur de laquelle s'effectuent les premiers cloisonnements, sans qu'il y ait augmentation du volume de l'ensemble. Ces cloisonnements cessent lorsqu'ils ont engendré un massif de cellules dont la taille est voisine de celles des cellules du thalle adulte. La calcification apparaît après segmentation complète de la spore, au moment où les initiales marginales s'individualisent. Elle s'effectue rapidement, à partir des cellules les plus âgées du massif germinatif. L'apparition de ce phénomène est contemporaine de deux autres modifications importantes de la

physiologie cellulaire : la régulation du rapport nucléoplasmique par la segmentation de la spore, qui permet l'acquisition des dimensions cellulaires spécifiques et l'apparition de l'auxésis au niveau des initiales marginales.

A partir de ce stade, la croissance du thalle s'effectue exclusivement par le jeu des cellules initiales, qui sont le siège à la fois de l'auxésis et de la mérésis. Les cellules qu'elles engendrent acquièrent très rapidement une forme et une taille définitives et ne sont plus susceptibles de se multiplier. La planche II, 2, nous montre, sur un *Fosliella minutula* particulièrement favorable à l'observation, une des structures les plus simples. Le thalle est constitué par une nappe de filaments cellulaires calcifiés et coalescents, tous répartis dans un même plan. Il semble que la calcification soit nettement plus intense sur les parois longitudinales des cellules que sur leurs parois transversales et qu'elle s'effectue donc selon des directions privilégiées parallèles à celles de l'allongement du thalle. A l'apex des filaments, on peut observer les premières étapes du dépôt calcaire. La plupart des cellules initiales, de forme très allongée, sont dépourvues de calcification à leur extrémité apicale. Elles se divisent transversalement pour engendrer, vers le centre du thalle, des cellules végétatives. L'étalement de la fronde à la surface du substrat nécessite une augmentation du nombre des files cellulaires qui se réalise toujours à l'apex par cloisonnement pseudo-dichotome des initiales. On pourrait penser que la faible calcification apicale de celles-ci conditionne, dans une certaine mesure, le niveau d'apparition des cloisonnements, mais l'existence d'initiales entièrement calcifiées vient infirmer cette hypothèse. Il semble simplement, qu'en conditions de croissance active, la vitesse d'accroissement de la paroi celluloso-pectique soit très supérieure à celle du dépôt calcaire.

Grâce à l'obligeance de C. Guernet, j'ai pu étudier la calcification des tissus âgés sur des lames minces, réalisées dans des échantillons de Corallinacées actuelles, récoltées vivantes et simplement desséchées. La planche I, 5 montre une coupe radiale réalisée dans un thalle encroûtant de *Lithophyllum incrustans*. On retrouve la disposition privilégiée des filaments engainés dans une paroi fortement calcifiée. Les cloisons transversales séparant les différentes cellules d'une même file sont encastrées dans la gaine commune par une insertion en biseau, formant une discontinuité bien visible sur les coupes. Lorsque la section est favorable, on voit ces parois transversales percées en leur centre, à l'emplacement de la synapse primaire. Cette lame mince fait apparaître également un plissement de la paroi longitudinale des cellules, souvent observable également sur les coupes décalcifiées colorées. Dans le cas présent, ce plissement ne saurait être interprété comme un artefact, car le squelette de calcite conserve parfaitement la forme de la paroi. J'ai pu observer un phénomène identique au sommet de certains *Amphiroa* (planche II, 2), sur des coupes colorées. Il semble ainsi que la paroi celluloso-pectique conserve, malgré la calcification, la possibilité de s'accroître.

Très récemment, Bailey et Bisalputra (1970) ont étudié l'ultrastructure de la paroi calcifiée des genres *Corallina*, *Bossiella* et *Calliarthron*, dans laquelle ils distinguent deux régions : une portion interne amorphe et une portion externe calcifiée. Les auteurs ont cherché à reconnaître, au niveau

des initiales, les premières étapes de la calcification. Ils ont observé la présence, dans le cytoplasme, de nombreuses vésicules, les unes d'origine golgienne, les autres résultant de la dégénérescence du réticulum endoplasmique. Certaines de ces vésicules vont se décharger dans la paroi et fusionnent directement avec la zone calcifiée. D'autres vont, au contraire, constituer la région interne amorphe. On ne sait pas encore de quelle manière ces vésicules, qui semblent avoir toutes une structure amorphe ou très légèrement granuleuse, pourraient contribuer à la calcification.

B. - REMANIEMENTS DE LA STRUCTURE DE LA PAROI.

On ne peut reconnaître, chez les Corallinacées, les différents types de calcification (hypobasale, membranaire...) observés par Denizot (1968) dans le cas des *Peyssonnelia*. Il n'y a pas non plus de formations calcaires intracellulaires (cystolithes, microcristaux). Le phénomène de calcification apparaît donc comme relativement simple et homogène. Il n'en reste pas moins que la paroi cellulaire calcifiée peut subir des remaniements importants et divers : épaississement, résorption ou décalcification. Ces modifications, souvent localisées, présentent également, en bien des cas, un caractère spécifique.

I. - Non-calcification

Le thalle de certaines Corallinacées ne se calcifie jamais. Parmi elles, quelques-unes sont parasites. *Schmitziella* est un genre d'affinités encore incertaines que je propose, sur des critères qui seront définis ultérieurement, de maintenir, tout au moins de façon provisoire, à l'intérieur de la famille des Corallinacées. Le thalle est formé de filaments pigmentés, rampant à l'intérieur de la paroi des Cladophoracées, et dont le mode de ramification, toujours orienté dans un même plan, rappelle celui des *Fosliella*. L'absence d'imprégnation calcaire ne peut cependant être attribuée, comme une règle générale, à une modification du métabolisme en liaison avec un mode de vie parasite ou endophyte. *Melobesia van heurcki* (= *Epilithon van heurcki* Heydrich) dont le thalle, pigmenté, n'est jamais calcifié, vit en effet simplement en épiphyte à la surface des Hydriaires. On connaît, par contre, des exemples d'endophytes stricts, comme le *Choreonema* dépourvu de pigment, dont le thalle végétatif, entièrement endophyte d'autres Corallinacées, est toujours calcifié. De même, les thalles juvéniles des *Amphiroa* (J. Cabioch, 1969) pigmentés, sont, au début de leur développement, des endophytes calcifiés de diverses Mélobésiées.

2. - Epaississement et surcalcification

La surcalcification est le phénomène le plus simple mais aussi le plus rare. Il intervient lorsqu'une cellule initiale cesse sa croissance ou ne peut poursuivre son évolution. La paroi tout entière accroît son épaisseur dans des proportions considérables et, corrélativement, l'importance de la zone calcifiée augmente. C'est le cas, par exemple,

des rhizoïdes perforants issus de la germination des spores d'*Amphiroa* (planche II, 3). En l'absence d'un hôte favorable, ces rhizoïdes n'évoluent pas et leur paroi s'épaissit. La calcification pourrait donc être le résultat d'une activité métabolique cellulaire indépendante de la croissance puisque, lorsque celle-ci devient impossible, la calcification se poursuit cependant quelque temps encore.

3. - Résorption des parois

Dans les cellules âgées, certains phénomènes de résorption des parois peuvent intervenir en des points très localisés du thalle. Cette résorption peut affecter une file verticale de cellules ou, au contraire, des cellules appartenant à des files voisines différentes et disposées sur une même rangée. Le premier cas se rencontre chez les *Neogoniolithon* et les *Porolithon*, lors de la formation des trichocytes et de leur évolution ultérieure en mégacytes (J. Cabioch, 1968, 1970 a), selon un processus qui sera décrit plus loin. Le second cas intervient lors de remaniements cytologiques secondaires, largement répandus (J. Cabioch, 1970 b), tels que les formations latérales de cénoocytes ou de synapses secondaires. Il y a, entre plusieurs cellules d'une même rangée, résorption d'une portion de la paroi cellulaire dans la région de moindre épaisseur, puis soudure des parois propres qui délimitent ainsi une sorte de canal par lequel les cytoplasmes peuvent fusionner à leur tour. Ultérieurement, lors du vieillissement des cellules, l'épaisseur des parois calcifiées s'accroît et l'ensemble devient un large cénoocyte étoilé qui n'est plus susceptible de remaniements. Lorsque, au contraire, le canal de jonction issu de cette résorption demeure très étroit, il se trouve obturé par la sécrétion d'une formation synaptique que l'on qualifie de synapse secondaire directe. Les deux phénomènes, qui seront étudiés dans le détail, revêtent une grande importance systématique.

4. - Décalcification

Une décalcification locale des parois cellulaires s'observe très souvent. Elle peut être normale et apparaître rythmiquement dans le cycle végétatif de l'Algue, ou bien être due à des conditions anormales de vie. Elle est le plus souvent en relation avec une gélification de la paroi, suivie ou non de la dégénérescence des cellules.

a) En conditions anormales.

Cultivées en eau de mer non renouvelée, certaines espèces de Corallinacées à thalle mince poursuivent leur croissance, mais leur paroi ne se calcifie presque plus. Un thalle de *Fosliella minutula* ainsi cultivé montre un décollement des files cellulaires, d'ordinaire plagiotropes, qui ne sont plus alors coalescentes et s'orientent perpendiculairement au substrat. Les cellules deviennent plus étroites, portent encore une cellule tectale tant que leur paroi demeure quelque peu calcifiée. A l'extrémité de ces filaments, la calcification devient à peine perceptible et les cellules tectales disparaissent.

b) En conditions normales.

Dans le cycle de vie d'une Algue Corallinacée interviennent, en certains cas, des décalcifications locales du thalle qui peuvent être accompagnées, parfois, de la dégénérescence d'une partie des tissus.

α) Décalcifications végétatives

Corallinacées articulées

Le cas le plus simple de décalcification végétative des tissus s'observe chez les Corallinacées articulées. De nombreux auteurs (Weber van Bosse, 1904 ; Yendo, 1904 ; Johansen, 1969) ont étudié le mode de formation des articulations sur les différents exemples connus et montré l'importance de ce phénomène pour la systématique du groupe. Cette étude est encore incomplète à l'heure actuelle. Cependant, on peut distinguer, avec Johansen (1969a), trois types principaux dans la morphogenèse des articulations.

— Le type *Corallina*, le mieux connu, caractérise, avec quelques variantes, l'ensemble des Corallinées. Dans ce type, l'articulation est formée d'un faisceau de cellules souvent de grande taille (Planche II, 4), possédant, dès leur apparition, des propriétés physiologiques particulières. Elles se forment à l'apex des branches, à partir des initiales qui s'allongent considérablement tandis que, corrélativement, leur calcification se ralentit. Par la suite, la croissance du thalle se poursuivant, les cellules ainsi formées se trouvent en position interne. Elles conservent leur forme ; leur paroi se décalcifie progressivement et peut être, à ce stade, colorée intensément par la fuchsine. Johansen (1969b) a mis en évidence un processus un peu différent dans le cas des *Calliarthron*. Les cellules de l'articulation s'allongent postérieurement à leur formation tandis que leur paroi se décalcifie. Le type *Lithothrix*, très particulier, est également voisin du type *Corallina*. L'axe des thalles, de structure homogène, est constitué par des cellules très allongées, toutes identiques, à divisions synchrones et recouvertes à intervalles réguliers d'un cortex de petites cellules dont la genèse est propre à ce genre et sera décrite ultérieurement. Les régions dépourvues de ces épaissements corticaux font apparaître un faisceau de cellules médullaires non calcifiées. Il y a donc, sans autre différenciation, décalcification locale des cellules médullaires normales.

— Le type *Amphiroa*, peut-être plus primitif, caractérise uniquement les espèces de ce genre. L'apex des branches possède une anatomie très homogène, rappelant celle de certains *Lithophyllum*. La décalcification apparaît tardivement. Elle affecte toute une zone végétative du thalle à partir de sa région médullaire et progresse de façon plus ou moins complète vers sa périphérie (Johansen, 1969a).

— Le type *Metagoniolithon* est un peu différent des précédents. Les ébauches des articulations qui apparaissent au sommet des thalles, sont caractérisées par une modification dans le fonctionnement du méristème apical. Elles sont formées de plusieurs strates de cellules à lumière étroite, à paroi très épaisse, non calcifiée, vraisemblablement riche en mucilages. L'ensemble de ce tissu rappelle assez bien, à première vue, le tissu médullaire de certaines Floridées multiaxiales telles que les *Polyides*. On voit donc apparaître, dans ce cas, une différenciation cellulaire particulière au niveau des articulations.

Desquamation locale des thalles

Les thalles, encroûtants ou branchus, peuvent se desquamer, c'est-à-dire éliminer, sur une plus ou moins grande étendue, une portion de leurs tissus les plus superficiels (Planche II, 5). Ce phénomène est fréquent chez le *Lithophyllum fasciculatum* où il a déjà été mentionné (J. Cabioch, 1968a). On assiste tout d'abord, sur les coupes, à la dégénérescence, sur une épaisseur variable, des strates cellulaires les plus externes (de 4 à 10 couches de cellules), que l'on ne décèle plus que par les traces de leurs parois. Au-dessous de cette zone morte s'installe, après décalcification des parois cellulaires, une couche de composés pectiques fortement colorable par la fuchsine et qui constituera ultérieurement une nouvelle cuticule externe protectrice. Corrélativement, les cellules sous-jacentes, demeurées vivantes,

reprennent une activité mitotique et de nouvelles initiales s'élaborent. La zone nécrosée se décolle progressivement et disparaît. Le phénomène est décelable de l'extérieur par l'aspect souvent farineux des thalles.

β) Décalcifications liées à la reproduction

La formation des organes reproducteurs sexués ou asexués s'effectue, le plus souvent, par un processus très semblable à celui qui vient d'être décrit. Les éléments reproducteurs, gamètes ou spores, sont formés à l'intérieur de cellules dépourvues de toute calcification. Ces cellules sont, à l'origine, des cellules végétatives normales, calcifiées, situées en position interne dans le thalle. Une série de décalcifications et de délaminations plus ou moins apparentes va permettre à la fois le développement des éléments reproducteurs à l'abri des cavités protectrices nommées conceptacles et leur émission.

Dans le cas le plus simple, ce sont des cellules relativement internes du thalle qui se décalcifient tandis que leur contenu se dédifférencie, avant de devenir un sporocyste. La file cellulaire qui lui fait suite vers le haut dégénère et se gélifie, constituant un canal de sortie. Les sporocystes peuvent demeurer séparés par du tissu calcifié : c'est le cas des tétrasporocystes d'*Archaeolithothamnum*. La décalcification peut aussi affecter de la même façon toutes les cellules d'un même niveau sur une étendue restreinte ; certaines d'entre elles deviennent des sporocystes, d'autres dégénèrent et forment un tissu stérile. L'ensemble constitue le conceptacle multipore des Lithothamniées.

Beaucoup plus complexes sont les phénomènes de décalcification qui accompagnent généralement la formation des conceptacles unipores. A l'origine, une desquamation très localisée de la surface du thalle découpe une sorte de bouchon de tissu nécrosé (Adey, 1966b). Ce bouchon se délamine en laissant à nu un certain nombre de cellules autrefois internes, qui demeurent vivantes bien que non calcifiées. Autour de ces cellules qui sont les cellules-mères des éléments reproducteurs, s'effectue une prolifération du tissu calcifié demeuré intact ; il constitue une cavité plus ou moins proéminente, ouverte à son sommet par un pore unique. Ce processus s'observe aisément sur les coupes de *Lithothamnum bornetii*, de *Corallina*, etc.

Les quelques observations précédentes ne suffisent pas à expliquer le mécanisme de la calcification chez les Corallinacées. Elles permettent cependant de donner une définition plus précise du problème. La calcification des parois résulte d'un processus physiologique cellulaire qui dépend, dans une assez faible mesure, des facteurs externes et ne semble pas être directement liée à la photosynthèse. Elle apparaît, lorsque sont réalisées les dimensions cellulaires caractéristiques de l'espèce, c'est-à-dire après régulation du rapport nucléoplasmique. Elle se fait toujours postérieurement à la formation de la paroi celluloso-pectique et n'est pas directement liée à la croissance. En outre, l'intensité du phénomène et ses fluctuations sont peut-être en relation avec la plus ou moins grande abondance des acides pectiques au voisinage de la paroi cellulaire.

C. - LES SYNAPSES.

A l'exemple de toutes les cellules des Floridées, les cellules des Corallinacées sont unies par des formations synaptiques qui apparaissent dès les premiers cloisonnements de la spore. Chacune de ces

formations est constituée par un bouchon de substances lipo-protéiques, intensément colorable par l'hématoxyline ferrique et obturant une perforation de la paroi cellulaire. Elles ne sont pas toujours visibles sur les coupes de matériel calcifié. Quel que soit, en fait, l'ordre de leur apparition, on distingue habituellement, chez les Corallinacées, deux sortes de liaisons intercellulaires : les synapses primaires qui relient deux cellules d'une même file, c'est-à-dire deux cellules issues du cloisonnement transversal d'une même initiale et les synapses secondaires qui relient, au contraire, deux cellules voisines de files différentes. Les premières apparaissent souvent postérieurement aux secondes (cas de certaines Lithophyllées). Une même cellule ne possède jamais plus de deux ou trois synapses primaires. Elle peut, par contre, porter plusieurs synapses secondaires en un ou deux verticilles.

La taille des synapses varie, selon les genres, de 0,5 à 5 μ de diamètre environ. Elle est généralement proportionnelle à l'épaisseur de la paroi cellulaire. Ainsi, les cellules à parois épaisses du tissu péri-thallien des *Lithothamnium* possèdent d'assez grosses synapses primaires aisément observables. Par contre, les cellules à parois minces des Corallinées ou des Lithophyllées possèdent des synapses toujours très petites. Il en est de même pour les synapses secondaires dont le mode de formation sera décrit plus loin et qui apparaissent souvent entre cellules à paroi mince. Dans les tissus des *Archaeolithothamnium*, elles s'observent cependant plus facilement.

En microscopie optique, les synapses des Corallinacées apparaissent presque toujours formées par l'accrolement de deux disques épais, fortement sidérophiles. Une étude récente (J. et G. Feldmann, 1970), réalisée à l'aide de la microscopie électronique, sur des Floridées non calcaires, a montré que, dans certains cas, ces deux éléments sidérophiles peuvent être nettement séparés. Chez certaines Corallinacées où les synapses sont de petites dimensions, on voit sur les coupes longitudinales, les deux disques se séparer et glisser de part et d'autre de la paroi cellulaire dans des directions opposées. C'est le cas chez les *Corallina*, certains *Amphiroa* et certains *Lithophyllum*.

II. - LE NOYAU

Le noyau des Corallinacées a fait l'objet d'études assez nombreuses et détaillées. Outre le nombre chromosomique qui a été recherché chez diverses espèces, les modalités de réalisation de la mitose et de la méiose ont attiré l'attention des auteurs sur un nombre cependant restreint d'exemples. Après les premières observations de Schmitz (1880) sur la morphologie du noyau, Davis (1898) et Bauch (1937) étudièrent la division nucléaire dans les tétrasporocystes et les formations voisines (disporocystes). Si l'on excepte les quelques observations de Westbrook (1935), les données les plus complètes dont on pouvait disposer, à une époque récente, sur le cycle des Corallinacées, résultent des recherches de Yamanouchi (1921). Puis Suneson (1937, 1943, 1945), au cours de ses travaux sur le développement des thalles, a étudié les caractéristiques nucléaires de ces Algues et, plus particulièrement (1950), le comportement du noyau lors de la formation des dispores. Récemment, Magne (1964), dans son travail sur la caryologie des Floridées, a apporté de nouveaux éléments et décrit dans le détail les différentes étapes de la mitose et de la méiose chez le *Corallina officinalis*.

Le but du présent travail étant essentiellement anatomique et morphogénétique, les fixations n'étaient pas propices à une étude caryologique approfondie et je me bornerai à mentionner les caractères généraux de la morphologie nucléaire : nombre, taille et rôle des noyaux dans les phénomènes cytologiques les plus importants, indépendants du cycle nucléaire proprement dit.

A. - NOMBRE DE NOYAUX.

Les cellules des Corallinacées sont toujours uninucléées, tout au moins lorsqu'elles sont jeunes. On ne connaît pas d'exemples d'initiales plurinucléées. Par la suite, lors du vieillissement des tissus, des phénomènes cytologiques secondaires interviennent, dans certains cas, qui aboutissent à la formation de grands cénotypes plurinucléés au début et dont le nombre des noyaux se réduit progressivement par fusion des différents éléments. L'observation des noyaux n'est pas toujours aisée chez les Corallinacées. Dans les cellules tectales les plus externes, qui dégénèrent en général rapidement, les colorations mettent en évidence l'existence d'un noyau de très petite taille ($1 \text{ à } 2 \mu$) toujours présent jusqu'au moment de leur exfoliation. De même, sur les coupes, les cellules internes des tissus particulièrement épais sont souvent peu colorables, chargées de réserves (amidon floridéen) et l'on admet couramment que ces cellules ne sont plus vivantes. En fait, lorsque pour une raison quelconque (traumatisme) elles se trouvent amenées dans une position plus externe, on peut observer que le noyau et les autres éléments du contenu cellulaire réapparaissent. Ils étaient simplement en état de physiologie ralentie et ne pouvaient être colorés par les réactifs habituels. J'ai pu mettre, par contre, en évidence un phénomène très net de dégénérescence nucléaire lors de la transformation des trichocytes en mégacytes éphémères chez le *Neogoniolithon notarisii* (J. Cabioch, 1968 b).

B. - DISPOSITION, DIMENSIONS, MORPHOLOGIE ET STRUCTURE DU NOYAU.

Le noyau, chez les Corallinacées, n'est pas situé dans le cytoplasme pariétal, mais au contraire généralement suspendu dans un trabécule cytoplasmique axial reliant les deux synapses primaires et maintenu, en outre, par un fin réseau de trabécules transversaux (Fig. 1, A). Il conserve ainsi une forme beaucoup moins comprimée que celle que l'on observe, par exemple, chez le *Peyssonnelia squamaria* (Magne, 1964) et aussi chez le *Peyssonnelia atropurpurea* où, contenu dans un simple fuseau tendu entre les synapses, il s'appuie souvent sur une des parois de la cellule. Magne a d'ailleurs montré que, chez les Floridées, la forme du noyau au repos était essentiellement déterminée par la manière dont il se dispose dans la cellule. Il en

est ainsi chez les Corallinacées, où cette disposition et la taille des noyaux varient d'une catégorie cellulaire à l'autre ; mais les dimensions nucléaires demeurent, dans ces conditions, comparables et sans grande variation d'une espèce à l'autre. Dans les initiales principales, c'est-à-dire dans les initiales hypothalliennes assurant l'allongement du thalle, le noyau est en général sphérique, de grande taille (5 à 6μ de diamètre). Dans les cellules directement sous-jacentes, ses dimen-

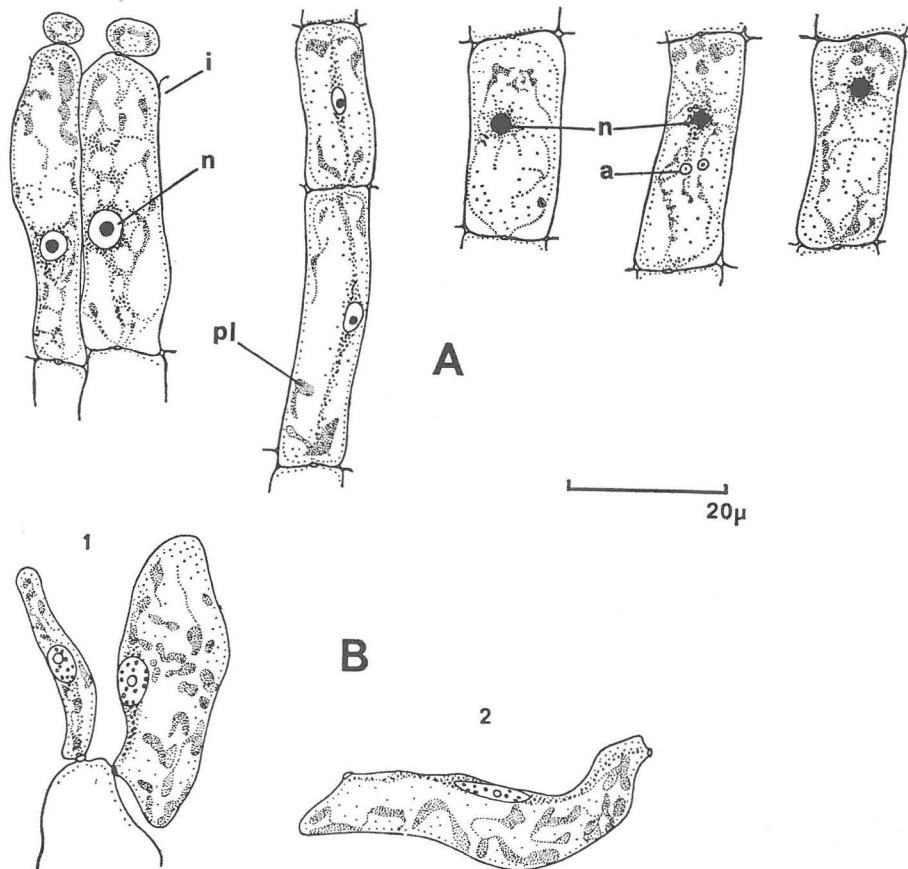


FIG. 1
Aspect du noyau de quelques Floridées encroûtantes.

A : *Lithophyllum incrustans*, décroissance du noyau quiescent depuis les initiales marginales jusqu'aux cellules internes.

B : *Peyssonnelia atropurpurea*, deux aspects du noyau dans les initiales pleuroidiennes (1) et dans les cellules âgées de l'hypothalle (2).

a : amidon floridéen ; i : initiale ; n : noyau ; pl. : plastides.

sions se trouvent déjà fortement réduites ($1,5$ à 2μ) et sa forme devient quelque peu ovoïde. Magne (1964) avait déjà remarqué, dans le cas du *Peyssonnelia squamaria*, le passage presque sans transition du noyau intercinétique sphérique des initiales, au noyau quiescent, de forme naviculaire, des premières cellules végétatives. La figure 1, B montre un phénomène identique observé dans la marge des thalles de *Peyssonnelia atropurpurea*. Chez certaines Corallinacées, le contour

nucléaire peut également devenir fusiforme. C'est le cas dans les cellules très allongées constituant les articulations des *Calliarthron* (Johansen, 1969 b). Nous citerons également le cas des *Fosliella* et des *Neogoniolithon* où de fréquentes fusions cellulaires conduisent à l'élaboration d'un gros noyau de forme plus ou moins étoilée, qui n'est plus susceptible de remaniements ultérieurs.

Pour Magne (1964), la croissance cellulaire entraînerait une croissance de l'appareil nucléaire ayant pour résultat le maintien du rapport nucléoplasmique. Chez les Corallinacées toutefois, la croissance du noyau n'est pas toujours liée à la croissance cellulaire. Ainsi, lors des phénomènes de délamination locale des tissus, on voit le noyau des cellules périthallienne banales augmenter fortement de volume, ce qui n'est pas, en fait, l'indice d'un accroissement de la taille cellulaire, mais semble lié simplement à la reprise d'activité mitotique des cellules. Il n'en reste pas moins que le maintien du rapport nucléoplasmique joue vraisemblablement un rôle très important dans le déterminisme du comportement cellulaire. Il influe, semble-t-il, sur le mode de découpage de la spore originelle et la morphologie du massif germinatif. La taille et le nombre des cellules issues du simple découpage de la spore, sans auxésis, sont très certainement conditionnés, dans une large mesure, par la différence entre le rapport nucléoplasmique de la spore et celui des cellules végétatives ordinaires de l'espèce.

La structure nucléaire a été étudiée par Magne, qui mentionne l'existence constante, dans le noyau au repos, d'un nucléole et d'un réseau de chromocentres. Celui-ci est particulièrement net chez le *Corallina officinalis*, où l'auteur a suivi, lors de la prophase mitotique, l'élaboration des chromosomes par condensation et fusion d'éléments chromocentriques et disparition progressive du réseau.

Des dénombrements chromosomiques ont été effectués à diverses reprises, sur des exemples cependant assez peu variés. Les résultats obtenus montrent un nombre identique pour différentes espèces. Il est, en effet, de $n = 24$ pour *Corallina officinalis*, *Jania rubens* (Suneson, 1937 ; Magne, 1964), *Amphiroa aberrans* (Segawa, 1941), *Fosliella farinosa* (Balakrishnan, 1947) et *Mastophora lamourouxi* (Suneson, 1945). Il est de $n = 15$ pour *Dermatolithon litorale*, $n = 16$ pour *D. corallinae* (Suneson, 1950).

Il convient de rappeler, en outre, l'existence de phénomènes d'apoméiose étudiés par Suneson, qui interviennent lors de la formation de dispores uninucléées. Ces spores apoméiotiques ont été mentionnées avec certitude chez les *Dermatolithon*. Certaines se surajoutent au cycle normal de l'Algue (*D. pustulatum*). D'autres, au contraire, peuvent constituer le seul mode de reproduction d'une espèce dans une région déterminée (*D. corallinae* sur les côtes de Suède, *D. cystoseirae* sur les côtes de la Manche). Ces phénomènes sont en relation avec des conditions biogéographiques et apparaissent, dans les formes à développement rapide, lorsque certaines espèces se trouvent à la limite septentrionale de leur répartition.

Depuis les travaux de Yamanouchi (1921), le cycle des Corallinacées est considéré comme un cycle classique de Floridée, c'est-à-dire un cycle trigénétique diplohaplophasique isomorphe (si l'on ne tient pas compte, pour sa morphologie, de la génération carposporophytique parasite). Si l'on excepte les cas particuliers d'apoméiose, on connaît en effet, pour la plupart des espèces, des tétrasporophytes et des

gamétophytes tout à fait semblables. Il n'en demeure pas moins cependant que, dans la nature, certaines espèces dont le cycle est considéré comme classique, sont représentées par une nette dominance des tétrasporophytes, tandis que les gamétophytes sont toujours très rares. C'est le cas pour les trois espèces de *Corallina* des côtes de la Manche (*C. officinalis*, *C. mediterranea* et *C. squamata*) dont le développement est assez lent. Aucun phénomène d'apoméiose n'a jusqu'à présent été constaté chez ces espèces. Magne (1964) a pu vérifier que les tétrasporophytes du *C. officinalis* de Roscoff étaient bien diploïdes. A partir de cultures réalisées sur du matériel de Roscoff, von Stosch (1969) a observé, chez cette même espèce, un cycle normal. Les anomalies observées dans la nature doivent, vraisemblablement, être imputées à des mécanismes extranucléaires propres au développement de ces Algues. Les *Corallina* de la Manche sont capables d'un intense bouturage que l'on observe à la fin de l'été. Il est possible que ce mode de propagation, beaucoup plus rapide, l'emporte sur le développement normal des spores, qui est toujours très lent (J. Cabioch, 1966). En outre, les cas d'aposporie ne sont pas rares.

III. - LE CYTOPLASME ET SES ÉLÉMENTS FIGURÉS

L'épaisseur de la paroi cellulaire calcifiée rend toute observation vitale difficile chez les Corallinacées. Le cytoplasme et les éléments figurés qu'il contient ne peuvent être détectés avec précision qu'après fixation et décalcification du matériel. Les fixateurs usuels (formol neutre salé à 4 p. 100, mélange de Susa) le conservent assez bien et permettent de reconstituer le contour et la genèse du système vacuolaire. Les différentes inclusions cytoplasmiques sont constituées, en plus du noyau, par les plastes, les grains d'amidon floridéen, toujours très abondants et certaines inclusions sidérophiles, cristallines ou non. Outre les cellules initiales qui en sont toujours richement pourvues, le cytoplasme est particulièrement abondant dans les spores où il est également très riche en inclusions, ainsi que dans certaines cellules ayant subi une dédifférenciation comme, par exemple, les cellules-mères de trichocytes. Ce dernier phénomène est assez général chez les Floridées et s'observe également dans les cellules pilifères des *Graciaria* (Fig. 11, B).

A. - LES VACUOLES.

L'observation vitale des vacuoles n'est possible que dans le cas des cellules dépourvues de paroi calcifiée. Les spores, qui en sont un des rares exemples, ne constituent cependant pas un matériel favorable. Une exception doit être faite, toutefois, pour les spores des Corallinacées parasites qui sont le siège d'un phénomène de vacuolisatation intense au moment de leur germination. C'est ainsi que j'ai pu obtenir des images tout à fait comparables (Fig. 2, A et B) dans

le cas du développement des spores de l'*Amphiroa verruculosa*, du *Schmitziella* et du *Choreonema*. Dans ces trois cas, la spore, en général de petite taille, ne se fixe pas. Très rapidement après l'émission, le cytoplasme, toujours pourvu de nombreux grains d'amidon floridéen,

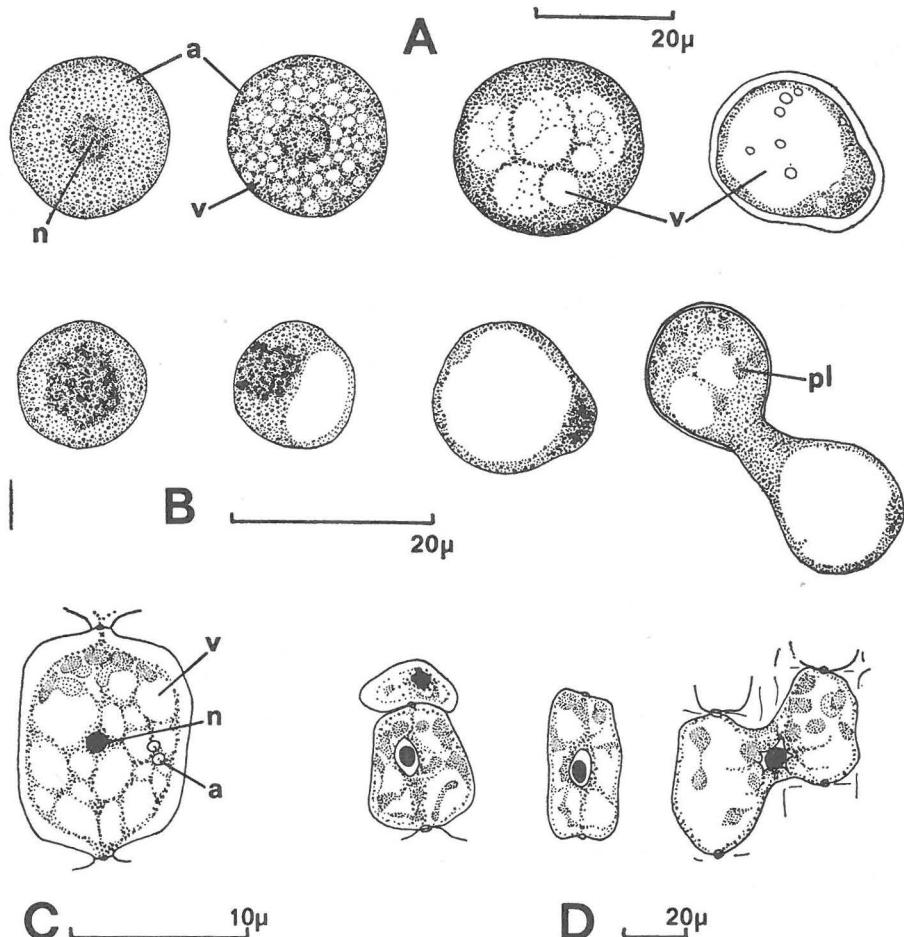


FIG. 2
Système vacuolaire des Corallinacées.

A : *Choreonema thuretii*, vacuolisation des spores au début du développement (observation vitale).

B : *Amphiroa verruculosa*, id.

C : *Pseudolithophyllum expansum*, cellule périthallienne (picro-indigocarmine).

D : *Neogoniolithon notarisi*, cellules périthallienennes (hématoxyline-éosine).

a : amidon floridéen ; n : noyau ; pl. : plastides ; v : vacuoles.

se vacuolise intensément. Cette vacuolisation peut être plus ou moins précoce et affecter, soit la spore tout entière, avant sa segmentation, soit une région déjà segmentée. Les vacuoles, d'abord très petites, fusionnent peu à peu et on observe rapidement, au centre de la spore, une masse dense de cytoplasme où se concentrent le noyau et les plastides (Fig. 2, A) (sauf dans le cas du *Choreonema* qui n'est pas pigmenté) et qui est entourée d'un réseau vacuolaire à larges mailles.

A un moment donné, une protubérance se forme à un pôle quelconque de la sphère, où s'engage une grande vacuole, entourée de cytoplasme pariétal et qui devient un tube germinatif. Ce phénomène est extrêmement labile, difficile à suivre dans les conditions habituelles de culture peu propices au maintien d'Algues parasites, mais il présente un caractère de généralité tout à fait certain. Dans le cas, plus fréquent, où la spore se segmente dès son émission (*Amphiroa rigida*), la formation du rhizoïde germinatif fait encore intervenir l'extension d'un système vacuolaire important et le cytoplasme se concentre à l'un des pôles de la cellule. Ce phénomène de vacuolisation des spores, propre aux espèces parasites, a été vraisemblablement longtemps considéré comme un processus létal et son observation fut, de ce fait, négligée. Les figures que j'ai observées à ce sujet rappellent en plusieurs points les illustrations données par J. et G. Feldmann (1958) sur le développement du *Janczewskia verrucaeformis*, adelphoparasite du *Laurencia obtusa*.

Les spores des Corallinacées non parasites sont généralement munies d'une importante proportion de cytoplasme dense comportant de nombreux fragments de plastes et des grains d'amidon floridéen fortement colorables par le lugol. Peu de vacuoles se trouvent formées lors des premières étapes de la segmentation. Les premières formations vacuolaires importantes apparaissent lorsque s'élaborent les initiales marginales du thalle, à la périphérie du massif germinatif. Cette apparition est également corrélative de la sécrétion des premiers cristaux de calcite. Dans les cellules du thalle adulte, l'observation du système vacuolaire est rendue possible par la coloration à l'hématoxyline-éosine ou au picro-indigocarmine qui, en colorant le cytoplasme, mettent en évidence le contour des vacuoles. Celles-ci, pratiquement absentes dans les cellules tectales, sont faiblement développées au niveau des initiales, qui possèdent un cytoplasme dense, concentré autour d'un noyau volumineux. Très rapidement, dans les cellules végétatives, elles acquièrent un développement et une disposition caractéristiques en réseau à larges mailles, maintenues par des trabécules cytoplasmiques où se trouvent disposés les plastes dans la région pariétale et les grains d'amidon floridéen en position généralement plus interne. Au centre de la cellule se situe le noyau, souvent de petite taille, suspendu dans ce réseau de cytoplasme. Cette disposition du système vacuolaire rappelle un peu celle que l'on décrit classiquement sur l'exemple des Ectocarpacées. Lorsqu'il y a fusion latérale de cellules voisines, il s'effectue une sorte de déplacement du cytoplasme périnucléaire, qui se dispose au centre du pont de jonction entre les deux cellules (Fig. 2, D). En outre, les vacuoles des Corallinacées semblent ne contenir aucune inclusion solide.

B. - LES PLASTES.

Les cellules des Corallinacées renferment des plastes en général bien développés et aisément observables, mais qui ne présentent, ni par leur forme ni par leur disposition, de caractères vraiment spécifiques. Il n'y a pas, comme chez les autres Floridées multiaxiales, de

différences nettes entre les plastes des cellules corticales et médullaires. Bien que disposés en plus grand nombre au pôle supérieur externe des cellules, ils ne sont pas, comme ceux des *Peyssonnelia* (J. Feldmann, cours de cytologie des Algues), le reflet d'une polarité cellulaire particulière. Leur forme semble labile, comme celle de tous les plastes des Floridées. Le plus souvent, ils sont développés mais peu nombreux et adoptent la forme d'un ruban assez large et plus ou moins découpé (Fig. 3, E) qui se résout en fragments discoïdes lors du vieillissement des cellules. Ils deviennent imperceptibles dans les régions les plus internes des thalles âgés. Dans certains cas, par contre, chez les *Dermatolithon*, les *Neogoniolithon* et certaines Lithophyllées, les cellules sont remplies de petits plastes discoïdes (Fig. 2, D).

C. - LES PRODUITS D'ÉLABORATION DU CYTOPLASME.

Les produits d'élaboration que l'on observe dans les cellules de Corallinacées sont de deux sortes : des grains d'amidon floridéen plus ou moins nombreux, pouvant parfois manquer totalement, et des granulations de nature inconnue, vraisemblablement protéique, fortement colorables par l'hématoxyline, assez rares, mais habituelles chez certains *Lithothamnium* où elles sont alors abondantes.

I. - L'amidon floridéen

a) Nature de l'amidon floridéen.

L'amidon floridéen est abondant chez les Corallinacées. Sa nature exacte n'est pas connue avec certitude et certaines de ses particularités laissent supposer qu'il est un peu différent de celui des autres Rhodophycées. Nous l'avons étudié le plus souvent sur coupes, après fixation, décalcification et inclusion à la paraffine. Contrairement à l'amidon floridéen des autres Rhodophycées (Mangenot, 1923 ; G. Feldmann, 1940), il est fort bien conservé par le formol. Avant hydrolyse, il est également insoluble dans l'alcool et on le retrouve intact, sur les coupes, après les différentes étapes de la déshydratation. La solution de Lugol le colore en brun acajou, mais altère considérablement la morphologie des grains. La fuchsine acide, qui le teinte intensément de rouge, s'est révélée le meilleur réactif. Elle met, en outre, fortement en évidence la structure des grains et permet de suivre les étapes de leur synthèse et de leur évolution morphologique. Les grains d'amidon floridéen sont également conservés dans les échantillons d'herbier et peuvent être étudiés de la même manière, après réhydratation du matériel par le formol et technique habituelle des coupes. Ces observations laissent à penser qu'il existe plusieurs types d'amidon floridéen chez les Rhodophycées. Chez certaines Floridées, il présente en effet des propriétés nettement différentes de celui des Corallinacées. Chez les *Peyssonnelia* et les *Calliblepharis*, il est particulièrement abondant et aisément observable à l'état frais. Il disparaît, par contre, complè-

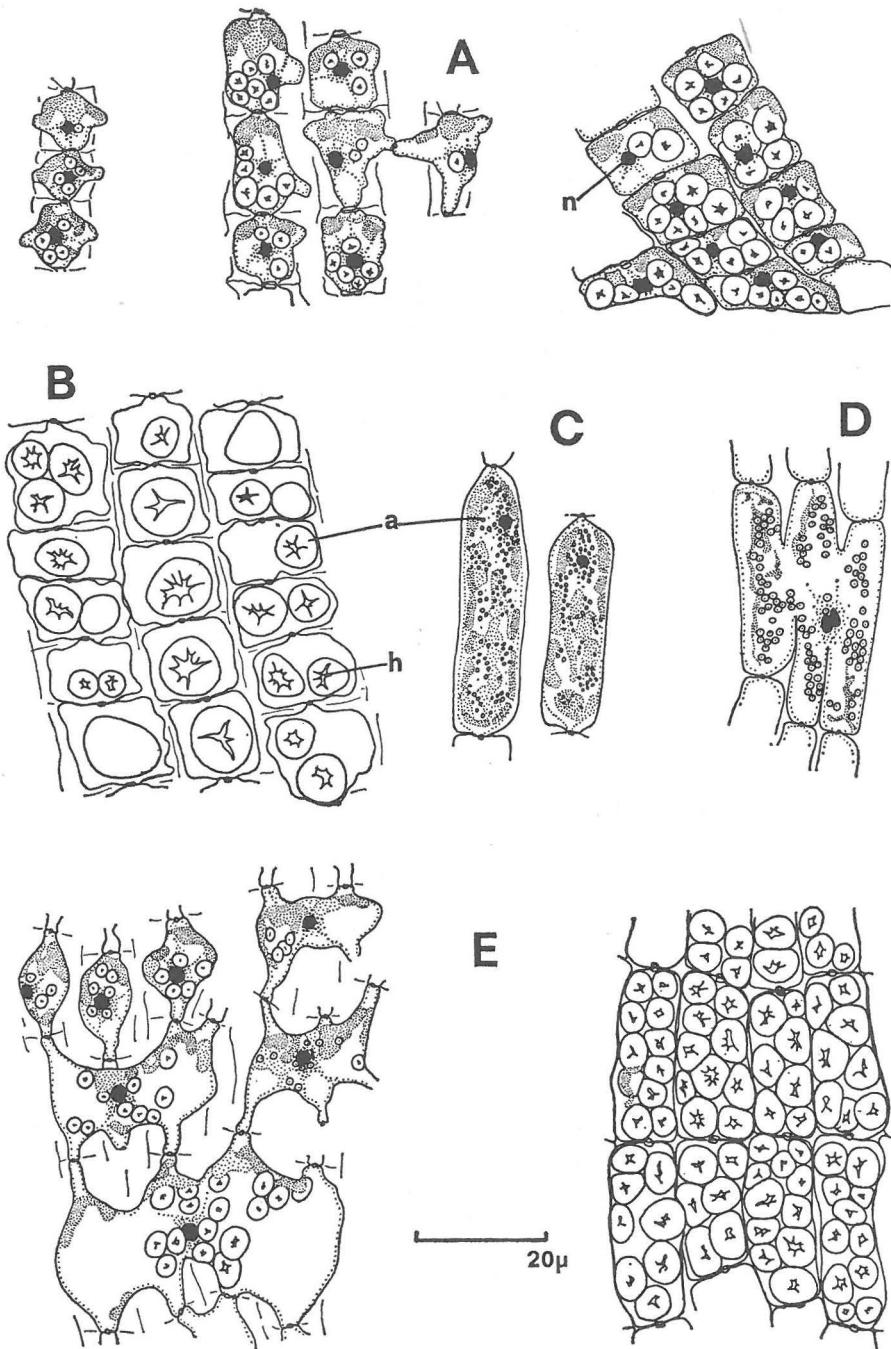


FIG. 3

Disposition des grains d'amidon floridéen (hématoxyline et fuchsine acide).

A : *Lithophyllum incrustans*, différentes cellules périthalliennes, externes à gauche, internes à droite.

B : *Pseudolithophyllum expansum*, cellules périthalliennes âgées.

C : *Dermatolithon cystoseirae*, cellules périthalliennes.

D : *Corallina officinalis*, cellules médullaires d'un article.

E : *Lithothamnium corallioïdes*, cellules médullaires d'une branche, portion externe à gauche, portion interne à droite.

a : amidon floridéen ; h : hile ; n : noyau.

tement après les déshydratations par l'alcool. Les grains, bien que d'une forme sphérique et présentant le phénomène de la croix noire, n'ont pas la même morphologie. On n'y observe pas de hile et leur consistance paraît quelque peu fluide, ressemblant à celle de gouttes d'huile. On ne les retrouve jamais après coloration des coupes par la fuchsine acide.

b) Forme et nombre des grains.

Mme Lemoine (1911) distingue, d'après leur morphologie étudiée par coloration à l'eau iodée, deux sortes de grains d'amidon floridéen chez les Corallinacées. Les Algues à grandes cellules contiennent des grains petits, arrondis, distincts les uns des autres. Ce sont les « grains simples ». Les Algues à cellules de taille moyenne ne renferment, au contraire, qu'un seul gros grain d'amidon, qui paraît remplir exactement la cellule. Chaque gros grain, est pour Mme Lemoine, la juxtaposition de plusieurs grains, et l'auteur les nomme « grains coalescents ». Rosenvinge (1917) réfute à juste titre cette distinction, estimant qu'elle ne dépend, en fait, que du degré de remplissage des cellules par l'amidon floridéen. La coloration par la fuchsine acide et l'observation en lumière polarisée m'ont permis de préciser ces données.

L'amidon floridéen se présente toujours, chez les Corallinacées, sous la forme de grains sphériques lorsqu'ils sont jeunes et avec un point central très réfringent, véritable hile, comparable à celui de l'amidon des Végétaux supérieurs. Rosenvinge avait noté la présence de ce hile dans l'amidon floridéen des échantillons d'herbier et lui attribuait simplement la valeur d'une bulle d'air. A ce stade, les grains présentent tous, entre nicols croisés, le phénomène de la croix noire. Lorsque chaque grain s'accroît, ses contours deviennent ovoïdes et le hile prend la forme d'une dépression centrale étoilée, plus ou moins irrégulière. On n'observe pas de striation de croissance. Elle apparaît toutefois après un début d'hydrolyse par l'amylase salivaire.

La taille des grains d'amidon floridéen peut varier considérablement à l'intérieur d'une même espèce, selon l'âge du thalle considéré et selon la période végétative. Elle peut être également très différente d'un genre à l'autre. Les grains les plus petits ont environ $0,5 \mu$ de diamètre. Les plus grands peuvent atteindre 10 à 15μ de diamètre. Le hile n'est bien observable, sous la forme d'un point brillant au début, que dans les grains supérieurs à 1μ . Certains genres ne possèdent dans leurs cellules qu'un grand nombre de grains de petite taille. C'est le cas assez fréquemment chez les *Dermatolithon* (Fig. 3, C) où l'amidon est souvent à peine perceptible. La figure 3 montre la répartition de ces grains sur différents exemples de Corallinacées.

c) Lieu et mode de synthèse.

Les Corallinacées à thalle libre, assez minces, sont les plus propices aux fixations histologiques. Sur un exemple de ce type, nous avons pu suivre plus aisément les étapes morphologiques de la synthèse de l'amidon floridéen.

Pseudolithophyllum expansum.

Le premier exemple a été étudié sur des échantillons de *Pseudolithophyllum expansum* récoltés à Banyuls. On peut mettre en évi-

dence, dans ce cas, l'intervention d'un territoire cytoplasmique particulier où apparaissent et se localisent les jeunes grains d'amidon floridéen. Des coupes ont été réalisées, après fixation par le formol à 4 p. 100 et décalcification, dans la marge d'un thalle jeune en voie de croissance active. La coloration par l'hématoxyline et la fuchsine acide montre, dans toutes les cellules des tissus jeunes, la différenciation, dans une portion de cytoplasme trabéculaire, d'une sorte de membrane fortement colorable par la fuchsine et plus ou moins nettement satellite du noyau. Cette membrane existe déjà dans les cellules initiales où elle est pourvue, dès ce stade, d'une multitude de points réfringents qui lui donnent une texture finement granuleuse et représentent les premières ébauches des grains d'amidon floridéen. Cette différenciation cytoplasmique, bien que présente dans les cellules de la strate hypothallienne unique, y est cependant très réduite, représentée seulement par une simple tache vivement colorée. Dans les cellules épithalliques, cette membrane acidophile a pu être également mise en évidence mais la faible épaisseur de ces cellules la rend difficilement discernable. Les colorations de fond par l'éosine ne la font pas apparaître. Les colorants du chondriome n'ont pas donné de réaction positive.

L'évolution de ce territoire amyloïde peut être suivie aisément par l'étude du contenu cellulaire tout au long des files périthalliques, depuis la surface du thalle jusqu'aux régions plus internes où l'amidon devient souvent très abondant.

Dans les initiales périthalliques et les cellules qui leur sont directement sous-jacentes (Fig. 4, A), la membrane amylogène peut adopter deux sortes de dispositions. Tantôt en forme de voile étoilé, elle enrobe complètement le noyau qui demeure central, suspendu dans le réseau de trabécules cytoplasmiques. Elle est alors souvent d'aspect lisse. Très fréquemment, par contre, elle se localise au pôle inférieur de la cellule, où elle se dispose en une sorte de cupule à concavité dirigée vers le haut. Elle est alors finement granuleuse et toujours très vivement colorable par la fuchsine.

Dans les cellules plus internes (Fig. 4, B), elle se dispose dans un trabécule cytoplasmique toujours assez voisin du noyau, mais en général très éloigné des plastides. Elle s'étire, devient plus volumineuse et, par là-même, moins colorable. Elle comporte de nombreux corpuscules réfringents dont la taille s'accroît et qui représentent déjà de très petits grains d'amidon floridéen.

Par la suite, dans les cellules encore plus âgées, cette membrane prend la forme d'une résille très irrégulière. A l'intérieur de ses mailles, se localisent les grains d'amidon floridéen les plus petits, tandis que les plus gros, pourvus d'un hile punctiforme, demeurent attachés au début à sa face externe, avant de s'en détacher complètement pour se déposer dans le cytoplasme trabéculaire ou pariétal, le plus souvent au pôle inférieur de la cellule, où ils vont poursuivre leur croissance. Dans les cellules où se déroule ce processus de synthèse, les plastides demeurent abondants, toujours localisés contre la paroi supérieure de la cellule. Dans les cellules âgées, pourvues de gros grains d'amidon, les plastides deviennent résiduels et la résille cytoplasmique amylogène tend à disparaître. Elle devient difficilement

décelable (Fig. 4, C), faiblement colorable par la fuchsine et sa taille diminue considérablement.

Les cellules très âgées, observables au centre des thalles, ne contiennent généralement qu'un seul grain d'amidon floridéen, de grande taille, à contours bien définis et que l'on ne peut qualifier de grain coalescent. L'examen des coupes à l'aide du microscope polarisant permet d'expliquer le passage progressif de ces nombreux grains au stade d'un grain unique et volumineux. Il y a, en effet, fusion progressive des grains deux par deux, quelquefois trois par trois. Les différentes étapes de cette fusion sont mises en évidence par la disposition des croix noires (Planche II, 6 ; Fig. 4, D), encore bien distinctes au début, et dont on voit les centres, correspondant aux hiles, se rapprocher, puis fusionner, tandis que leurs branches convergent et se confondent. Les hiles ainsi fusionnés prennent une forme étoilée à branches de plus en plus nombreuses et irrégulières. Cette fusion des grains n'est d'ailleurs pas définitive et l'addition d'une goutte de lugol sur une préparation présentant de tels grains, provoque leur éclatement en une multitude de grains plus petits. Ces observations montrent également la fluidité relative de l'amidon floridéen qui, bien que présentant une morphologie parfaitement définie, apparaît cependant comme une structure extrêmement fragile, beaucoup plus changeante que celle de l'amidon des Chlorophytes.

Il semble donc que, chez le *Pseudolithophyllum expansum*, la synthèse de l'amidon s'effectue dans un territoire cytoplasmique défini, colorable par la fuchsine acide. Cette formation amylogène préexiste dans toute cellule initiale et on peut penser qu'elle se transmet par simple bipartition aux cellules-filles. Dans ce territoire privilégié, les jeunes grains d'amidon floridéen sont élaborés vraisemblablement sous l'influence du noyau qui se trouvant, au début, enrobé par lui, doit en amorcer, tout au moins, la réaction de synthèse. Cette observation confirme l'hypothèse de Mangenot (1923) qui supposait que le noyau des Floridées participait activement au processus de synthèse. Les grains d'amidon semblent terminer ensuite indépendamment leur croissance et fusionnent ultérieurement, lors du vieillissement de la cellule.

Autres exemples.

Un tel territoire cytoplasmique amylogène n'a, pour le moment, pas été observé sur d'autres Corallinacées. Chez le *Lithophyllum incrustans*, la coloration par la fuchsine acide met parfois en évidence une sorte de bâtonnet allongé, satellite du noyau, mais qui n'évolue pas.

La plupart des autres Corallinacées, toujours richement pourvues d'amidon floridéen, ne permettent donc pas de suivre aussi nettement les étapes morphologiques de la synthèse amylacée. Tantôt les grains semblent se former préférentiellement entre les plastes et le noyau (*Dermatolithon*), tantôt ils paraissent, au contraire, appendus à la surface des plastes, comme c'est fréquemment le cas chez les Lithothamniées. Un exemple de cette disposition est donné par le *Mesophyllum lichenoides* (Fig. 4, E). Cette espèce est constituée essentiellement par du tissu hypothallien et les initiales marginales ont une fréquence de division bien supérieure à celles du *Pseudolithophyllum expansum*. Il en résulte que la synthèse de l'amidon floridéen s'effectue

moins directement à partir du point végétatif, mais surtout dans les cellules âgées, dont le contenu s'est déjà modifié et qui sont devenues des cénoctyes. A la marge des thalles où les cénoctyes sont encore peu

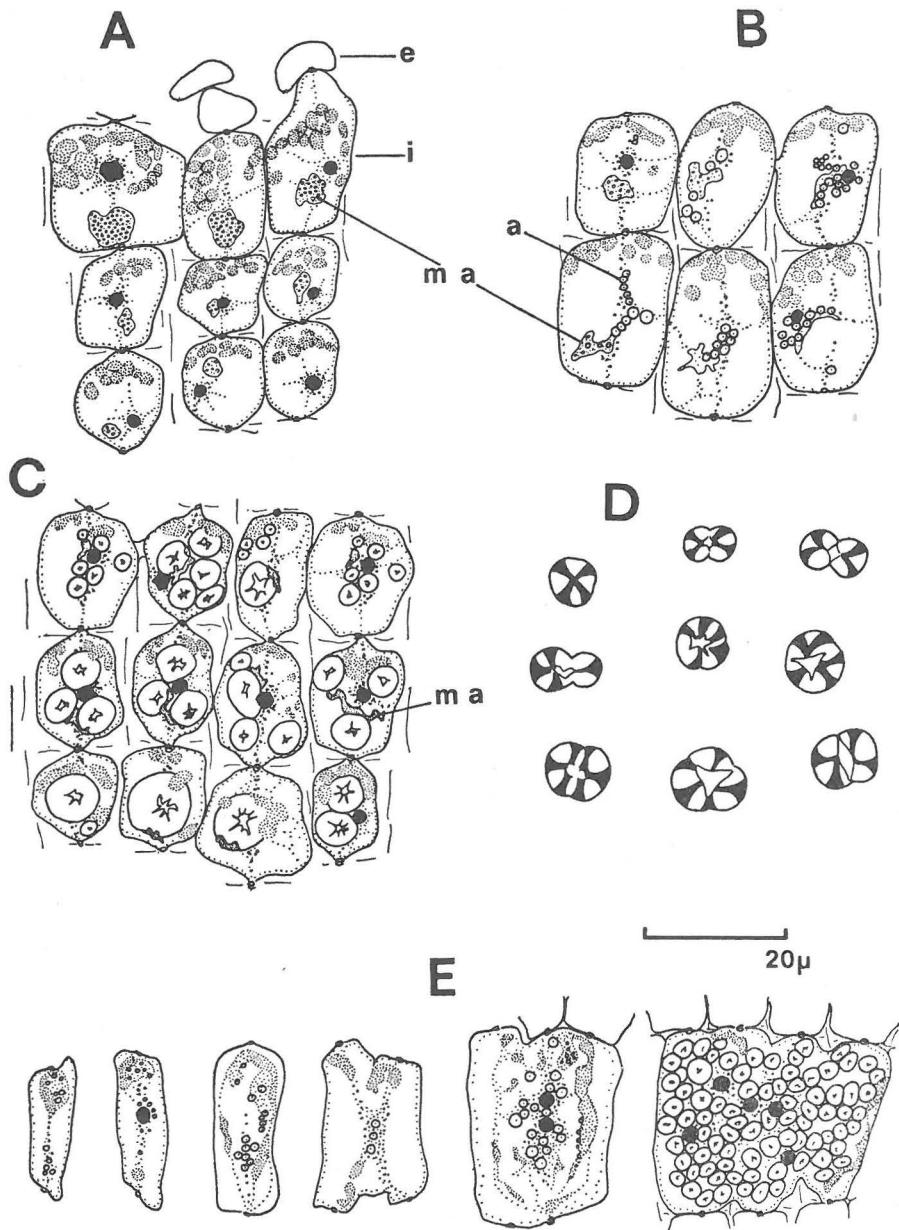


FIG. 4

Synthèse de l'amidon floridéen (hématoxyline et fuchsine acide).

A, B, C : *Pseudolithophyllum expansum*, cellules périthalliennes (A : périthalle externe et épiphysaire ; B : périthalle moyen ; C : périthalle interne).

D : *Pseudolithophyllum expansum*, grains composés observés entre nicols croisés.

E : *Mesophyllum lichenoides*, cellules hypothalliennes.

a : amidon floridéen ; e : épiphysaire ; i : initiale ; m a : membrane amylogène.

nombreux, les cellules possèdent des plastes de grande taille — souvent un seul — à la surface desquels on voit les premières granulations d'amidon floridéen se former (Fig. 4, E). Les colorations n'ont pu mettre en évidence de territoire cytoplasmique amylogène particulier. Les grains ainsi formés quittent ensuite le voisinage des plastes pour poursuivre leur croissance dans le cytoplasme périnucléaire. Les cénoctyes âgés contiennent un très grand nombre de gros grains (3 à 5 μ de diamètre), entre lesquels on reconnaît encore la présence de noyaux.

2. - Les inclusions sidérophiles

Le cytoplasme des Corallinacées renferme parfois, outre des grains d'amidon floridéen, des granulations se colorant intensément par l'hématoxyline. Ces granulations, que l'on peut qualifier de

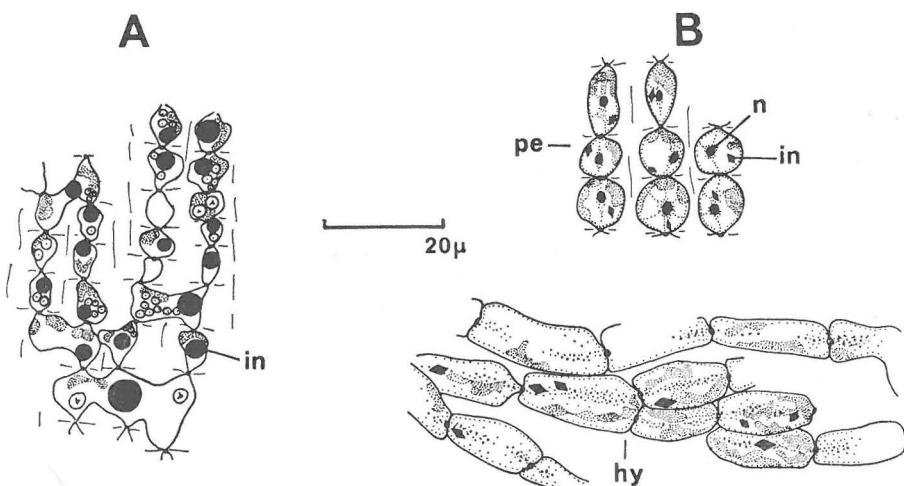


FIG. 5
Inclusions sidérophiles.

A : *Lithothamnium sonderii*, cellules périthallliennes.
B : *Lithothamnium lenormandii*, cellules périthallliennes et hypothallliennes.
hy : hypothalle ; in : inclusion ; n : noyau ; pe : périthalle.

sidérophiles, sont localisées dans le cytoplasme. Elles se forment indépendamment du noyau et des plastes. Adey (1964) mentionne également la présence, dans les cellules périthallliennes du *Lithothamnium laevigatum*, de corps sphériques sidérophiles dont la taille peut atteindre 5 μ de diamètre. Leur abondance, indépendante de la saison, varie selon les thalles et les différentes régions d'une même Algue. L'auteur laisse supposer qu'il s'agirait de protéines de réserve.

Les inclusions sidérophiles que nous avons observées chez les Corallinacées se localisent toujours chez les *Lithothamnium*. Elles sont de deux sortes :

1 - des corpuscules sphériques sont présents en grande abondance (Fig. 5, A) chez le *Lithothamnium sonderii* de nos côtes. Toujours uniques dans chaque cellule, ils sont particulièrement bien développés

dans le périthalle et leur taille peut atteindre $5\text{ }\mu$ de diamètre. Ils sont localisés dans le cytoplasme, au voisinage des grains d'amidon floridéen, également abondants et sont tout à fait indépendants des plastes et du noyau. Lorsque plusieurs cellules voisines fusionnent latéralement pour se transformer en un cénocyte, on peut observer la fusion progressive des grains originels en une seule et volumineuse inclusion. La présence de ces grains, leur abondance et leur intense coloration confèrent aux coupes histologiques, tout comme dans le cas du *Lithothamnium laevigatum*, un aspect très caractéristique.

2 - des cristaux d'aspect losangique peuvent être observés dans les cellules du *Lithothamnium lenormandii*. On peut suivre, sur les coupes, leur croissance au cours du vieillissement des cellules. Ils apparaissent, dans les cellules jeunes (Fig. 5, B), sous la forme d'un minuscule cristal situé dans un trabécule cytoplasmique, en un point quelconque. Par la suite, leur taille s'accroît progressivement jusqu'à atteindre $2\text{ }\mu$ de longueur. Ils sont en général moins abondants que les globules sphériques du *L. sonderii* et ne fusionnent pas lors de la formation des cénocytes, d'ailleurs peu nombreux.

CHAPITRE II

QUELQUES PHÉNOMÈNES CYTOLOGIQUES REMARQUABLES CHEZ LES CORALLINACÉES

Les Corallinacées, comme la plupart des Floridées multiaxiales, possèdent, au moins dans leurs parties jeunes, une structure filamentuse. Leurs thalles sont constitués par des assemblages de cellules disposées en files coalescentes, dont la succession des synapses primaires permet de reconstituer la genèse. Cette structure se réalise au sommet des thalles, à partir des cellules les plus externes, à rôle d'initiales. Les éléments sous-jacents ne se redécoupent généralement pas, mais différents remaniements cytologiques peuvent intervenir, malgré la rigidité des parois de ces cellules. Ces remaniements, dont l'intérêt systématique et phylogénétique a déjà été mentionné (J. Cabioch, 1970b), modifient rapidement la disposition générale de la structure des thalles, qui prend souvent un aspect parenchymateux. Ils interviennent sans doute aussi chez la plupart des autres Floridées multiaxiales, mais le fonctionnement complexe des méristèmes de ces Algues est encore insuffisamment connu à l'heure actuelle pour qu'il soit possible d'établir des comparaisons détaillées. Les Corallinacées offrent, de ce point de vue, un matériel d'étude particulièrement favorable. Le synchronisme fréquent de la division et de la croissance des initiales permet une meilleure observation du devenir des premières cellules formées. Leur cadre calcifié rigide évite en outre une trop grande déformation du contour cellulaire. Il en résulte que les étapes morphologiques du vieillissement des tissus s'observent plus aisément que chez les autres Floridées à structure souvent qualifiée de parenchymateuse. Ces remaniements cytologiques remarquables sont accompagnés de modifications membranaires importantes. Ils consistent soit dans l'établissement d'anastomoses latérales entre cellules de files voisines, soit dans la différenciation de cellules superficielles particulières appelées cellules pilifères ou trichocytes, pouvant se transformer en mégacytes.

L'apparition d'anastomoses latérales, que nous décrirons d'abord, est un phénomène le plus souvent irréversible qui influe sur les potentialités de régénération des tissus. Comme chez les autres Floridées, ces relations intercellulaires latérales sont de deux sortes. Dans un premier cas, une dissolution partielle des parois apparaît, au contact entre deux cellules, sur une surface assez grande. Elle est suivie d'une fusion des cytoplasmes, conduisant à la réalisation de

véritables syncytiums. Le phénomène fut remarqué, pour la première fois chez les Corallinacées, par Rosanoff (1866), puis étudié par la suite par Rosenvinge (1917), dans cette même famille et dans quelques genres voisins. En d'autres cas, au contraire, les cellules contiguës ne fusionnent pas mais peuvent former des liaisons synaptiques, qualifiées de secondaires, dont le mode de réalisation, homogène pour l'ensemble des Corallinacées, peut être différent dans les autres familles de Floridées. Ce second type de formations a été particulièrement étudié dans l'ordre des Céramiales (Falkenberg, 1901, Rosenvinge, 1911, J. et G. Feldmann, 1948).

Nous décrirons, dans un second temps, la genèse des trichocytes et des mégacytes. L'apparition des formations pilifères, présentes chez un grand nombre de Rhodophycées, n'a pas fait l'objet d'une étude comparative très approfondie. Elle est accompagnée, dans le cas particulier des Corallinacées, d'un processus assez complexe de différenciations et dédifférenciations cellulaires dont les caractères et l'enchaînement méritaient d'être mis en évidence.

Les différents remaniements cytologiques des Corallinacées présentent certaines particularités remarquables et, dans le but de connaître la valeur originale de ces caractères, j'ai entrepris, sur quelques exemples favorables d'autres Floridées, une étude comparative, qui n'est encore que préliminaire. Ces remaniements n'apparaissent pas au hasard et, sur l'exemple des Corallinacées, il est permis de penser qu'associés à d'autres critères, ils pourront, lorsqu'ils seront mieux connus, être utilisés pour une meilleure définition des familles et des genres de Rhodophycées.

I. - LES ANASTOMOSES LATÉRALES

A. - FUSIONS CELLULAIRES ET FORMATION DES CÉNOCTYES.

Les fusions cellulaires entre files voisines constituent le phénomène cytologique le plus aisément observable chez les Corallinacées. Après les premières descriptions de Rosanoff (1866) et de Schmitz (1880), les recherches de Rosenvinge (1917) montrèrent qu'elles sont largement répandues chez les Corallinacées et présentes également chez d'autres Floridées, soit dans les formes encroûtantes où leur observation est aisée (*Cruoriopsis danica*, *Cruoriopsis gracilis*, *Rhodophysema elegans*, *Rhodophysema georgii*, croûte basale du *Rhodochorton penicilliforme*), soit dans les formations secondaires de certaines Algues à structure multiaxiale dressée (*Ahnfeltia*). Dans tous les cas, elles interviennent entre cellules uninucléées. On connaît, en outre, chez les Céramiacées, l'existence d'anastomoses entre cénocytes. Nous n'aborderons ici que l'étude des fusions entre cellules uninucléées.

I. - Floridées non calcifiées

A titre de comparaison, j'ai cherché à étudier le mode d'apparition de ces fusions cellulaires chez d'autres Floridées non calcifiées et j'en décrirai ici brièvement deux exemples :

a) Le *Rhodophysema minus*.

J'ai observé de telles formations dans les thalles encroûtants appartenant au genre *Rhodophysema*, lors de la récolte d'une espèce nouvelle pour les côtes d'Europe : le *Rhodophysema minus*, décrit récemment sur les côtes de Californie par Hollenberg et Abbott (1965). Les thalles apparaissent sur des fragments de porcelaine ou de coquilles brisées, sous la forme de croûtes roses, circulaires, d'une dizaine de millimètres de diamètre. Ils sont constitués par un hypothalle unistratifié, formé d'une nappe de filaments rampants, coalescents, à croissance marginale et portant, au moment de la fertilité, un périthalle réduit aux paraphyses stériles entourant les tétrasporocystes, seuls éléments reproducteurs connus de cette espèce. Cette structure simple se prête aisément à l'observation cytologique, mais les thalles, de faible taille, n'ont pu être colorés par les techniques habituelles. Les cellules de l'hypothalle, ont de 5 à 25 μ de long et 4 à 7 μ de large. Elles sont disposées en files longitudinales dont on peut suivre le devenir à partir de la marge. L'observation vitale les montre très pigmentées et pourvues de plastes peu nombreux, en forme de plaquettes rubanées. Le noyau n'est pas toujours visible, mais sa place est assez nettement marquée par la présence, sur le pourtour, d'une couronne de grains d'amidon floridéen. A partir de la marge, on voit apparaître brusquement, au niveau des cellules de sixième ordre, des fusions entre cellules de files voisines. Le phénomène se réalise rapidement. Les parois cellulaires se résorbent sur une surface assez grande et les cytoplasmes fusionnent. Il est difficile, sans coloration, de suivre le comportement des noyaux. On les voit se rapprocher (Fig. 7, c) et parfois s'accorder, mais on ne peut affirmer qu'il y ait fusion.

b) Le *Rhodymenia palmata*.

Les thalles ont une structure apparemment simple mais dont le mode de croissance est encore difficile à interpréter. Un thalle jeune apparaît (Fig. 6, A), sur les coupes longitudinales, sous forme d'une couche médullaire de grandes cellules presque incolores, plurinucléées, à plastes rares et filamentueux, recouverte de part et d'autre par un cortex de petites cellules très pigmentées, à plastes petits et nombreux, à noyau unique. Les thalles âgés ont une structure plus complexe et l'on observe, sur les coupes, un fort accroissement du cortex (Fig. 6, B) dont les cellules ont engendré, en se divisant, des files de cellules petites et pigmentées, toujours uninucléées au début. Les colorations à l'hématoxyline-éosine montrent nettement, dans ce cortex, l'apparition d'anses d'anastomose entre cellules voisines de files différentes. Une cellule émet latéralement un prolongement qui va fusionner avec le cytoplasme d'une cellule voisine. Aucun phénomène nucléaire ne s'observe dans un premier temps. Le noyau, unique, ne se divise pas. Par contre, après la fusion des cytoplasmes, les deux noyaux originels se rapprochent, s'accordent et paraissent fusionner (Fig. 6, B). Les cellules corticales externes sont donc capables

d'acquérir à un certain moment de la vie de l'Algue, un fonctionnement d'initiales et d'engendrer de véritables formations secondaires d'un type très particulier. Il semble justifié d'attribuer à cet ensemble d'initiales corticales la dénomination de méristoderme, suivant la proposition de J. Feldmann (1966).

En outre, il est possible, bien que l'observation soit malaisée, que les cellules médullaires plurinucléées du *Rhodymenia palmata* soient le résultat de fusions cellulaires plutôt que d'une multiplication des noyaux. A la marge des thalles jeunes, les cellules en position médullaire sont en effet toujours uninucléées. Ces phénomènes de fusions cellulaires apparaissent ainsi comme la conséquence du vieillissement du thalle, et nous verrons plus loin quelle valeur il est possible de leur accorder.

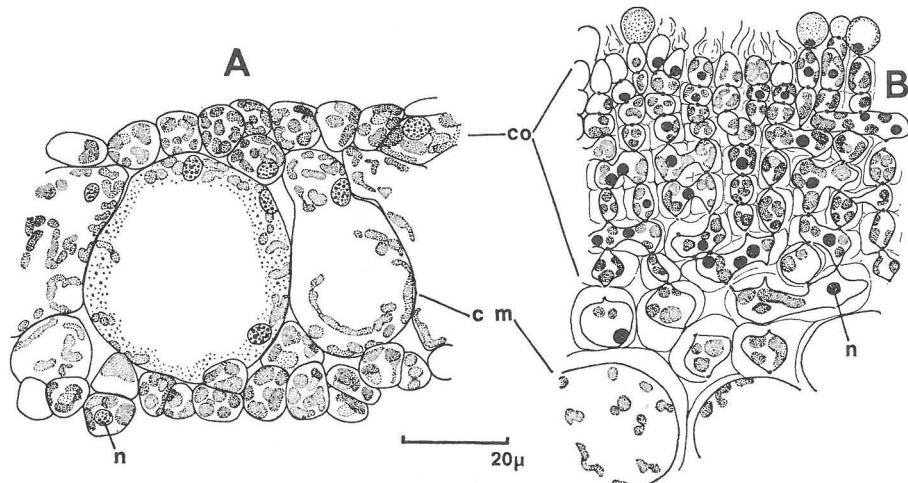


FIG. 6
Rhodymenia palmata.
Coupe transversale (hématoxyline-éosine).

A : thalle jeune ; B : thalle mâle âgé, développement du cortex secondaire et formation des anastomoses latérales.
cm : cellules médullaires ; co : cortex ; n : noyau.

2. - Corallinacées

Chez les Corallinacées, les fusions cellulaires se réalisent selon un processus tout à fait semblable à celui des cas précédemment décrits, avec cependant quelques variantes liées au comportement des noyaux après la fusion des cytoplasmes. On distingue ainsi :

- le cas des Lithothamniées, où les fusions aboutissent à la formation de cénotypes plurinucléés dont les noyaux ne fusionnent pas (cas du *Mesophyllum*) ou seulement très tardivement ;
- le cas des *Corallina* et genres voisins, où les fusions cellulaires, encore lentes, se terminent le plus souvent par des fusions nucléaires ;
- le cas des *Fosliella*, *Neogoniolithon* et genres voisins, où les fusions cytoplasmiques et nucléaires, extrêmement rapides, engendrent presque d'emblée de véritables « cénotypes uninucléés », selon la dénomination utilisée par Rosenvinge (1917).

a) Les Lithothamniées.

Chez les Lithothamniées, nous distinguerons deux types de formations cénocytiques.

Type du *Mesophyllum lichenoides*.

Cette espèce est abondante dans la Manche. Elle se présente sous forme de lamelles circulaires non adhérentes, portées le plus souvent par des Corallines. Elle se fixe et se décalcifie aisément par le mélange de Susa qui permet, après coloration par l'hématoxyline, une bonne observation des noyaux. Les cénocytes âgés s'observent, sur les coupes longitudinales, au centre du thalle, de préférence dans le tissu hypothallien, largement développé, ainsi que dans les premières files de cellules périthalliennes qui se trouvent à son voisinage. Ce sont, en général, de grandes cellules de 30 à 50-60 μ de large et 20 à 30 μ de long, presque toujours pleines de gros grains d'amidon floridéen (Fig. 7, A). Au milieu de cette masse de grains, on observe des noyaux en nombre variable (2, 3, 4, 6,...), toujours répartis vers le centre de la cellule et jamais à sa périphérie. Dans les régions âgées du thalle, cette structure cellulaire est de beaucoup la plus fréquente et varie peu. Au sommet et à la base de chaque cénocyte, persistent des synapses primaires de très petite taille (inférieure à 1 μ) qui témoignent de son origine.

Les fusions cellulaires débutent très rapidement après la formation des cellules à partir des initiales. Elles apparaissent toujours postérieurement à la calcification des parois. On peut suivre leur déroulement sur les coupes, au niveau du point végétatif. Le bord du thalle s'accroît par le jeu d'un faisceau d'initiales hypothalliennes très allongées, pourvues d'un gros noyau (J. Cabioch, 1969 b). Ces cellules subissent des cloisonnements transversaux synchrones. Dans la première strate de cellules ainsi formées, le noyau passe à un stade de repos, diminue de volume et devient fusiforme (Fig. 7, A, 1). Il est maintenu dans un tractus cytoplasmique axial. Rapidement, dans les cellules immédiatement sous-jacentes, des fusions entre files voisines s'ébauchent. Au début, les noyaux semblent se rapprocher de part et d'autre de la paroi encore intacte. Les tractus axiaux s'incurvent et convergent. Très rapidement ensuite, les parois contiguës se trouvent dissoutes d'abord sur une faible surface. Les cytoplasmes entrent en contact (Fig. 7, A, 2) et fusionnent. Plusieurs cellules peuvent, de la même façon, fusionner simultanément. On obtient alors, après coloration, l'image d'une cellule étoilée dont la vacuolisation du cytoplasme central est peut-être l'indice d'une activité sécrétrice. La résorption des parois longitudinales se poursuit progressivement et bientôt leur trace disparaît tout à fait. Le cénocyte devient de moins en moins étoilé et acquiert une forme rectangulaire (Fig. 7, A, 3). Les noyaux, demeurés au début dans leur position d'origine, se rapprochent du centre de la cellule et leur taille diminue quelque peu. Bien que le phénomène se déroule sans que l'on décèle une quelconque activité nucléaire, il paraît vraisemblable de supposer que les noyaux jouent cependant un rôle dans la dissolution de la

paroi cellulaire, qui s'effectue toujours à leur niveau. La courbure des tractus cytoplasmiques au début du phénomène en serait peut-être un indice.

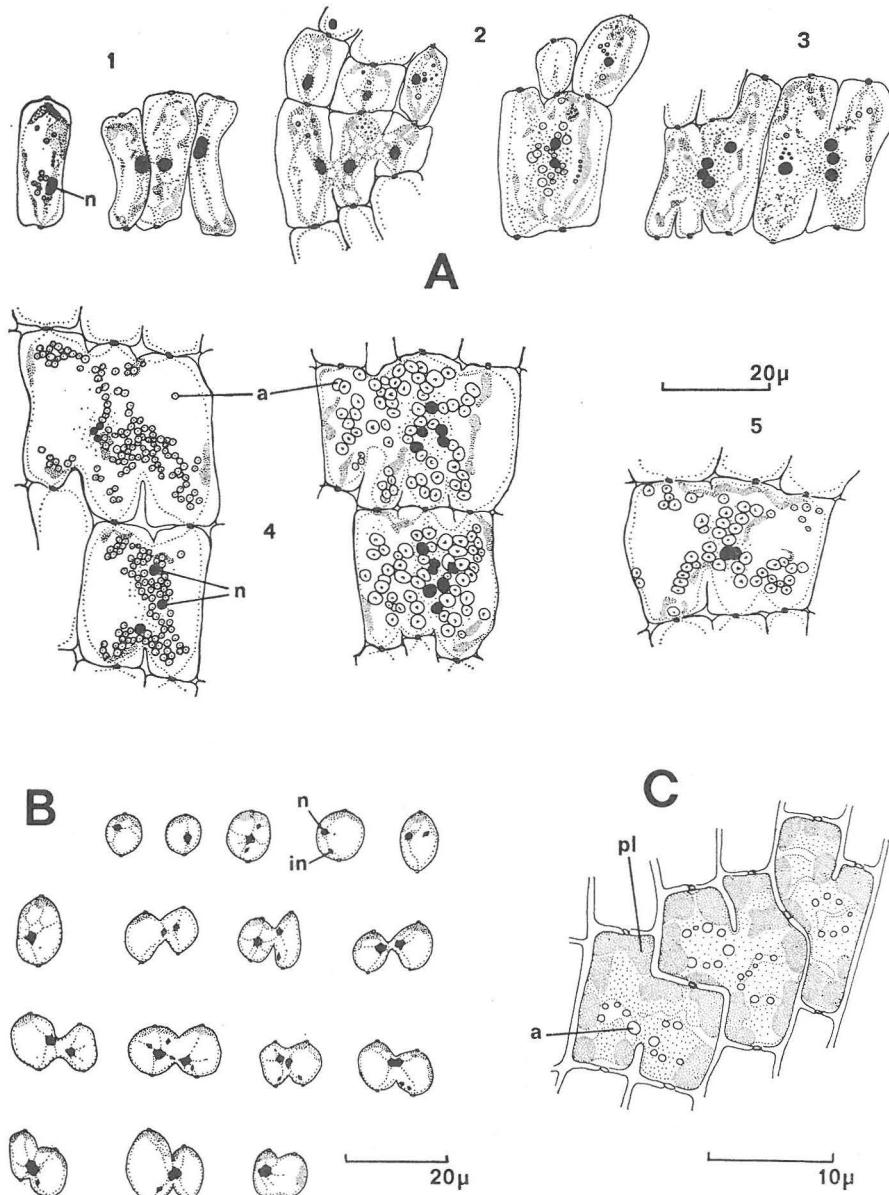


FIG. 7
Formation des fusions cellulaires.

A : *Mesophyllum lichenoides*. Coupes longitudinales radiales (hématoxyline-éosine). 1 : cellules hypothallliennes jeunes ; 2 : premières résorptions membranaires latérales ; 3 : premiers cénoctyes ; 4 : cénoctyes âgés ; 5 : rapprochement et coalescence des noyaux.

B : *Lithothamnium lenormandii* ; cellules périthallliennes.

C : *Rhodophysema minus* ; vue superficielle du thalle, observation vitale.

a : amidon floridéen ; n : noyau ; in : inclusion ; pl. : plastides.

Type du *Lithothamnium lenormandii*.

Le *Mesophyllum lichenoides* possède des cellules de grande taille, dont on observe aisément les remaniements. Il n'en est pas de même pour les autres Lithothamniées, dont les cellules sont beaucoup plus petites. Les thalles, souvent épais, se prêtent assez mal aux fixations cytologiques. Le *Lithothamnium lenormandii* s'est révélé, cependant, un matériel d'étude assez favorable.

Le phénomène des fusions cellulaires s'observe surtout dans le périthalle qui est, ici, beaucoup plus développé que l'hypothalle. Les cellules, de forme ovoïde, ont 10 à 15 μ de long et 5 à 10 μ de large. Elles sont pourvues d'un noyau bien visible après coloration, suspendu dans un fuseau de cytoplasme axial (Fig. 7, B). Les fusions entre cellules voisines, peu nombreuses, apparaissent vers l'intérieur du tissu périthallien, c'est-à-dire dans les régions âgées. On observe, par places, certaines cellules dont le tractus cytoplasmique principal subit une courbure, repoussant le noyau vers une des faces. Lorsque deux noyaux convergent ainsi de part et d'autre d'une paroi commune, celle-ci se résorbe à leur niveau, constituant, au début, un fin canal qui s'élargit peu à peu. La résorption s'accentuant, les deux noyaux, toujours maintenus par leur résille cytoplasmique, se rapprochent et s'accroissent. Leur évolution ultérieure est imprécise. On ne peut conclure avec évidence à une fusion et il convient de parler simplement d'une coalescence des noyaux. Bien que, en certains cas, ces derniers demeurent dans leur position initiale et ne semblent subir aucun déplacement, le phénomène paraît, là encore, s'effectuer sous leur influence directe.

b) Les Corallinées.

Chez les *Corallina* et genres voisins, le phénomène est bien observable dans les cellules médullaires des articles (Fig. 8, C). Il se réalise de la même façon chez toutes les Corallinées que j'ai étudiées. Au niveau des articulations, par contre, aucune fusion n'intervient. Les cellules médullaires, issues de la division des initiales, sont des cellules très allongées, qui acquièrent, assez rapidement après leur formation, leur taille et leur forme définitives. Elles possèdent un noyau au centre d'un réseau assez large de cytoplasme. La formation des cénotypes commence tôt, dans les régions jeunes. Elle débute, comme dans les cas précédents, par une résorption des parois qui se situe toujours au niveau des noyaux bien que ces derniers ne semblent pas subir de déplacement. Cette résorption s'étend progressivement mais ne gagne pas l'ensemble des parois longitudinales. Elle intéresse

FIG. 8
Formation des fusions cellulaires (suite).

- A : *Fosliella minutula*, vue superficielle du thalle (hématoxyline-éosine) ; cellules tactiles non représentées.
- B : *Porolithon gardineri*, cellules périthallienes.
- C : *Corallina officinalis*, cellules médullaires des articles.
- 1 : région apicale, cellules jeunes ; 2 : premières fusions latérales ; 3 : région basale du thalle, coalescence des noyaux.

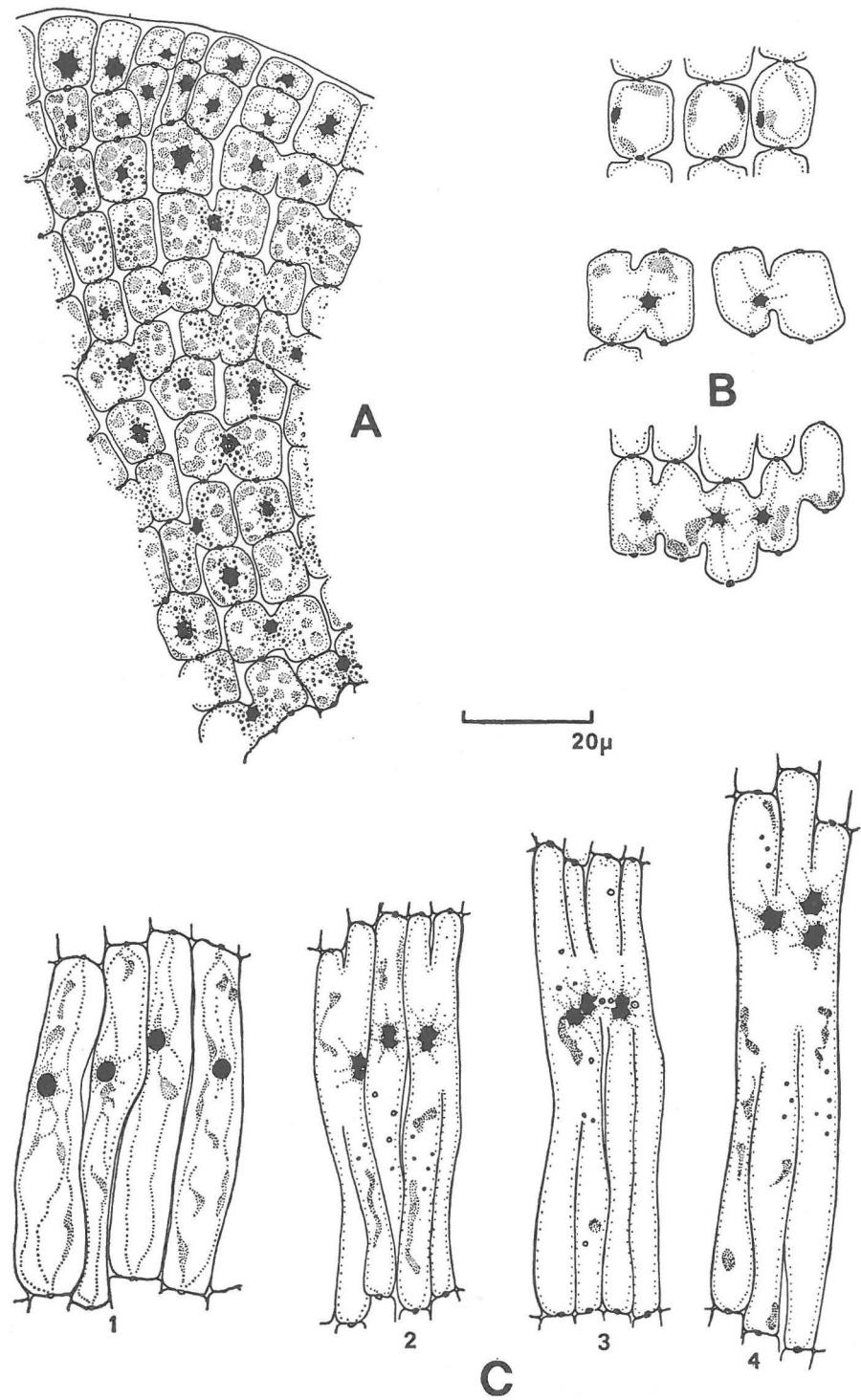


FIG. 8

au maximum la moitié de leur surface. Il semble que se délimite ainsi une zone d'influence nucléaire au-delà de laquelle le phénomène devient impossible. Plusieurs cellules voisines peuvent fusionner simultanément (Fig. 8, C, 3) et leurs noyaux se trouvent toujours situés au même niveau. Ils se rapprochent, mais demeurent longtemps dans cette position, qui est la plus souvent observée. Dans les régions plus âgées, on les voit s'accorder deux à deux et il semble qu'une véritable fusion s'établisse. Ils demeurent, en fait, très longtemps accolés et l'étude des phénomènes de cicatrisation a montré qu'ils sont susceptibles de s'individualiser de nouveau et de se multiplier.

c) Les Néogoniolithonées.

Les *Fosliella*, les *Neogoniolithon* et les genres voisins, tels que les *Porolithon*, forment un ensemble homogène par leurs caractères cytologiques. Les fusions entre cellules voisines y sont fréquentes et interviennent rapidement.

Chez les *Fosliella*, la formation des cénotypes s'observe facilement. La figure 8, A est une vue superficielle du *Fosliella minutula* dont le thalle est formé d'une seule assise de cellules (hypothalle) recouvertes chacune partiellement par une cellule tectale non calcifiée. Pour plus de clarté, l'ensemble des cellules tactales n'a pas été représenté. À la marge du thalle, les initiales des files cellulaires possèdent un cytoplasme dense et vacuolisé ainsi qu'un noyau de grande taille. Dans les cellules sous-jacentes, on voit déjà apparaître les premières résorptions de parois, au niveau des noyaux, dont on ne décèle aucun déplacement. Au niveau des cellules de troisième ordre, les cytoplasmes ont fusionné, ainsi que les noyaux qui ne sont plus simplement accolés comme dans le cas précédent. Le phénomène est donc extrêmement rapide.

Des figures analogues ont été décrites précédemment dans le cas du *Neogoniolithon notarisii*, dont les cellules périthaliennes fusionnent généralement deux à deux et se transforment rapidement en un grand cénotype à gros noyau unique. Les parois longitudinales médianes, généralement très épaisses, sont complètement résorbées. Le phénomène est également très rapide et les premiers indices de son apparition ne sont pas décelables. Le noyau de fusion ne semble pas subir, par la suite, de remaniements.

Chez les *Porolithon*, on peut observer un phénomène assez comparable qui se réalise cependant un peu plus lentement. On voit, comme dans le cas du *L. lenormandi*, les fuseaux de cytoplasme axial se courber de part et d'autre d'une paroi mitoyenne et un canal de jonction se former à leur niveau. La résorption s'accentue rapidement et la paroi mitoyenne disparaît complètement. Plusieurs cellules voisines fusionnent fréquemment de cette manière (Fig. 8, B) et conduisent à la formation de cénotypes de plusieurs dizaines de μ de large. La réalisation de ces fusions s'observe aisément sur les coupes longitudinales de branches du *P. gardineri*, au niveau du tissu médullaire dont les cellules, presque totalement dépourvues de plastes, ne contiennent plus qu'un peu de cytoplasme et un noyau bien visible.

Des formations cénocytiques du même ordre s'observent également sur d'autres exemples, pour lesquels une étude cytologique n'a pu être effectuée, soit à cause de la faible taille des cellules (*Melobesia*), soit par manque d'échantillons convenablement fixés (*Mastophora*, *Archaeolithothamnium*). Cependant, la forme, la taille, le lieu d'apparition de ces cénocytes permettent de les rattacher à l'un des types qui viennent d'être décrits. Ainsi, ceux des *Melobesia*, à évolution lente, sont du type des Lithothamniées. Ceux des *Mastophora*, qui apparaissent rapidement, se rapprochent de ceux des *Neogoniolithon*.

B. - SYNAPSES SECONDAIRES.

La présence de liaisons synaptiques secondaires est fréquente chez les Floridées où elle ne s'observe, d'ailleurs (J. Feldmann, 1963), que dans les formes les plus évoluées (Gigartinales, Cryptonémiales et Céramiales). Ces formations furent étudiées pour la première fois chez les Rhodomélacées qui, par leur structure uniaxiale, présentent l'avantage d'une observation aisée. Dans le cas des structures multiaxiales dont on connaît encore mal la croissance, l'étude de leur mode de formation présente encore de nombreuses difficultés. Il semble cependant que le processus soit uniforme dans l'ensemble des Rhodophycées non calcifiées. Par contre, les Corallinacées se distinguent, à ce point de vue, par l'extrême simplicité du phénomène dont nous essaierons, après l'avoir décrit, de montrer la valeur évolutive. Dans tous les cas, l'apparition de synapses secondaires fait intervenir, simultanément ou non, deux phénomènes : une résorption de la paroi cellulaire et la sécrétion d'une formation synaptique.

I. - Rhodophycées non calcifiées

a) Structures uniaxiales.

Les travaux de Rosenvinge (1888) puis de Falkenberg (1901) ont montré que les synapses secondaires des Rhodomélacées se formaient selon un processus très particulier, dont J. Feldmann (1963) a résumé et schématisé récemment les grandes lignes : "Une cellule uninucléée, unie avec celle de la même file cellulaire par une synapse primaire, peut diviser son noyau en même temps que se forme un petit bourgeon latéral (Fig. 10). Après la mitose, il apparaît, entre les deux noyaux, une paroi glucidique percée en son centre qui est occupé par une synapse ; cette paroi sépare ainsi une petite cellule qui fusionne avec une cellule voisine et y déverse son noyau ; les deux cellules reprennent ensuite leur forme primitive tout en restant unies par une *synapse secondaire* ; de plus, l'une des deux cellules contient maintenant deux noyaux. Un tel phénomène peut se reproduire un grand nombre de fois entre cellules voisines, appartenant ou non à la même file cellulaire. On peut observer des cellules unies à leurs voisines par plus de 20 synapses secondaires et renfermant, par conséquent, un grand nombre de noyaux". J'ai pu observer des fusions identiques sur un exemplaire de *Cottoniella fusiformis* (Délessériacée) où, en certaines régions du thalle, une petite cellule éphémère de jonction apparaît nettement entre les cellules péricentrales de l'axe.

b) Structures multiaxiales.

La présence de synapses secondaires caractérise également certaines Floridées à structure multiaxiale complexe, appartenant à l'ordre des Gigartinales et à celui des Cryptonémiales. Dans l'état actuel de nos connaissances, il paraît vraisemblable d'admettre que leur formation s'effectue selon le même processus dont les étapes sont, en fait, souvent difficiles à reconstituer.

Ainsi, Chadefaud (1948) a pu montrer que, chez le *Petrocelis cruenta* (Gigartinales, Pétrocélidacées), la formation d'anses d'anastomose entre les filaments verticaux des thalles encroûtants est accompagnée de l'apparition d'une petite cellule de jonction issue d'une mitose. Les figures données par l'auteur annoncent cependant déjà, par certains aspects, celles que l'on peut observer chez les Corallinacées.

Un processus assez semblable paraît être réalisé chez d'autres Gigartinales. On peut observer, dans les régions jeunes, apicales des *Gracilaria*, les premiers stades de l'apparition d'anastomoses latérales entre cellules voisines (Fig. 11, A). Une cellule corticale émet un bourgeon latéral où se localise le noyau. Il est très difficile d'observer les différentes phases du phénomène, mais il est probable que la multiplication des noyaux dans les cellules âgées des *Gracilaria* résulte de la formation des synapses secondaires. Les cellules jeunes sont, en effet, toutes uninucléées. J'ai pu reconnaître des images identiques chez le *Gigartina stellata* et le *G. pistillata* où l'épaisseur des parois glucidiques permet une meilleure observation. On voit les bourgeons latéraux s'isoler par une cloison pourvue d'une formation synaptique. Le mode de formation de ces anastomoses n'est peut-être pas aussi général qu'on pourrait le penser dans l'ensemble des Floridées non calcifiées. Des études de morphogenèse réalisées sur les Algues à structure multiaxiale sont encore nécessaires pour parvenir à une meilleure connaissance de ces phénomènes.

2. - Corallinacées

Les synapses secondaires des Corallinacées présentent des caractères tout à fait originaux. Elles se forment toujours entre cellules de files différentes. Leur genèse ne fait intervenir ni division nucléaire ni apparition d'une cellule intermédiaire. Suneson (1937) les a qualifiées de synapses secondaires directes (direkte secundäre Tüpfel). Comme dans le cas de certaines autres Floridées, elles peuvent apparaître très précocement. On les observe au niveau des initiales, tant périthalliennes qu'hypothalliennes, sans qu'elles soient pour autant le reflet d'un arrêt de l'activité cellulaire. Elles caractérisent trois tribus, celle des Dermatolithonées (J. Cabioch, 1971), avec les genres *Dermatolithon*, *Tenarea*, *Goniolithon* et *Lithothrix*, celle des Lithophyllées sensu stricto, avec les genres *Pseudolithophyllum* et *Lithophyllum*, ainsi que celle des Amphiroyées. Nous les décrirons sur un exemple avant d'énoncer ensuite les caractères généraux relatifs à leur formation.

a) Exemple du *Lithophyllum tortuosum*.

Le phénomène s'étudie facilement dans cette espèce où les files cellulaires ont tendance à se dissocier lors de la confection des coupes. On peut suivre ainsi, sur les sections longitudinales, l'apparition des anastomoses tout au long d'une file de cellules périthalliennes. A

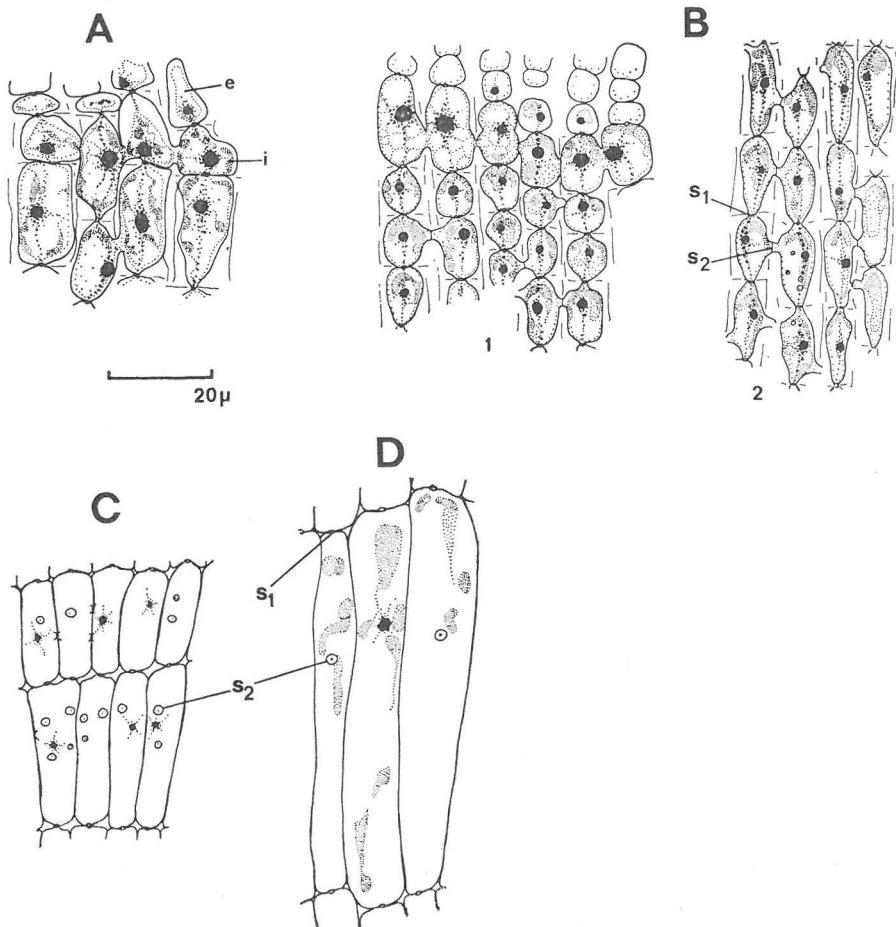


FIG. 9
Formation des synapses secondaires.

A : *Pseudolithophyllum expansum*, premières résorptions membranaires latérales au niveau des initiales périthalliennes.

B : *Lithophyllum tortuosum*, initiales périthalliennes (1) et cellules périthalliennes internes (2).

C : *Amphiroa anceps*.

D : *Amphiroa* sp.

e : épithalle ; i : initiale ; s₁ : synapse primaire ; s₂ : synapse secondaire.

l'extrémité de chaque filament se trouve une cellule initiale de grande taille, de 15 à 20 µ de long et 7 à 10 µ de large, recouverte, le plus souvent par une courte file de cellules périthalliennes. Les initiales,

situées toutes au même niveau, sont reliées, dès ce stade, par une anastomose, véritable canal résultant de la dissolution des parois. Ces figures rappellent les premiers stades des formations cénocytiques mais les noyaux ne semblent avoir ici aucun rôle. Ils sont d'ailleurs situés à un niveau légèrement supérieur (Fig. 9, B). Les initiales découpent vers le bas, par cloisonnement transversal, des cellules végétatives beaucoup plus petites (10 à 15 μ de long) qui demeurent liées par les premières anastomoses. Celles-ci s'étirent et leur calibre diminue tandis que l'on y voit apparaître une synapse. Par la suite, lors du vieillissement des cellules, dans les cellules périthallliennes plus âgées, d'autres anastomoses du même type se forment et le noyau demeure unique. Tout au plus peut-on observer quelquefois une courbure du fuseau cytoplasmique axial et le rapprochement des noyaux de part et d'autre d'une même cloison.

L'étude d'une coupe de *Pseudolithophyllum expansum* montre qu'il y a, au début au moins, coalescence des cytoplasmes respectifs, qui entrent en contact mais ne fusionnent pas. C'est à ce contact que se trouve sécrété le disque synaptique.

b) Caractères généraux du processus chez les Corallinacées.

L'étude d'autres exemples montre, avec quelques variantes, l'intervention d'un processus à peu près identique et fait ressortir un certain nombre de caractères généraux propres aux synapses secondaires des Corallinacées.

— *Précocité d'apparition du phénomène.* Dans tous les genres étudiés, j'ai pu constater la présence de synapses secondaires dans les régions jeunes des thalles, au niveau même des initiales, qui sont souvent très allongées et pourvues d'un gros noyau. Les premières anastomoses apparaissent vers la base des cellules et débutent, dans tous les cas, comme une fusion. Mais la résorption des parois cellulaires est réduite et elle est rapidement suivie de la sécrétion d'une synapse. Les cellules, qu'elles soient initiales ou végétatives, peuvent établir simultanément de telles anastomoses avec toutes les cellules qui les entourent. Il en résulte que chacune d'elles porte, au début, un verticille basal de synapses secondaires. De telles formations apparaissent en vue superficielle, sur les coupes longitudinales, comme un pore circulaire de 1 à 2 μ de diamètre, marqué en son centre par un point teinté de noir à l'hématoxyline. Par la suite, après l'allongement des cellules, un second verticille de synapses secondaires apparaît vers la partie supérieure. Le cloisonnement transversal des initiales intervient toujours entre ces deux verticilles. Les cellules-filles sous-jacentes, qui portent le verticille inférieur, peuvent ensuite élaborer un nouveau verticille supérieur. Le phénomène n'évolue généralement pas davantage. Dans le cas de cellules très allongées telles que les cellules médullaires des *Amphiroa*, les synapses peuvent se former à différents niveaux, tout le long des parois longitudinales. Il faut remarquer, en outre, que la formation de telles anastomoses n'intervient pas toujours aussi précocement et il existe des cas où les cellules initiales, lorsqu'elles sont en voie de division active, en sont dépourvues.

— *Non-intervention du noyau.* Rosenvinge (1917) avait constaté la rapidité de la réalisation du phénomène mais n'était pas parvenu à en expliquer la genèse. Suneson (1937) a montré que les formations synaptiques secondaires des Corallinacées apparaissent toujours sans aucune intervention de phénomènes nucléaires.

— *Aspect des premières étapes.* Les premières étapes rappellent celles des fusions cellulaires. Elles débutent toujours par une résorption des parois, suivie d'une mise en contact des cytoplasmes. Il est d'ailleurs possible de supposer aux deux phénomènes une origine commune qui semble démontrée par l'exemple du genre *Archaeolithothamnium* (J. Cabioch 1970 b). J'ai pu, en effet, constater, sur des échantillons d'*A. erythraeum*, conservés dans l'herbier Thuret, au Muséum National d'Histoire Naturelle, la présence simultanée, dans le thalle encroûtant, de synapses secondaires et de fusions formées quelquefois à partir d'une même cellule. Certaines régions du thalle semblent, cependant, à dominance de cénotypes. Le genre *Archaeolithothamnium* est un des genres actuels de Corallinacées connus le plus anciennement à l'état fossile (H. Johnson 1963) et pourrait être le descendant d'une souche ancestrale dont seraient dérivés les types cytologiques et reproducteurs actuels. Il est possible alors que les deux processus se soient séparés à partir d'un phénomène unique.

— *Identité de structure entre les synapses primaires et secondaires.* Bien que leur origine soit différente, les synapses secondaires ont une structure identique à celle des synapses primaires. Ce fait est important et montre que, contrairement à ce que l'on pensait, les formations synaptiques des Floridées ne sont pas toujours la conséquence d'une division cellulaire. Elles constituent simplement un dispositif d'obturation qui se forme au niveau d'une perforation de la paroi cellulaire, vraisemblablement au contact entre deux éléments cytoplasmiques.

L'existence de tels synapses secondaires offre aux tissus qui les possèdent des potentialités particulières et nous montrerons ultérieurement comment, lors des traumatismes, les cellules périthaliennes internes, qui se trouvent amenées brutalement en position externe, peuvent acquérir une nouvelle polarité, perpendiculaire à leur polarité primitive. Elles peuvent alors subir, selon cette nouvelle direction, des cloisonnements transversaux, au cours desquels les synapses secondaires jouent le rôle directionnel autrefois tenu par les synapses primaires. Nous verrons également que, dans le cas des *Dermatolithon*, qui n'a pas été évoqué ici, l'identité et la disposition de ces deux sortes de synapses rend quelquefois difficile l'interprétation de la structure des thalles.

C. - CONCLUSIONS.

La présence d'anastomoses latérales chez les Floridées et leur mode de réalisation appellent quelques remarques et posent le problème de leur signification éventuelle dans la morphogenèse et l'évolution des structures actuelles. Ces anastomoses rappellent certains

phénomènes sexuels connus dans d'autres végétaux. Tout comme Chadefaud (1948), J. Feldmann (1963) pense que, tout au moins dans le cas des Floridées non calcifiées, « le mode de formation des synapses secondaires n'est pas sans rappeler, surtout lorsqu'il intéresse deux cellules successives d'une même file cellulaire, la formation des anses latérales qui unissent entre elles les cellules du mycélium secondaire des Eumycètes ». D'autre part, le mode de déroulement des fusions cellulaires qui vient d'être décrit rappelle le phénomène de cystogamie qui est, chez les Zygnématales, un acte sexuel aboutissant à la formation d'un zygote. Plusieurs caractères établissent cette comparaison : la formation de ponts cytoplasmiques entre cellules uninucléées de filaments différents, la fusion des cytoplasmes suivie d'une fusion tardive des noyaux. Chez les Zygnématales, cependant, ce processus est lié à une phase caryologique particulière (les filaments sont toujours haploïdes). Chez les Floridées, il apparaît aussi bien dans les tétrasporophytes diploïdes que dans les gamétophytes haploïdes. Il serait plus difficile de comparer les fusions cellulaires avec les phénomènes sexuels des Zygomycètes, où la cystogamie s'effectue entre syncytiums plurinucléés et non entre cellules uninucléées.

Chez les Corallinacées, tout au moins, les anastomoses latérales apparaissent précocement, aussitôt après la calcification des parois cellulaires, et nous avons vu que, quel que soit leur type, elles pourraient avoir une origine ancestrale commune. On pourrait également les considérer comme la conséquence d'un vieillissement des cellules, qui serait un phénomène irréversible. Quelques exceptions montrent cependant (régénération des Lithophyllées, des Corallinées, croissance des *Dermatolithon* qui feront l'objet d'une description ultérieure) qu'elles n'entraînent pas toujours la réapparition de structures juvéniles et pourraient même, dans certains cas, la favoriser. Au même titre que l'apparition des phénomènes reproducteurs, la formation de telles anastomoses constituerait non pas un processus sexuel résiduel mais, plus simplement, un essai de rajeunissement cellulaire par le jeu d'une cytogamie, et son origine serait alors très ancienne.

Il demeure, par ailleurs, très difficile de comparer les différentes sortes d'anastomoses qui ont été décrites dans l'ensemble des Floridées : fusions cellulaires des Floridées, synapses secondaires des Floridées non calcifiées, synapses secondaires directes des Corallinacées, et de faire ressortir leur degré réciproque d'évolution. Les anastomoses latérales, de quelque type qu'elles soient, se réalisent toutes sous l'influence plus ou moins forte du noyau. Il est possible de les classer, de ce point de vue, en ordre décroissant selon l'intensité des phénomènes nucléaires.

Dans un premier cas, les anastomoses sont induites par une division nucléaire, suivie de la formation d'une cellule intermédiaire (Fig. 10). En second lieu, intervient une résorption des parois cellulaires et une fusion cytoplasmique. C'est le cas des synapses secondaires des Floridées non calcaires.

Dans un second cas, l'intervention nucléaire est moindre. Il n'y a plus de mitose à l'origine et le phénomène s'accélère. On assiste d'emblée à une importante résorption des parois, qui semble se faire

encore sous l'action des noyaux. C'est l'exemple des fusions cellulaires de toutes les Floridées, calcaires ou non.

Dans le dernier cas, l'influence des noyaux est devenue très faible ; la résorption des parois n'évolue pas au-delà du calibre de la perforation propice à la sécrétion d'une synapse.

Il n'est guère possible, dans l'état actuel des connaissances, de voir dans ces trois catégories de phénomènes autre chose qu'un simple classement par rapport au facteur principal qui paraît les

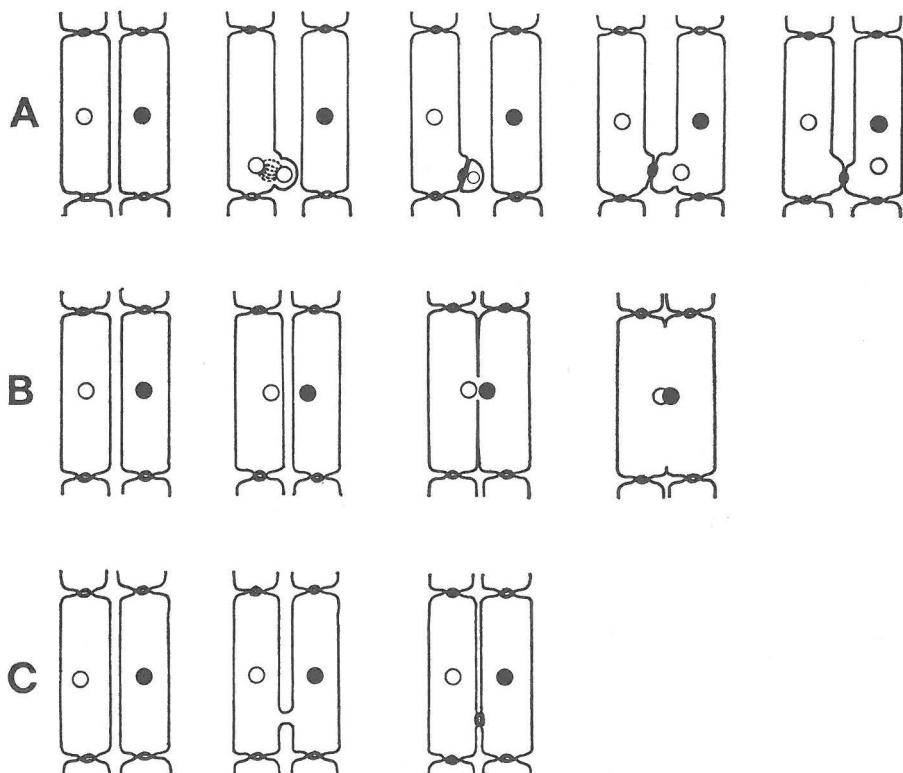


FIG. 10

Différentes modalités de la réalisation des anastomoses latérales chez les Floridées.

A : formation des synapses secondaires ; cas général à l'exception des Corallinacées ; B : formation des fusions latérales dans l'ensemble des Floridées ; C : synapses secondaires des Corallinacées.
A, d'après J. Feldmann (1963).

conditionner. On peut en effet supposer, tout aussi bien, que l'évolution, dans la mesure où celle-ci a existé, s'est faite, soit dans le sens de la simplification progressive d'un phénomène à caractère parasexuel, soit, au contraire, dans le sens de l'apparition de ce processus à partir d'un type rudimentaire où le noyau n'avait pas encore acquis une spécialisation suffisante. La présence simultanée de cénotypes et de synapses secondaires dans le genre *Archaeolithothamnium* ne permet pas de conclure sur ce point. Une meilleure appréciation de la valeur et de la signification de ces phénomènes ne saurait, en outre, être

avancée, tant que l'on ne connaît pas le détail de la réalisation de ces anastomoses chez les Floridées à structure multiaxiale de type parenchymateux dont l'étude demeure difficile.

Il ressort également de ces observations que l'apparition d'une formation synaptique n'est pas toujours la conséquence d'une mitose. Elle peut être liée, simplement, à l'existence d'une perforation de faible calibre dans les parois cellulaires.

II. - CELLULES PILIFÈRES, TRICHOCYTES ET MÉGACYTES

Les cellules pilifères sont fréquentes chez les Rhodophycées. Leur rôle, encore mal connu, a été discuté à plusieurs reprises par différents auteurs. Dans nos régions, elles sont nettement plus abondantes durant la saison chaude et, à la suite de Reinke (1876), Berthold (1882) pensait que, en Méditerranée tout au moins, leur présence pourrait constituer une protection contre un trop fort ensoleillement. Kylin (1915) a montré que, dans le cas du *Dumontia incrassata* (Cryptonémiales, Dumontiacées), en conditions de cultures homogènes, un appauvrissement du milieu en nitrates provoquait leur apparition. Il leur suppose alors un rôle dans l'absorption des substances nutritives. De même, J. et G. Feldmann (1939), étudiant la cytologie des organes piliformes des Céramiacées, émettent une hypothèse identique.

Les caractères cytologiques du développement de telles formations n'ont fait l'objet que de peu de recherches. On sait qu'elles manquent totalement chez les Gigartinacées, les Phyllophoracées et les Délessériacées. Elles sont fréquentes chez les Némalionales et les Céramiales, quelques Cryptonémiales, Rhodyméniales et Gigartinales (Rosenvinge, 1911). A titre de comparaison et afin de faire ressortir l'originalité de ces phénomènes dans la famille des Corallinacées, je rappellerai tout d'abord, succinctement, les grandes lignes de leur déroulement chez les autres Rhodophycées, tant sur des exemples déjà connus, que d'après mes propres observations.

A. - POILS ET CELLULES PILIFÈRES DES RHODOPHYCÉES (A L'EXCLUSION DES CORALLINACÉES).

Si l'on excepte le cas particulier des Corallinacées, la structure et le mode de formation des poils sont généralement simples et homogènes dans l'ensemble des Rhodophycées (Rosenvinge, 1911). Ce sont des formations unicellulaires qui peuvent atteindre 1 mm de long ou davantage. Les poils sont toujours portés par les cellules corticales les plus externes, dans le cas des thalles à structure multiaxiale, ou situés à l'extrémité des rameaux latéraux, dans le cas des thalles uniaxiaux. Ces cellules-mères, terminales, que l'on qualifie habituellement de cellules pilifères, ne présentent pas de caractères particuliers. Les poils proprement dits sont de véritables cellules issues du cloisonnement transversal de la cellule pilifère, à laquelle ils demeurent reliés par une formation synaptique. Ils sont généralement incolores, dépourvus de plastes et possèdent un noyau. Ils émettent, sans cloisonnement intermédiaire, un prolongement très allongé, dont l'axe est occupé

par une grande vacuole entourée de cytoplasme. On admet généralement que, après disparition de ce poil, la cellule-mère ou cellule pilifère, persiste sans subir de modification.

Ce schéma, le plus simple, est également le plus répandu, en particulier dans les Algues à structure uniaxiale. Ainsi, G. Feldmann-Mazoyer (1940) a étudié les poils hyalins unicellulaires fréquents chez les Céramiacées et montré, dans le détail, les remaniements cytologiques intervenant dans ce phénomène. « A l'état jeune, ces poils sont entièrement remplis d'un cytoplasme finement granuleux et homogène dans lequel on distingue un seul noyau situé vers le centre du poil. Plus tard, une volumineuse vacuole se forme vers la base du poil et le cytoplasme se trouve repoussé vers le sommet où il forme une masse réfringente séparée de la vacuole par un ménisque ». Par la suite, le noyau, situé dans le cytoplasme apical, dégénère et l'on n'en trouve plus de trace dans les poils adultes. L'auteur, après avoir mis en évidence le comportement du noyau, montre que la paroi possède également certains caractères particuliers. Elle n'est pas entourée, comme dans le cas des autres cellules du thalle, par la cuticule pectique habituelle. Celle-ci s'interrompt à la base du poil, « donnant l'impression que cette cuticule s'est rompue au moment du développement du poil dont la membrane très mince correspond seulement à la partie interne de la membrane des autres cellules ». A la base du poil, une formation synaptique assure la liaison avec la cellule-mère.

Plusieurs auteurs ont, à diverses reprises, laissé supposer que, dans certains cas cependant peu nombreux, le phénomène pouvait être plus complexe. Il existe, en effet, des exemples classiquement cités où le développement des poils s'accompagne de différenciations cytologiques plus poussées.

Le premier exemple de cette complexité s'observe dans le genre *Gracilaria* (Gigartinales, Gracilariacées) qui fut étudié successivement par Phillips (1925), Sjöstedt (1926) et Kylin (1930). Des poils unicellulaires incolores sont présents en grande abondance chez le *Gracilaria compressa* où ils persistent aussi bien dans les parties jeunes que dans les régions âgées du thalle. Chez le *Gracilaria verrucosa*, par contre, ils sont caducs et ne s'observent bien qu'à l'apex. Ils sont portés par une cellule basale d'un type particulier (Sjöstedt, 1926) et furent au début confondus avec les trichogynes (Phillips, 1925). Cette cellule-mère, ou cellule pilifère proprement dite, est une cellule corticale dont on peut suivre sur les coupes l'apparition précoce, à partir de l'apex. Le thalle, de structure parenchymateuse, est bordé vers l'extérieur par une couche de cellules pigmentées qui vont, en se divisant, engendrer un cortex plus ou moins développé. Très tôt, certaines de ces cellules ne se divisent pas et leur contenu demeure indifférencié, leur cytoplasme dense, fortement colorable par les réactifs usuels (hématoxyline-éosine). Leur volume augmente fortement tandis que les cellules voisines donnent naissance à de nouvelles cellules corticales. Des liaisons synaptiques secondaires apparaissent et, corrélativement, le nombre des noyaux se multiplie rapidement dans toutes les cellules du thalle, qu'elles soient médullaires, corticales ou pilifères. Ces grandes cellules à cytoplasme indifférencié (Fig. 11, B) s'observent très fréquemment sur les coupes, même si les poils sont

par ailleurs très rares. Kylin (1930) a pensé que, dans le cas du *G. verrucosa*, elles pourraient n'engendrer aucun poil. Sur les coupes de cette espèce que j'ai étudiées, la plupart d'entre elles portaient, à leur extrémité apicale, les vestiges d'un poil sous la forme d'une synapse (Fig. 11, B) et de quelques restes de parois accompagnés d'un

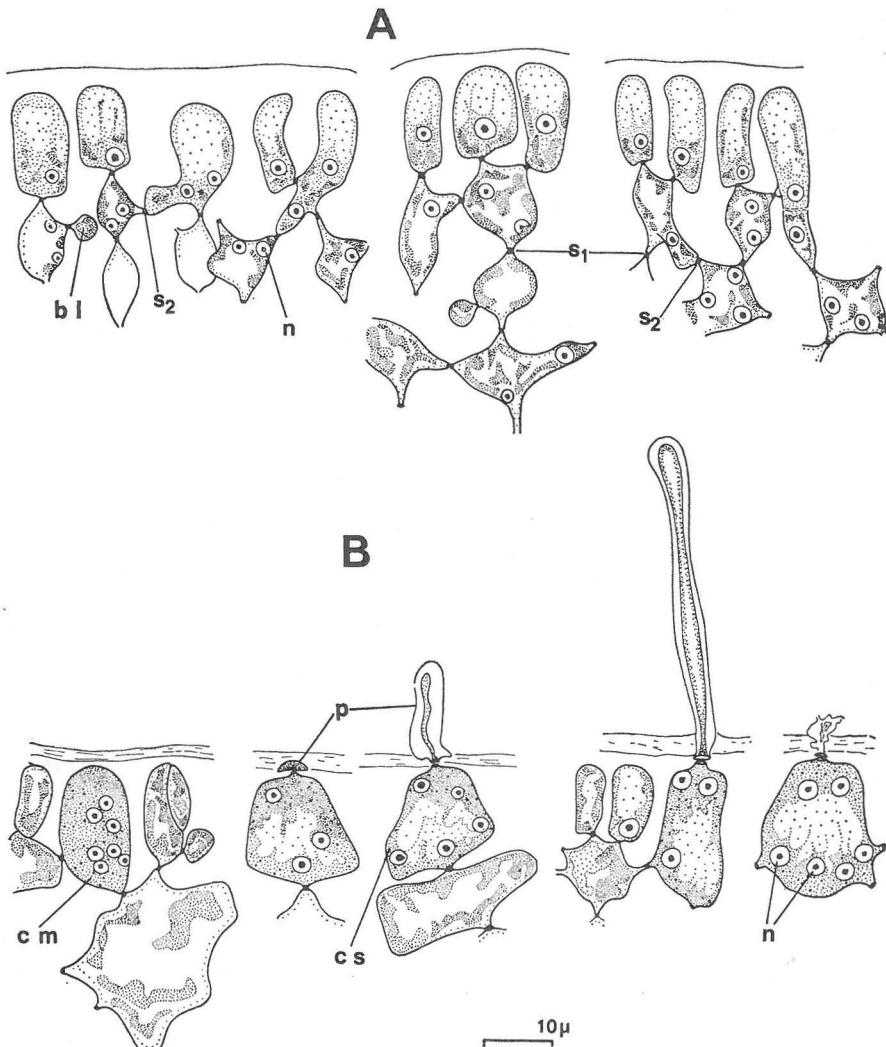


FIG. 11
Gracilaria verrucosa.
Quelques aspects des cellules corticales.

A : formation des liaisons synaptiques secondaires ; B : formation et évolution des cellules pilifères.
 bl : bourgeon latéral ; cm : cellule-mère ; cs : cellule-support ; n : noyau ;
 p : poil ; s_1 : synapse primaire ; s_2 : synapse secondaire.

peu de cytoplasme. Sjöstedt a figuré la formation des poils, sans toutefois en donner d'abondants commentaires. On retrouve, semble-t-il, des phénomènes cytologiques assez comparables à ceux décrits

plus haut chez les Céramiacées (vacuolisation intense du cytoplasme à partir de la base et migration du noyau vers l'apex). Le caractère original de cet exemple réside donc dans l'apparition d'une cellule-mère spécialisée, à cytoplasme remarquable et qui persiste longtemps après la dégénérescence du poil, s'inscrivant ainsi, de manière définitive, dans l'anatomie du thalle adulte. De telles cellules pourraient, par leur nature et par leur origine, être considérées comme des formations assez comparables aux mégacytes des Corallinacées.

Quelques figures données par Kylin (1923) sur la formation des poils chez le *Cystoclonium purpureum*, montrant également la formation d'une cellule-mère particulière, laissaient à penser que des modifications cytologiques encore plus complexes que celles qui viennent d'être décrites pouvaient, dans certains cas, accompagner le phénomène. Cherchant à confirmer cette hypothèse par d'autres observations, j'ai trouvé dans l'exemple du *Dumontia incrassata* un matériel d'étude particulièrement favorable.

Les thalles de *Dumontia incrassata* apparaissent en hiver dans la Manche et atteignent leur taille adulte au printemps. En mai, on les voit se couvrir d'un revêtement dense de longs poils incolores. Ces thalles ont la forme de tubes parfois très ramifiés. Leur paroi est constituée par plusieurs couches de cellules pigmentées dont la taille décroît progressivement vers l'extérieur tandis que leur nombre augmente. L'axe du tube est occupé par un filament longitudinal à croissance apicale, qui donne naissance, très tôt, aux initiales du cortex. Cette structure uniaxiale est, au sens de Chadefaud (1960), une structure cladomienne à cortex distant de l'axe. Bien que la fronde soit molle et gélatineuse, elle se prête aisément aux techniques de l'histologie classique et les coupes transversales ont permis de suivre l'évolution des cellules corticales. A la fin du printemps, la paroi est constituée par un cortex épais de quatre à cinq couches de cellules. Les plus internes peuvent atteindre 300 à 400 μ de diamètre ; les plus externes ne dépassent guère 10 à 15 μ . Elles possèdent de nombreux plastes rubanés, devenant plus ou moins filamenteux dans les cellules internes et un noyau unique, bien visible après coloration, généralement situé à leur base. Les premières ébauches des cellules pilifères s'observent dans les régions jeunes. Elles apparaissent (Fig. 12, 1) au niveau des cellules corticales externes, comme des éléments dont le contenu se modifie. Elles ne se divisent pas pour engendrer de nouvelles cellules corticales. Leur volume s'accroît et leur forme s'allonge tandis que leur cytoplasme se dédifférencie et devient intensément colorable à partir de la base, où se trouve le noyau, dont la taille a également beaucoup augmenté. Après la dédifférenciation totale du contenu cellulaire, une papille se forme à l'extrémité, où se localise bientôt une zone de cytoplasme dense. Le noyau semble quitter alors progressivement la base de la cellule. Cette papille s'accroît, perce la cuticule générale externe et, entourée d'une simple paroi mince et translucide, poursuit sa croissance à l'extérieur du thalle. Le noyau se divise. L'un des deux noyaux-fils retourne à la base de la cellule tandis que l'autre se dirige vers l'extrémité de la papille. Pendant ce temps, une intense vacuolisation apparaît dans la région basale qui commence à se différencier de nouveau et retrouve les caractères de cellule assimilatrice banale. Une cloison transversale se forme,

qu'achève l'apparition d'une synapse. Ainsi se trouvent isolées, à la base, une cellule-support et, au sommet, la cellule-poil proprement dite, où l'on reconnaît le noyau en position sub-apicale, entouré de cytoplasme. Une vacuolisation apparaît à la base. L'évolution du poil est difficile à suivre sur les coupes colorées. Elle se fait vraisembla-

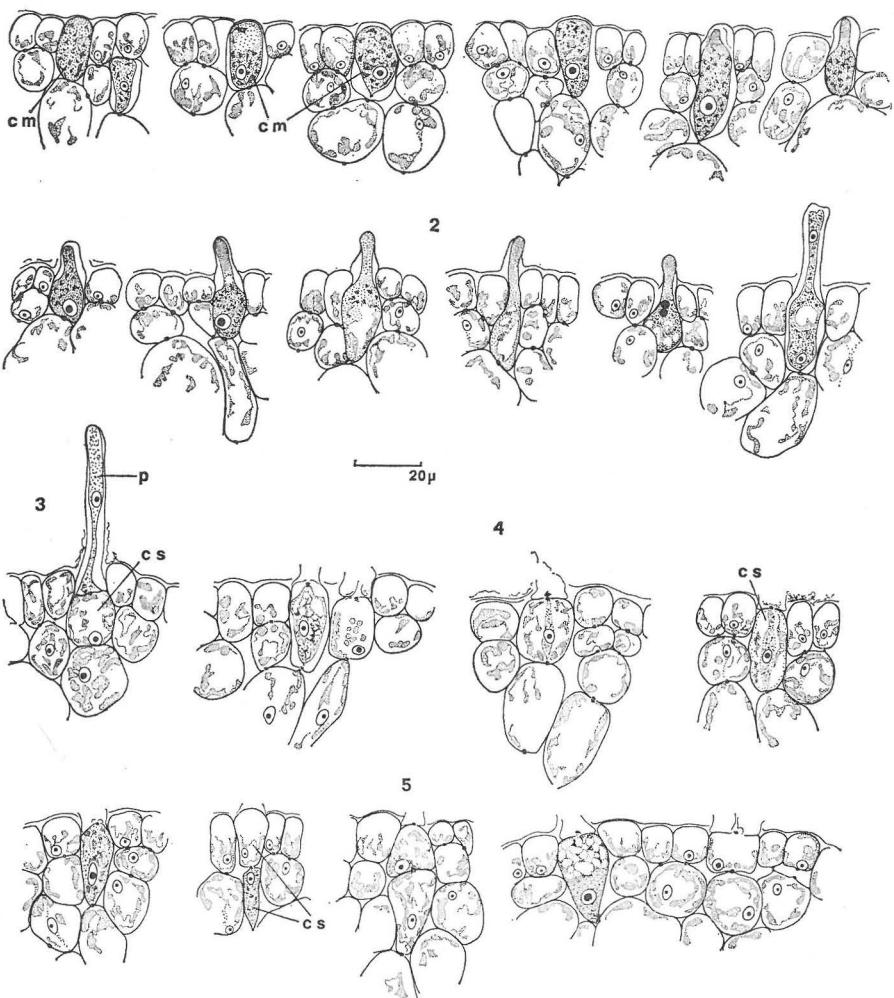


FIG. 12
Dumontia incrassata

Formation et évolution des cellules pilifères ; coupe transversale du thalle (hématoxyline-éosine).

1 : différenciation des cellules-mères de poils ; 2 : formation et apparition du poil ; 3 : poil complètement développé ; 4 : évolution de la cellule-support après le flétrissement ; 5 : cicatrisation et disparition progressive des formations pilifères.
cm : cellule-mère ; cs : cellule-support ; p : poil.

blement de la même manière que dans les autres exemples décrits. On observe par contre, sur les préparations, de nombreuses traces de leur flétrissement et de leur dégénérescence, et l'on peut mettre alors en évidence le devenir très particulier de la cellule-support sous-jacente,

dont le contenu, qui était redevenu assimilateur, va subir une nouvelles dédifférenciation à partir de la base. Par la suite, cette cellule s'allonge considérablement, repoussant vers l'extérieur les restes du poil dont la trace persiste sous la forme de la synapse et de la paroi basale accompagnée d'un coagulat de cytoplasme. Le noyau émigre vers le centre de la cellule où il se trouve maintenu par la condensation d'un épais tractus cytoplasmique axial. Les plastes, situés à la périphérie, se réduisent en fragments de plus en plus petits. Lorsque cette dédifférenciation est achevée, la cellule se divise et engendre vers l'extérieur une cellule-fille qui devient très vite une cellule corticale identique aux cellules voisines, mais porte, quelque temps encore, les restes de la cicatrice du poil qui vont disparaître progressivement (Fig. 12, 5). La cellule sous-jacente conserve un certain temps un contenu indifférencié et se transforme peu à peu en une cellule sous-corticale banale.

L'apparition de poils à la surface des thalles du *Dumontia incrassata* entraîne donc l'intervention de phénomènes cytologiques complexes, accompagnés de différenciations et dédifférenciations successives. Au cours de ces remaniements, le noyau ne semble pas subir de modifications notables. Ses différents déplacements dans la cellule montrent cependant qu'il doit jouer un rôle important dans l'initiation de ces phénomènes.

Comme dans le cas du *Gracilaria*, la cellule-mère du poil ou cellule pilifère possède des caractères tout à fait remarquables et elle se transforme, après la disparition du poil, en un élément de grande taille que l'on pourrait également comparer aux *mégacytes* des Corallinacées. Il ne s'agit là, cependant, que d'une formation éphémère qui, contrairement à l'exemple précédent, ne s'inscrit pas d'une manière définitive dans l'anatomie du thalle adulte. Ces deux exemples, en outre, ne montrent pas de remaniements importants des parois et l'on a vu que l'absence d'une cuticule pectique externe autour du poil semble être un caractère général chez les Rhodophycées. Ils présentent cependant en commun la particularité d'être complexes et préfigurent en quelque sorte les phénomènes qui ont été mis récemment en évidence chez les Corallinacées (J. Cabioch, 1968, 1970 a), où la présence d'une calcification des parois cellulaires fait intervenir des remaniements supplémentaires.

B. - TRICHOCYTES ET MÉGACYTES DES CORALLINACÉES.

La genèse et l'évolution des formations pilifères chez les Corallinacées s'accompagnent, le plus souvent, de phénomènes cytologiques particuliers et complexes, dont la mise en évidence fut de ce fait très progressive. Au cours de ces phénomènes, on voit apparaître des cellules de grande taille, à contenu incolore, que Rosanoff (1866) remarqua pour la première fois chez le *Fosliella farinosa* et décrivit sous le nom d'*héterocystes*, par comparaison avec les éléments de même aspect connus chez les Cyanophycées. Par la suite, Solms-Laubach (1881) observe la présence de poils à la surface de ces cellules qu'il nomme alors, plus justement, *cellules pilifères* (Haartragendenzellen). Il mentionne également leur présence chez le *Neogoniolithon notarisii* (qu'il nomme à tort *Lithophyllum insidiosum*),

et donne en illustration une cellule pilifère portée par une file de trois cellules. A la même époque, Thuret et Bornet (1878) observent la présence de poils à la surface des thalles de *Jania rubens*, mais ne précisent pas leur mode de formation. Par la suite, Rosenvinge (1917) étudie un grand nombre de Corallinacées et propose de remplacer le terme d'hétérocyste par celui de *trichocyte* ou *cellule-poil* (haircell). Cette terminologie est universellement adoptée à l'heure actuelle. Plus récemment, Suneson (1937, 1943) a donné de bonnes figures de ces formations chez les *Fosliella* (sous le nom de *Melobesia*), certains *Dermatolithon* et, surtout, le *Jania rubens*, mais il n'a pas défini les lois générales relatives à leur genèse et à leur évolution.

Masaki (1968) a émis récemment l'hypothèse de l'existence de deux types de trichocytes chez les Corallinacées. Les uns (ceux des *Fosliella*, *Neogoniolithon* et *Porolithon*) seraient des cellules remarquables par leur taille, toujours nettement supérieure à celle des autres cellules végétatives du thalle. Elles deviendraient des hétérocystes en s'enfonçant dans les tissus, par suite de l'accroissement de ces derniers. Les seconds seraient des cellules ne se distinguant pas en dimension des cellules végétatives et devenant tout à fait indistinctes lors du vieillissement des tissus. Elles caractérisent certains *Lithothamnium* (sous le nom de *Phymatolithon*) et quelques *Lithophyllum* (à cause de la présence de fusions entre cellules de files voisines, j'ai proposé de classer ces derniers en fait, parmi les *Neogoniolithon*). Cette distinction anatomique, purement statique, ne rend pas compte du processus de formation des trichocytes et nous verrons qu'elle ne se justifie plus sous cette forme.

Les premiers résultats d'une étude récente (J. Cabioch, 1968, 1970 a) ont montré que les différents aspects revêtus par ces formations pilifères expliquent la variété et l'incertitude des terminologies qui leur furent successivement appliquées. Après avoir résumé les caractères généraux de ces cellules pilifères dans l'ensemble des Corallinacées, nous en décrirons quelques exemples originaux et caractéristiques du point de vue de leur évolution cytologique.

I. - Caractères généraux des trichocytes chez les Corallinacées

Comme chez les autres Rhodophycées, les formations pilifères des Corallinacées apparaissent dans les régions les plus externes des thalles et, de manière plus précise, dans le périthalle. On leur réserve d'ordinaire le nom de *trichocytes* et nous verrons que leurs caractères très particuliers justifient pleinement cette appellation. Elles naissent de la transformation d'une initiale périthallienne en une cellule-mère de poil, accompagnée d'une modification de son fonctionnement normal et de la disparition de la cellule épithallienne ou de la file de cellules épithalliennes qui la recouvre habituellement. Cette initiale périthallienne, que je qualifierai de cellule pilifère, se divise obliquement ou transversalement, mais le cloisonnement du cadre calcifié ne s'effectue pas. Il en résulte qu'à l'intérieur d'une même coque, se forment deux cellules ou quelquefois davantage selon les cas, la cellule supérieure devenant l'initiale du poil proprement dit. Elle se transforme à son extrémité en un poil plus ou moins allongé, à paroi non calcifiée, dont l'axe est occupé par une grande vacuole, mais dépourvu de noyau. Alors que, dans les cas précédents, le poil tout entier était constitué par une cellule nucléée, il est ici réduit simplement à l'expansion, parfois très développée, d'une cellule bien individualisée par ailleurs. Le terme de trichocyte désigne donc l'ensemble de cette coque calcifiée, à contenu généralement incolore ou peu

pigmenté, que termine à l'extérieur un poil à paroi uniquement cellulosique. Le contenu de cette coque calcifiée étant constitué par deux ou, plus rarement, trois cellules, on parlera de trichocytes bi- ou tricellulaires.

Les étapes qui suivent le flétrissement du poil n'avaient pas encore été étudiées dans le détail. Elles présentent une originalité certaine par rapport aux autres formations pilifères connues chez les Rhodophycées. Le flétrissement du poil est accompagné, le plus généralement, de la disparition de la cellule-poil proprement dite, ou cellule supérieure du trichocyte. Par la suite, le contenu de celui-ci, qui se réduit à la cellule-support, va se modifier selon des processus divers, dont on peut distinguer plusieurs types, de complexité croissante.

Dans les cas les plus simples, le trichocyte conserve, durant toute la vie de l'Algue, sa morphologie primitive et son enveloppe, même si la cellule-poil a disparu. Il offre alors l'aspect d'une grande cellule à contenu incolore, d'où le nom d'*hétérocyste* que lui avait d'abord attribué Rosanoff (1866). Cette grande cellule est surmontée à l'extérieur par une sorte de pore ou de goulot qui correspond à la cicatrice du poil. Aucune évolution ultérieure ne peut être observée. Ces trichocytes persistants sont présents chez certaines formes régressées ou que je suppose issues d'une évolution régressive, telles que les *Fosliella* (anciennement *Melobesia*) et les *Dermatolithon*.

Dans un premier stade de complication du phénomène, on assiste à la disparition totale et progressive du trichocyte. Elle est accompagnée d'une dédifférenciation de la cellule-support qui s'accroît, retrouve un fonctionnement d'initiale périthallienne et va, à l'intérieur de la paroi du trichocyte ouvert au sommet, engendrer une nouvelle file périthallienne, souvent réduite. La présence éphémère de ces formations pilifères ne laisse donc aucune trace dans l'anatomie du thalle adulte. J'ai observé deux exemples de ce type chez deux espèces appartenant à deux genres anatomiquement très différents : le *Jania rubens* et le *Metagoniolithon charoides*.

Les cas les plus complexes montrent la transformation plus ou moins précoce du trichocyte, par ailleurs plus ou moins complètement développé, en une cellule particulière, persistante, que l'on désigne habituellement sous le nom de *megacell* ou de *mégacyte* et dont on ignorait jusqu'à présent l'origine. J'ai pu reconstituer les étapes de cette transformation progressive. Elles revêtent différentes modalités, également de complexité croissante, depuis la formation de mégacytes éphémères chez les *Neogoniolithon*, jusqu'à l'apparition de trichocytes réduits, fugitifs, et leur transformation quasi instantanée en mégacytes persistants qui s'inscrivent, d'une manière définitive, dans l'anatomie des thalles de *Porolithon*.

2. - Trichocytes persistants

Les trichocytes des *Fosliella* s'observent aisément en vue superficielle et l'on peut reconnaître leur présence constante, tant dans les régions jeunes marginales que dans les parties âgées des thalles, le plus souvent constitués par une seule couche de cellules. Leur persistance est d'ailleurs, peut-être, la conséquence de l'extrême réduction

et donne en illustration une cellule pilifère portée par une file de trois cellules. A la même époque, Thuret et Bornet (1878) observent la présence de poils à la surface des thalles de *Jania rubens*, mais ne précisent pas leur mode de formation. Par la suite, Rosenvinge (1917) étudie un grand nombre de Corallinacées et propose de remplacer le terme d'hétérocyste par celui de *trichocyte* ou *cellule-poil* (haircell). Cette terminologie est universellement adoptée à l'heure actuelle. Plus récemment, Suneson (1937, 1943) a donné de bonnes figures de ces formations chez les *Fosliella* (sous le nom de *Melobesia*), certains *Dermatolithon* et, surtout, le *Jania rubens*, mais il n'a pas défini les lois générales relatives à leur genèse et à leur évolution.

Masaki (1968) a émis récemment l'hypothèse de l'existence de deux types de trichocytes chez les Corallinacées. Les uns (ceux des *Fosliella*, *Neogoniolithon* et *Porolithon*) seraient des cellules remarquables par leur taille, toujours nettement supérieure à celle des autres cellules végétatives du thalle. Elles deviendraient des hétérocystes en s'enfonçant dans les tissus, par suite de l'accroissement de ces derniers. Les seconds seraient des cellules ne se distinguant pas en dimension des cellules végétatives et devenant tout à fait indistinctes lors du vieillissement des tissus. Elles caractérisent certains *Lithothamnium* (sous le nom de *Phymatolithon*) et quelques *Lithophyllum* (à cause de la présence de fusions entre cellules de files voisines, j'ai proposé de classer ces derniers en fait, parmi les *Neogoniolithon*). Cette distinction anatomique, purement statique, ne rend pas compte du processus de formation des trichocytes et nous verrons qu'elle ne se justifie plus sous cette forme.

Les premiers résultats d'une étude récente (J. Cabioch, 1968, 1970 a) ont montré que les différents aspects revêtus par ces formations pilifères expliquent la variété et l'incertitude des terminologies qui leur furent successivement appliquées. Après avoir résumé les caractères généraux de ces cellules pilifères dans l'ensemble des Corallinacées, nous en décrirons quelques exemples originaux et caractéristiques du point de vue de leur évolution cytologique.

I. - Caractères généraux des trichocytes chez les Corallinacées

Comme chez les autres Rhodophycées, les formations pilifères des Corallinacées apparaissent dans les régions les plus externes des thalles et, de manière plus précise, dans le périthalle. On leur réserve d'ordinaire le nom de *trichocytes* et nous verrons que leurs caractères très particuliers justifient pleinement cette appellation. Elles naissent de la transformation d'une initiale périthallienne en une cellule-mère de poil, accompagnée d'une modification de son fonctionnement normal et de la disparition de la cellule épithallienne ou de la file de cellules épithallienes qui la recouvre habituellement. Cette initiale périthallienne, que je qualifierai de cellule pilifère, se divise obliquement ou transversalement, mais le cloisonnement du cadre calcifié ne s'effectue pas. Il en résulte qu'à l'intérieur d'une même coque, se forment deux cellules ou quelquefois davantage selon les cas, la cellule supérieure devenant l'initiale du poil proprement dit. Elle se transforme à son extrémité en un poil plus ou moins allongé, à paroi non calcifiée, dont l'axe est occupé par une grande vacuole, mais dépourvu de noyau. Alors que, dans les cas précédents, le poil tout entier était constitué par une cellule nucléée, il est ici réduit simplement à l'expansion, parfois très développée, d'une cellule bien individualisée par ailleurs. Le terme de trichocyte désigne donc l'ensemble de cette coque calcifiée, à contenu généralement incolore ou peu

pigmenté, que termine à l'extérieur un poil à paroi uniquement cellulosique. Le contenu de cette coque calcifiée étant constitué par deux ou, plus rarement, trois cellules, on parlera de trichocytes bi- ou tri-cellulaires.

Les étapes qui suivent le flétrissement du poil n'avaient pas encore été étudiées dans le détail. Elles présentent une originalité certaine par rapport aux autres formations pilifères connues chez les Rhodophycées. Le flétrissement du poil est accompagné, le plus généralement, de la disparition de la cellule-poil proprement dite, ou cellule supérieure du trichocyte. Par la suite, le contenu de celui-ci, qui se réduit à la cellule-support, va se modifier selon des processus divers, dont on peut distinguer plusieurs types, de complexité croissante.

Dans les cas les plus simples, le trichocyte conserve, durant toute la vie de l'Algue, sa morphologie primitive et son enveloppe, même si la cellule-poil a disparu. Il offre alors l'aspect d'une grande cellule à contenu incolore, d'où le nom d'*hétérocyste* que lui avait d'abord attribué Rosanoff (1866). Cette grande cellule est surmontée à l'extérieur par une sorte de pore ou de goulot qui correspond à la cicatrice du poil. Aucune évolution ultérieure ne peut être observée. Ces trichocytes persistants sont présents chez certaines formes régressées ou que je suppose issues d'une évolution régressive, telles que les *Fosliella* (anciennement *Melobesia*) et les *Dermatolithon*.

Dans un premier stade de complication du phénomène, on assiste à la disparition totale et progressive du trichocyte. Elle est accompagnée d'une dédifférenciation de la cellule-support qui s'accroît, retrouve un fonctionnement d'initiale périthallienne et va, à l'intérieur de la paroi du trichocyte ouvert au sommet, engendrer une nouvelle file périthallienne, souvent réduite. La présence éphémère de ces formations pilifères ne laisse donc aucune trace dans l'anatomie du thalle adulte. J'ai observé deux exemples de ce type chez deux espèces appartenant à deux genres anatomiquement très différents : le *Jania rubens* et le *Metagoniolithon charoides*.

Les cas les plus complexes montrent la transformation plus ou moins précoce du trichocyte, par ailleurs plus ou moins complètement développé, en une cellule particulière, persistante, que l'on désigne habituellement sous le nom de *megacell* ou de *mégocyte* et dont on ignorait jusqu'à présent l'origine. J'ai pu reconstituer les étapes de cette transformation progressive. Elles revêtent différentes modalités, également de complexité croissante, depuis la formation de mégocytes éphémères chez les *Neogoniolithon*, jusqu'à l'apparition de trichocytes réduits, fugitifs, et leur transformation quasi instantanée en mégocytes persistants qui s'inscrivent, d'une manière définitive, dans l'anatomie des thalles de *Porolithon*.

2. - Trichocytes persistants

Les trichocytes des *Fosliella* s'observent aisément en vue superficielle et l'on peut reconnaître leur présence constante, tant dans les régions jeunes marginales que dans les parties âgées des thalles, le plus souvent constitués par une seule couche de cellules. Leur persistance est d'ailleurs, peut-être, la conséquence de l'extrême réduction

du périthalle de ces formes régressées. Le tissu périthallien, ne s'accroissant pas, ne nécessite, en effet, ni évolution ni cicatrisation des trichocytes et permet par là même leur conservation. Leur disposition dans le thalle est habituellement utilisée, à juste titre, comme caractère systématique pour la description des espèces. On distingue ainsi, en vue superficielle, les *trichocytes terminaux* et les *trichocytes intercalaires*. Les premiers terminent une file, ici hypothallienne, de cellules qui ne peut alors plus subir d'accroissement ; les seconds apparaissent au milieu des files cellulaires qui poursuivent normalement leur croissance à l'extrémité. La genèse de telles formations s'explique aisément au seul examen des illustrations données par Suneson (1937, 1943).

Les trichocytes terminaux, classiquement décrits chez le *Fosliella farinosa*, où ils furent observés pour la première fois par Rosanoff (1866), sont également tout à fait remarquables chez le *Fosliella limitata* (Suneson, 1937). Ils résultent, dans les deux cas, de la transformation directe d'une initiale marginale hypothallienne en cellule-mère de trichocyte. Suneson avait mentionné depuis longtemps l'existence, à la marge des thalles du *F. limitata*, de cellules de très grande taille, pourvues d'un cytoplasme dense rappelant un peu celui des spores, auquel on supposait un rôle de propagules ou d'éléments de multiplication végétative. De même, on pensait jusqu'à une date très récente que les cellules-mères des mégacytes de certains *Porolithon* pourraient n'être que des tétraspores avortées. Les cas de bouturage sont en fait rares et accidentels chez les Corallinacées. Je n'ai pu observer les cellules terminales du *F. limitata*, mais les figures données par Suneson et la comparaison avec les autres exemples de formations pilifères (*Jania*, *Porolithon*), qui seront décrits plus loin, laissent penser sans aucune hésitation que ce sont là les premiers stades de l'apparition des trichocytes. On conçoit aisément que la transformation définitive d'une initiale hypothallienne en trichocyte persistant entraîne l'arrêt de la croissance de la file cellulaire qu'elle engendrait. Les initiales voisines vont alors produire, par pseudodichotomie, de nouvelles files qui vont entourer le trichocyte et assurer une expansion homogène du thalle à la surface du substrat. Les coupes longitudinales réalisées par Suneson montrent que les trichocytes sont constitués par la superposition de deux cellules : une cellule-support, généralement de petite taille, et une cellule-poil. Elles ne font malheureusement pas toujours apparaître le contour des parois celluloso-pectiques. Sur l'exemple du *F. limitata* (Suneson, 1937) on peut voir que ces deux cellules semblent contenues dans une même enveloppe. Le trichocyte peut donc être qualifié de trichocyte bicellulaire endogène.

Les trichocytes intercalaires ne se forment pas à la marge des thalles. Ils résultent de la transformation d'une cellule périthallienne en cellule-mère de trichocyte. Ils sont souvent accompagnés d'une cellule épithallienne ou cellule tectale, toujours réduite chez les *Fosliella* et disposée latéralement au sommet du trichocyte.

Ces deux types de trichocytes se rencontrent seuls ou simultanément, selon les espèces. Il semble, si l'on en juge par les figures de Suneson que, chez le *F. limitata*, ils puissent coexister dans un même thalle.

Des trichocytes vraisemblablement persistants auraient été observés dans certaines formes unistratifiées de *Dermatolithon* (*D. litorale*

in Suneson, 1943) où ils sont cependant très rares. J'en ai observé également sur les protonémas filamenteux calcifiés issus du développement des spores de l'*Amphiroa verruculosa*. Ils sont, dans ce cas, terminaux et résultent de la transformation d'initiales apicales ou latérales.

3. - Trichocytes éphémères sans formation de mégacytes

Un type de moyenne complexité est celui que l'on observe chez le *Jania rubens*. Suneson (1937) en a donné les premières illustrations cytologiques, sans toutefois rendre compte de l'aspect dynamique du phénomène. Les trichocytes sont, d'après cet auteur, des cellules terminales de files latérales, qui s'allongent considérablement sans se cloisonner et dont la croissance s'effectuerait à partir du sommet. Ses figures laissaient déjà supposer une origine complexe dont les colorations par l'hématoxyline-éosine m'ont permis de récapituler les différentes étapes.

La présence de poils à la surface des thalles de *Jania rubens* n'est pas constante. Ils sont quelquefois abondants l'été dans les stations ensoleillées. A la loupe, ils apparaissent comme de petites épines cylindriques non calcifiées, très turgescents et incolores. Après fixation et décalcification simultanées par le liquide de Susa, le simple écrasement d'une branche de *Jania* montre, au microscope, de nombreux trichocytes que leur absence de pigmentation permet de distinguer aisément. Ils sont constitués par une cellule basale de forme plus ou moins arrondie, de 10 à 15 μ de diamètre, surmontée d'un prolongement développé, en totale continuité avec elle. A la base, une large zone de cytoplasme périphérique contient un noyau volumineux, pourvu d'un nucléole. Elle entoure une vacuole importante, qui se prolonge et se dilate vers le pôle externe dans le poil, dont elle occupe la majeure partie. A l'extrémité de celui-ci, on retrouve une masse dense de cytoplasme dépourvue de noyau. D'autres formations cellulaires incolores s'observent, en outre, de place en place à la surface des thalles écrasés, contrastant fortement avec les cellules corticales pigmentées environnantes. Ce sont, d'une part, des cellules sous-jacentes aux cellules-poils, qui montrent de même une intense vacuolisatation, d'autre part des cellules isolées, superficielles, également vacuolisées, souvent de grande taille. Il semble alors, au premier abord, que le trichocyte adulte soit constitué par une file verticale de deux cellules à contenu différencié remarquable. L'étude histologique de leur comportement à l'aide de coupes colorées confirme, dans le détail, cette hypothèse.

Les trichocytes naissent toujours à partir de cellules terminales des files périthallienes qui sont, dans le cas du *Jania rubens*, disposées obliquement par rapport à l'axe du thalle et quelquefois difficiles à distinguer (Fig. 13, A). Toute cellule terminale périthallienne est une initiale à fonctionnement défini. Tant qu'elle conserve ce rôle, son contenu demeure dense, granuleux, très colorable par l'éosine (Fig. 13, A, 1). Après achèvement de la croissance du tissu périthallien, elle s'individualise en une cellule assimilatrice banale, à petit noyau et plastes rubanés bien développés. Une cellule épithallienne très apla-

tie la recouvre à l'extérieur. Les premières étapes de la formation des trichocytes se reconnaissent sur coupes au fait que la cellule périthallienne terminale, ou cellule pilifère, qui va se transformer, s'allonge. Son contenu se vacuolise au pôle distal et le noyau, situé à la base, augmente fortement de volume. La cellule épithallienne qui la surmonte meurt et son contenu disparaît. La cellule pilifère ou cellule-mère du poil se divise transversalement en deux cellules-filles, toutes

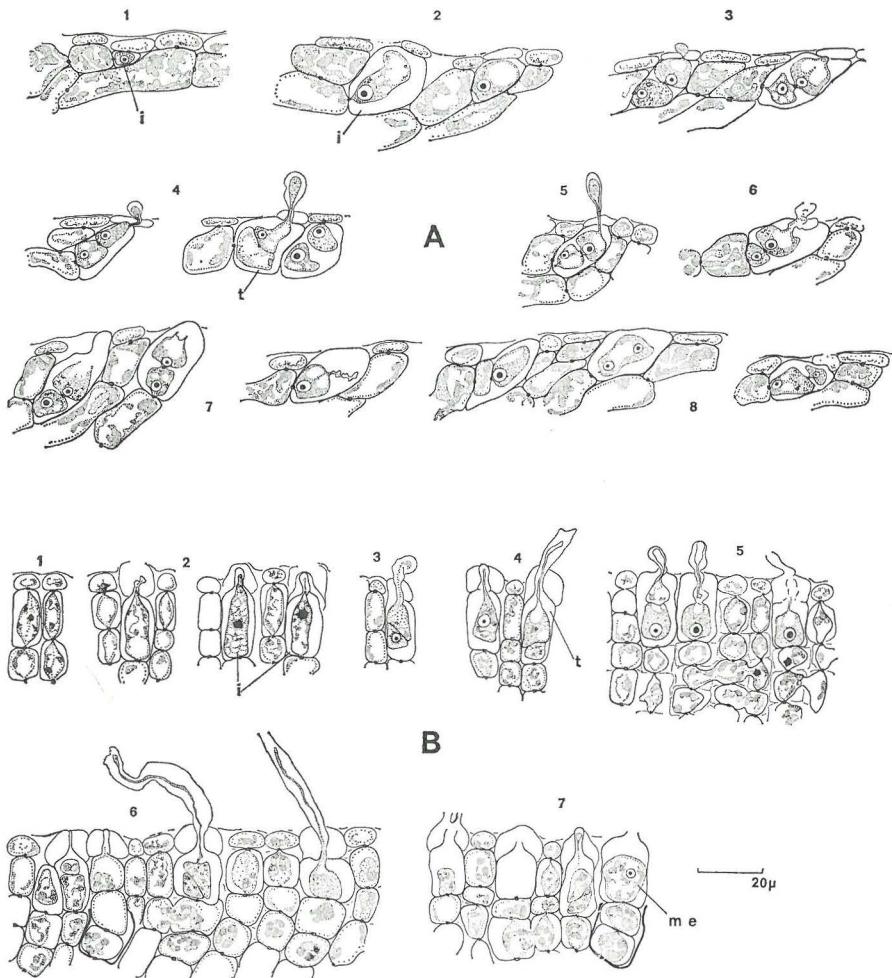


FIG. 13
Trichocytes éphémères. Coupes longitudinales de thalles articulés.

A : *Jania rubens*.

1 : initiale périthallienne ; 2 : initiale du trichocyste ; 3 : jeune trichocyste bicellulaire ; 4 et 5 : trichocytes adultes ; 6 : flétrissement du poil ; 7 et 8 : quelques figures de cicatrisation du trichocyste.

B : *Metagoniolithon charoides*.

1 : initiales périthallienennes ; 2 : initiales du trichocyste ; 3 : jeune trichocyste bicellulaire ; 4 : trichocytes adultes ; 5 : flétrissement du poil ; 6 : cicatrisation des trichocytes ; 7 : formation d'un mégacyte fugace et cicatrisations successives de trichocytes.

i : initiales ; me : mégacyte éphémère ; t : trichocyste.

deux pourvues d'un gros noyau et d'un cytoplasme indifférencié et vacuolisé, qui demeurent contenues dans la paroi celluloso-pectique originelle, aucune calcification transversale n'ayant suivi la division cellulaire. Cette paroi commune, souvent dilatée, est peu colorable par les réactifs usuels et n'apparaît pas toujours nettement sur les coupes. A son intérieur, la cellule la plus externe devient la cellule initiale du poil. Elle émet, à son sommet, une protubérance qui va se diriger vers l'extérieur en traversant les restes de la cellule épithallienne, vraisemblablement en passant à travers la perforation synaptique (Fig. 13, A, 3). Cette protubérance s'allonge rapidement sous l'effet d'une forte vacuolisation du cytoplasme. Une grande vacuole en occupe l'axe que termine, au sommet, une masse de cytoplasme dense. Le noyau, durant ce temps, demeure dans sa situation initiale à la base de la cellule. Le trichocyte ainsi achevé (Fig. 13, A, 4) est donc constitué par une file verticale de deux cellules et peut être qualifié de trichocyte bicellulaire d'origine endogène.

Au bout de quelque temps, le poil se flétrit et sa cellule dégénère peu à peu (Fig. 13, A, 5). La cellule sous-jacente s'accroît, au contraire, et se vacuolise intensément, repoussant vers l'extérieur les restes du poil (Fig. 13, A, 6). Elle se divise ensuite transversalement pour engendrer, du côté externe, une nouvelle cellule tectale et redevenir elle-même une cellule périthallienne banale. Il en résulte que, dans les tissus âgés, on ne perçoit aucune trace de ces phénomènes cependant complexes. Caractérisées par la formation d'une grande cellule initiale très allongée, la première et la dernière étape sont morphologiquement presque identiques et symétriques par rapport à l'apparition du trichocyte complet. Il n'est donc pas toujours aisés de les distinguer sur les coupes. Seule, la présence à leur sommet d'un reste de cellule épithallienne ou de poil permet de les différencier. Des figures données par Ganesan (1965) laissent supposer que les trichocytes du *Jania iyengarii* se forment de la même façon.

J'ai pu observer des trichocytes bicellulaires endogènes, d'un type très voisin du précédent, chez le *Metagoniolithon charoides*, sur des échantillons qui m'ont été envoyés d'Australie par H.B.S. Womersley. Les trichocytes naissent de la même façon, à partir d'une initiale périthallienne dont le fonctionnement cesse, bien que son contenu demeure indifférencié. Elle s'accroît tandis que la cellule épithallienne sus-jacente dégénère, meurt mais conserve sa paroi. L'initiale, qui s'est fortement allongée, émet vers l'extérieur un prolongement qui traverse la paroi vide de la cellule épithallienne d'où cet aspect de canal qu'affecte souvent le poil sur les coupes. Elle se découpe ensuite, le plus souvent, par une cloison oblique, en deux cellules, la cellule-fille supérieure portant le poil dont la croissance se poursuit encore quelque temps. Après le flétrissement de ce dernier, sa cellule dégénère et la paroi générale du trichocyte s'ouvre à son extrémité. La cellule-support peut connaître des destins variables. Quelquefois, elle meurt également et le trichocyte vide prend, avant de disparaître, l'aspect fugitif d'une grande cellule incolore. Le cas est rare ; le plus souvent, la cellule-support s'accroît, devient une initiale périthallienne et, par division transversale, engendre une nouvelle cellule épithallienne. L'ensemble du tissu reprend un aspect périthallien normal, mais on retrouve cependant, à la base de certaines files cellulaires, la trace

de l'ancienne paroi du trichocyte (Fig. 13, B, 7). De telles formations peuvent apparaître, à diverses reprises, au cours de la croissance des tissus et l'on reconnaît aisément, sur les coupes, les vestiges successifs de ces phénomènes.

4. - Trichocytes éphémères et apparition des mégacytes

Dans les exemples qui vont être décrits on assiste, après le flétrissement du poil, à la transformation des trichocytes en grandes cellules d'un type particulier, que l'on qualifie habituellement de mégacytes. Dans le cas le plus simple, celui des *Neogoniolithon*, le trichocyte encore bien développé et de grande taille devient, après résorption du poil, une grande cellule qui disparaît au bout d'un certain temps et ne s'inscrit pas définitivement dans l'anatomie du thalle. Dans le cas extrême des *Porolithon*, des mégacytes persistants, remarquables par leur nombre et leur taille, résultent de la transformation rapide de trichocytes à peine achevés.

a) Les *Neogoniolithon*.

J'ai pu observer la formation de mégacytes éphémères pour la première fois (J. Cabioch, 1968) chez le *N. notarisii* dont les cellules sont de grande taille. Les étapes de cette évolution cytologique pourraient être bien visibles et d'interprétation aisée si les parois, très épaisses, ne subissaient d'importantes déformations au moment de la fixation décalcifiante. Le phénomène rappelle encore, dans ses grandes lignes, celui qui vient d'être décrit chez le *Metagoniolithon charoides*. Les stades initiaux sont rares sur les coupes. Ils doivent apparaître très tôt, au niveau des points végétatifs, et se manifester, comme dans les cas précédents, par une modification du fonctionnement des initiales périthalliniennes. Certaines d'entre elles montrent, en effet, sur les coupes, un noyau de grande taille et un cytoplasme indifférencié persistant. Il semble qu'elles engendrent, par division transversale, deux cellules qui demeurent contenues dans une paroi celluloso-pectique commune. La cellule supérieure, devenant l'initiale du poil, conserve un cytoplasme dense et fortement colorable, tandis que le contenu de la cellule sous-jacente, ou cellule-support, se vacuolise et reprend un aspect assimilateur. La cellule périthallienne, qui surmonte l'ensemble, dégénère. Au sommet de la future cellule-poil, une protubérance apparaît, où s'engage une masse de cytoplasme et qui, s'allongeant sous l'effet d'une vacuolisation, traverse les restes de la cellule épithallienne. La paroi du trichocyte bicellulaire ainsi formé s'accroît tandis que le poil s'allonge (Fig. 14, A, 2). Quelquefois (Fig. 14, A, 3) trois cellules et non deux se trouvent formées et le trichocyte peut alors être qualifié de tricellulaire. Dans tous les cas, la cellule-poil dégénère après le flétrissement de celui-ci. Dans le cas des trichocytes tricellulaires, il semble que les trois cellules puissent dégénérer et l'on observe, quelque temps encore, à l'intérieur de la paroi du trichocyte, les restes de leurs noyaux entourés de cytoplasme

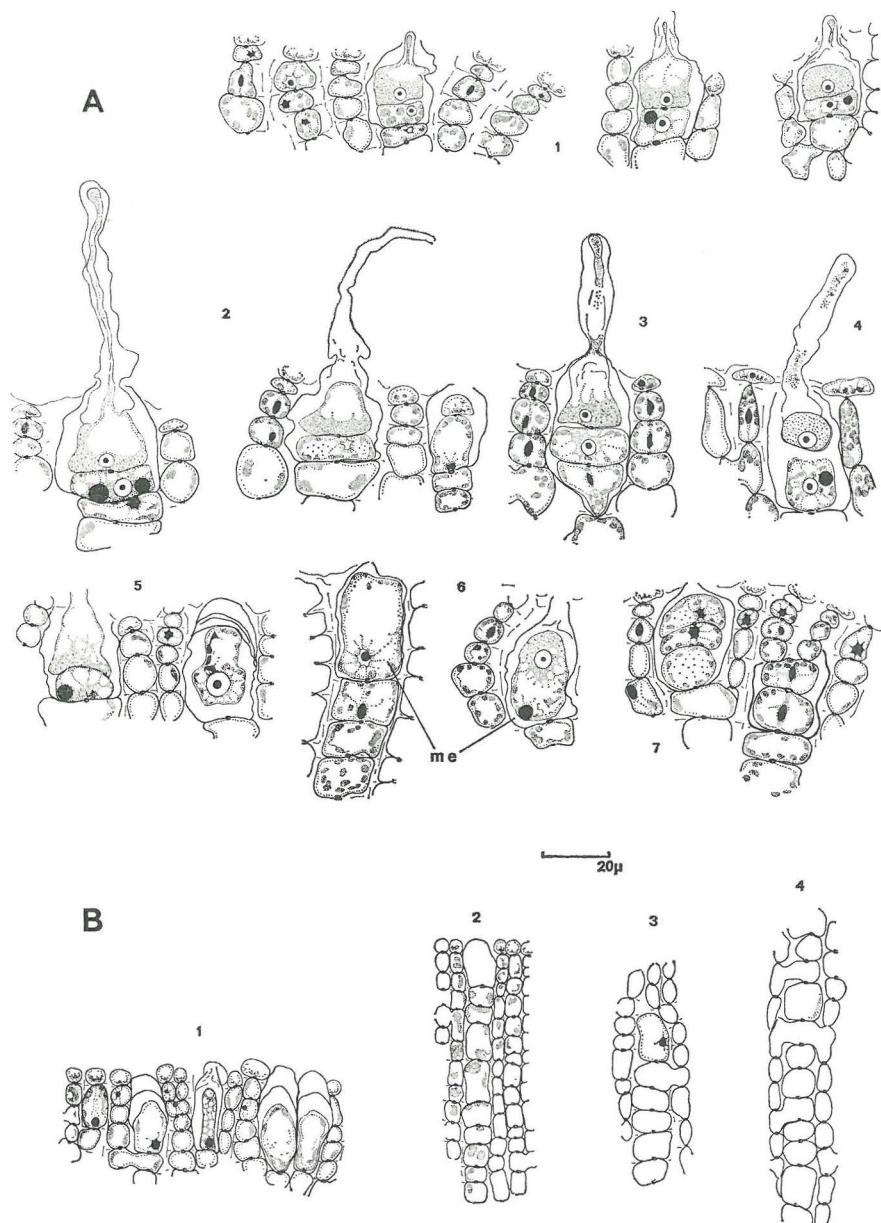


FIG. 14

Trichocytes et mégacytes éphémères des *Neogoniolithon*. Coupes longitudinales dans le périthalle de thalles encroûtants (hématoxyline-éosine).

A : *Neogoniolithon notaristii*.

1 : jeunes trichocytes bicellulaires ; 2 : trichocyte achevé ; 3 : trichocyte tricellulaire ; 4 : flétrissement du poil ; 5 et 6 : transformation de la cellule-support en cellule-mère de mégacyte ; 7 : deux stades de cicatrisation des mégacytes.

B : *Neogoniolithon* sp. (Tuléar).

1 : trichocytes et mégacytes superficiels ; 2 : terminaison superficielle d'une file verticale de mégacytes ; 3 et 4 : files de mégacytes du périthalle interne.
me : mégacyte éphémère.

(J. Cabioch, 1968 b). Dans le cas le plus général — celui des trichocytes bicellulaires —, la cellule inférieure ou cellule-support s'accroît considérablement jusqu'à atteindre 35 à 40 μ de haut (Fig. 14, A, 5). Au début, on voit apparaître à sa base une masse dense de cytoplasme où se localise le noyau, dont la taille s'est accrue (Fig. 14, A, 5). Par la suite, cette zone de cytoplasme, toujours accompagnée du noyau, émigre vers le sommet (Fig. 14, A, 6) et la base de la cellule semble reprendre un aspect végétatif. Après achèvement de cette croissance, les colorations ne montrent plus qu'un contenu de nouveau assimilateur, à plastes réduits, et un noyau dont le volume a beaucoup diminué. Ces grandes cellules sont fréquentes dans les régions superficielles du thalle où elles persistent un certain temps. Par comparaison avec les formations de même aspect connues chez les *Porolithon* et que nous décrirons plus loin, on peut les qualifier de *mégacytes*. Par suite de l'accroissement du périthalle, elles subissent inévitablement une modification ultérieure et on ne retrouve que rarement leur trace dans les tissus âgés. Elles peuvent, tout d'abord, mourir et dégénérer, n'assurant plus alors la continuité de la file périthallienne qui leur avait donné naissance (Fig. 14, B, 3). Lorsqu'elles ne dégénèrent pas (Fig. 14, B, 4), leur noyau s'accroît, leur cytoplasme se dédifférencie de nouveau ; par cloisonnement transversal, elles engendrent une nouvelle cellule épithallienne et retrouvent un fonctionnement d'initiale périthallienne. La nouvelle file de cellules périthaliennes ainsi engendrée, d'origine endogène, émerge progressivement de l'enveloppe du trichocyte, qui demeure ouverte à son sommet, au niveau du reste du poil formant une sorte de col ou de goulot. On peut voir, sur les coupes, les traces de cette ancienne paroi. Parfois, lorsque des mégacytes voisins ont dégénéré en grand nombre, il s'effectue une sorte de délamination superficielle qui enlève en surface les restes des anciens trichocytes.

L'originalité de ce phénomène, par rapport au processus précédemment décrit chez le *Metagoniolithon*, réside donc dans l'apparition de mégacytes éphémères bien individualisés. Ce processus semble être le même dans les thalles sexués et asexués. On le retrouve chez les autres *Neogoniolithon*, avec cependant les quelques variantes suivantes.

— Certaines espèces, que malgré leurs caractères cytologiques (présence de fusions cellulaires), divers auteurs classent encore actuellement parmi les *Lithophyllum* (*L. absimile*, par exemple), possèdent des tissus à cellules de très petite taille et des mégacytes également très petits, dont la genèse s'effectue selon le mode qui vient d'être décrit. La différence de taille ne saurait être considérée, à mon avis, comme un caractère systématique d'ordre génétique, au même titre que les phénomènes de fusions latérales. Il s'agit là, en effet, d'un caractère purement morphologique et non d'un type de comportement cellulaire.

— D'autres espèces se distinguent par la présence, dans leur périthalle, de files verticales de cellules remarquables, de grande taille, et que l'on désigne habituellement, sans en connaître la nature exacte, sous le nom de « mégacytes en files verticales ». Des coupes effectuées dans un *Neogoniolithon* sp, qui me fut envoyé de Tuléar par P. Vasseur, permettent de mieux comprendre l'origine de ces cellules. Dans les

régions superficielles du périthalle, on observe la présence de trichocytes bicellulaires, généralement de petite taille (en relation avec la taille moyenne des cellules du thalle), ainsi que leur transformation en mégacytes petits mais cependant bien individualisés. Il apparaît, en outre, que les trichocytes peuvent se former successivement, à partir d'initiales périthaliennes elles-mêmes issues de la cicatrisation de mégacytes précédents. Ainsi s'explique la présence de ces files de cellules remarquables, que l'on voit parfois se terminer en surface au niveau d'un mégacyte (Fig. 14, B, 2). Ces mégacytes terminaux peuvent, comme tous les mégacytes des autres *Neogoniolithon*, évoluer de deux manières différentes. Dans le cas le plus simple, ils engendrent une nouvelle file de cellules périthaliennes banales (Fig. 14, B, 4). Quelquefois, au contraire, leur cellule dégénère et meurt, interrompant par là même la file cellulaire qui la portait. Les files périthaliennes environnantes assurent la poursuite de la croissance du thalle. On reconnaît les deux aspects que peuvent prendre, sur les coupes, les files verticales de mégacytes de certains *Neogoniolithon*. En outre, des trichocytes de même type existeraient également dans le genre *Hydrolithon* (figures de Desikachari et Ganesan, 1966) qui n'est, peut-être, qu'une forme simplifiée de *Neogoniolithon*.

b) Les *Porolithon*.

L'existence de mégacytes persistants chez les *Porolithon* est connue depuis le début du siècle, puisqu'elle fut à l'origine de la création du genre par Foslie (1906, 1909). Ils furent désignés tout d'abord sous le nom de « megacells » et les premiers auteurs (Foslie, 1904) pensaient qu'ils devaient représenter des sporocystes avortés : "They seem to be foundations of sporangia which from some reason or other have not become further developed". L'étude de thalles convenablement fixés de *P. onkodes* et de *P. gardineri*, qui me furent envoyés d'Hawaï par S. Doty, m'a permis (J. Cabioch, 1970) de reconnaître la nature véritable de ces formations. Il semble qu'elles soient de deux sortes et ne se réalisent pas de la même façon dans les thalles sexués et les thalles asexués. Dans les deux cas, l'apparition de ces mégacytes résulte de la transformation de trichocytes plus ou moins apparents.

Dans les thalles sexués, le phénomène rappelle encore celui que l'on observe chez les *Neogoniolithon*. Il est caractérisé par la formation de mégacytes éphémères, dispersés aussi bien dans le périthalle des croûtes basales que dans celui des branches. Dans les régions jeunes, on voit des initiales périthaliennes se transformer tout d'abord en cellules-mères de trichocytes bicellulaires endogènes, mais le poil est généralement réduit ou précocement caduc. Très rapidement, la cellule-poil dégénère et la cellule-support devient une initiale de grande taille, à contenu dense, pourvue d'un gros noyau. Le mégacyte ainsi formé ne subsiste pas et son contenu se divise transversalement pour engendrer, comme chez les *Neogoniolithon*, une file de cellules périthaliennes normales. Il en résulte que les traces de ces mégacytes éphémères ne sont pas toujours visibles dans les tissus âgés des thalles sexués, dont l'anatomie ne correspond plus alors à la définition du

genre telle que la plupart des auteurs l'admettent encore actuellement. Foslie (1898 a) pensait, d'ailleurs, que les thalles sexués du *P. onkodes* devaient appartenir à un genre différent.

Les thalles asexués possèdent des mégacytes persistants de grande taille qui apparaissent, sur les coupes, disposés en rangées horizontales

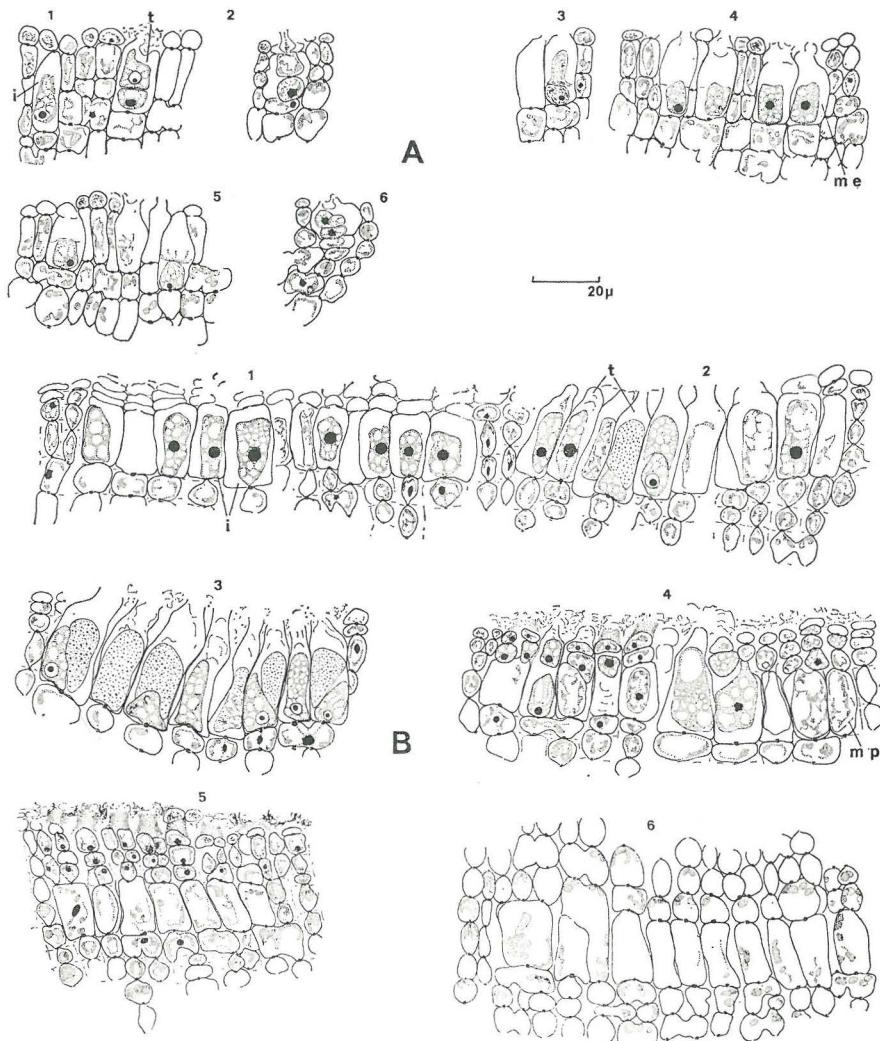


FIG. 15

Trichocytes éphémères et mégacytes persistants des *Porolithon*.

A : *Porolithon gardineri* sexué, mégacytes éphémères.

1 : initiale du trichocyte ; 2 : trichocytes bicellulaires ; 3 : flétrissement du poil ; 4 et 5 : évolution de la cellule-support en cellule-mère de mégacyte ; 6 : cicatrisation d'un mégacyte.

B : *Porolithon onkodes* asexué ; mégacytes persistants.

1 : initiales d'un sore de trichocytes ; 2 : sore de jeunes trichocytes ; 3 : flétrissement précoce des poils courts et formation des mégacytes ; 4 : cicatrisation des mégacytes et formation du nouveau périthalle externe ; 5 : stade plus avancé ; 6 : sore interne de mégacytes dans le périthalle âgé.

i : initiale ; me : mégacyte éphémère ; mp : mégacyte persistant ; t : trichocyte.

caractéristiques et dont la présence fut prise comme critère pour la définition du genre. Ils proviennent de la transformation de trichocytes d'un type particulier, répartis en sores plus ou moins circulaires à la surface du thalle et rappelant, par certains aspects (Fig. 15, B) les sores de sporocystes de certaines Rhodophycées. Les coupes de *P. onkodes*, où ils sont particulièrement bien développés, ont permis de suivre les étapes de leur apparition.

Les initiales périthallienne, toutes situées au même niveau dans le thalle, sont normalement recouvertes vers l'extérieur par une assise de deux à trois couches de cellules épithallienne engendrées par elles. En certains points de la surface du thalle, un groupe de ces initiales cesse de se diviser. Elles s'accroissent tandis que leur noyau augmente de volume. Leur cytoplasme, dense et chargé de fragments de plastes, rappelle un peu celui des cellules-mères de spores avec lesquelles on pourrait les confondre sur les coupes non colorées. Pendant cet accroissement (Fig. 15, B, 2) les cellules épithallienne qui les recouvrent meurent et le tissu épithallien qu'elles formaient se décolle, laissant les initiales périthallienne en position superficielle. L'extrémité de chacune d'elles, que l'on peut qualifier de cellule-mère de trichocyte, s'allonge alors en une sorte de prolongement en forme de poil court. Très rapidement, ce poil rudimentaire s'ouvre à son sommet en un goulot plein de mucilage. Pendant le même temps, le contenu de cette cellule-mère se divise par un cloisonnement oblique. Le trichocyte ainsi formé (Fig. 15, B, 3) offre donc l'aspect d'une urne ouverte à l'extérieur par un col mucilagineux. A son intérieur, la cellule-fille supérieure, qui est peut-être l'équivalent d'une cellule-poil tardive et réduite, peut subir deux évolutions différentes. Dans le cas le plus simple et le moins fréquent, elle peut dégénérer et disparaître. Le plus souvent, elle est la première cellule issue d'une pseudodichotomie et un second cloisonnement oblique de la cellule du trichocyte, perpendiculaire au premier, fait apparaître une seconde cellule-fille. Les deux cellules supérieures ainsi formées (Fig. 15, B, 4) deviennent les initiales de deux nouvelles files périthallienne. Pendant ce temps, la cellule inférieure, qui s'est accrue, remplit presque tout l'intérieur du trichocyte primitif et se transforme en une cellule-mère de mégacyte, encore pourvue d'un gros noyau au début. Elle n'évoluera pas davantage. Son contenu redévient progressivement assimilateur et le volume de son noyau décroît. Les premières divisions s'effectuent à l'intérieur des restes de l'urne initiale et l'on retrouve, quelque temps encore, au-dessus de l'épithalle néoformé, les traces des anciens goulots mucilagineux des trichocytes (Fig. 15, B, 5). C'est ainsi que le sore de trichocytes initial se transforme peu à peu en un sore de mégacytes, qui va s'enfoncer dans le thalle lors de la croissance du périthalle.

Nous assistons donc, dans ce cas, à une simplification et une accélération du processus de formation des trichocytes. Le prolongement membranaire, réduit, apparaît avant la division de la cellule-mère et la formation de la cellule-poil proprement dite. Celle-ci, si elle existe, n'est qu'à peine esquissée et se transforme rapidement en une initiale périthallienne assurant la cicatrisation de l'ensemble. Le développement important du mégacyte se fait donc aux dépens de l'évolution incomplète du trichocyte.

C. - CONCLUSIONS. (Fig. 16).

La genèse des formations pilifères des Rhodophycées paraît ainsi s'effectuer selon des modalités d'une complexité croissante, qui atteint son maximum chez les Corallinacées. Dans tous les cas interviennent des remaniements cytologiques également de plus en plus importants, présentant, dans leur ensemble, une symétrie par rapport à l'apparition du poil. Les phénomènes acquièrent même, à la limite, une certaine irréversibilité et tendent alors à laisser une trace définitive dans l'anatomie des thalles. Relativement simples chez les Rhodophycées non calcifiées, ils s'accompagnent, chez les Corallinacées, de remaniements de la paroi cellulaire dont l'étude détaillée pose des problèmes techniques non encore résolus, tels que la réalisation de coupes fines à partir de matériel calcifié. Les trichocytes et les mégacytes des Corallinacées présentent ainsi la particularité d'une origine endogène qui rappelle, par certains aspects, le mode de formation des organes mâles du *Rissoella verruculosa* (Schotter et Cabioch, 1963 ; Schotter, 1964). Cette remarque doit cependant être formulée avec prudence et bien que, à diverses reprises, certains auteurs aient confondu les étapes de la genèse des formations pilifères des Rhodophycées avec celles des éléments reproducteurs, il est difficile de comparer les deux phénomènes ou de leur supposer une origine ancestrale commune. Ces ressemblances sont probablement le simple fait de convergences morphologiques dues à des phénomènes, assez semblables au début, de dédifférenciation cellulaire, qui s'observent effectivement toujours dans les deux cas.

La présence et la nature des formations pilifères chez les Corallinacées peuvent, dans certains cas, constituer un caractère cytologique complémentaire pour la systématique de cette famille, bien que leur importance me semble cependant beaucoup moins grande que celle des anastomoses latérales. Elles sont bien représentées chez les Mastophorées sensu lato et je les ai observées dans le genre *Mastophora*, où elles n'avaient pas encore été mentionnées. Elles sont généralement absentes chez les Lithothamniées, bien que Adey (1964) ait observé et figuré quelques rares trichocytes bicellulaires chez le *Lithothamnium* (sous-genre *Phymatolithon*) *rugulosum*. Peut-être ne s'agit-il que d'anomalies ou de la réapparition de caractères ancestraux. J'ai observé d'autres anomalies de même ordre chez le *Lithothamnium lenormandii*, où quelquefois les tétrasporocystes ne sont pas groupés dans des conceptacles, mais répartis dans le périthalle à la manière des Archaeolithothamniées. Trichocytes et mégacytes ne sauraient donc constituer à eux seuls un caractère systématique valable. La définition insuffisante du genre *Porolithon*, basée sur ce critère, en est un exemple.

En outre, il semble que la complexité cytologique croissante de ces formations pilifères chez les Corallinacées ait connu une évolution parallèle à celle de la structure des thalles qui sera exposée plus loin. Ainsi, les cas simples (trichocytes persistants) s'observent dans les thalles à structure simple (protonéma des *Amphiroa*) ou résultant d'une évolution simplificatrice (*Fosliella*). Les phénomènes plus complexes (apparition de mégacytes éphémères ou persistants) caracté-

risent les thalles à évolution lente et progressive (*Neogoniolithon*, *Porolithon*).

Enfin, les étapes de la genèse des formations pilifères qui viennent d'être décrites chez les Corallinacées montrent qu'on ne peut leur appliquer le terme d'hétérocyste dont l'usage pourrait prêter à confusion et doit donc être abandonné.

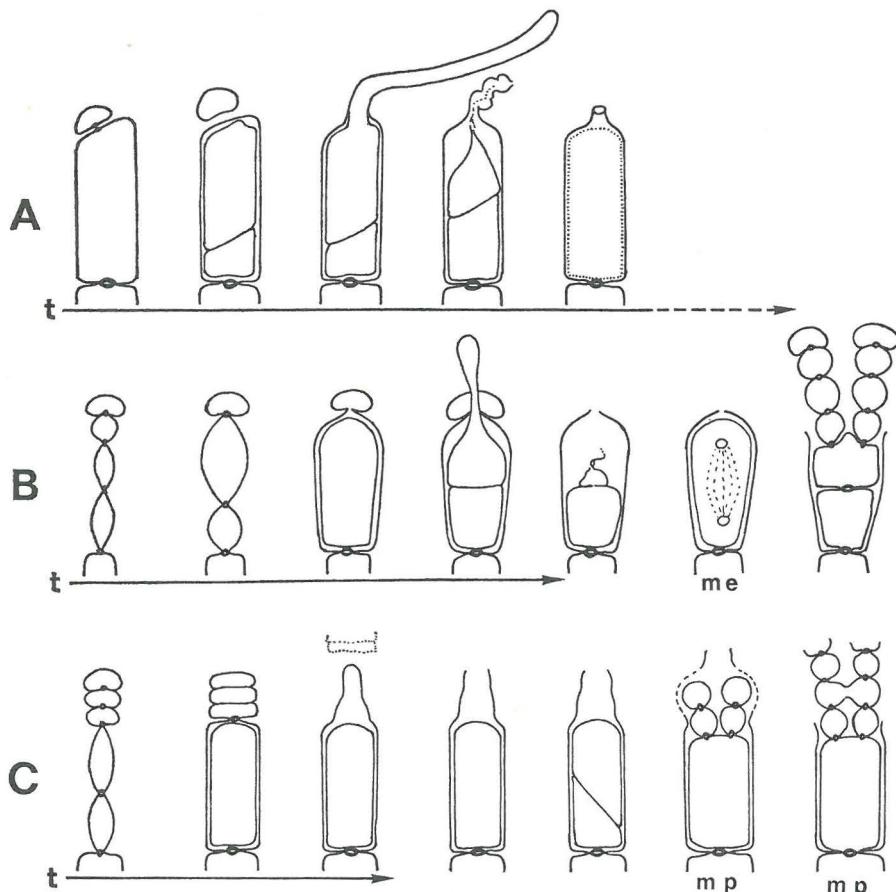


FIG. 16

Schéma récapitulatif des différents modes d'évolution des trichocytes et mégacytes chez les Corallinacées.

A : trichocytes persistants ; B : trichocytes et mégacytes éphémères ; C : trichocytes éphémères et mégacytes persistants.

t : durée du stade trichocyte ; me : mégacyte éphémère ; mp : mégacyte persistant.

Summary

The present work is the first part of a study on the morphogenesis of the Corallinaceae and it deals with the cellular peculiarities proper to that family of Algae.

The main cell-components are described in the first chapter of the paper. After a brief review of our knowledge on the cell-wall calcification phenomenon, the description of some structural transformations, related to the vegetative stage of the Alga, is given. Some features of the vacuolar system are described and also the synthesis of floridean starch, which seems to take place, in some cases, in a peculiar cytoplasmic amylogenetic area (*Pseudolithophyllum expansum*). The occurrence of two kinds of siderophilic inclusions is shown.

In the second chapter, some important cytological phenomena, from the point of view of systematics and phylogeny, are presented. Those are the formation of lateral connexions between neighbouring cells of adjacent filaments and the production, sometimes complicated, of trichocytes and megacells. A comparison is drawn with similar phenomena, observed in other Florideae. The lateral connexions seem to result from the senescence of the tissues; they arise, after dissolution of a cell-wall area, either as direct secondary pit connexions, without any nuclear correlated activity, or through a cell fusion, which involves the fusion of the cytoplasms and even sometimes of the nuclei. The question whether these phenomena are or not parasexual is discussed. As regards the haircells and trichocytes, a comparative example, chosen out of the Corallinaceae, is that of *Dumontia incrassata*: the formation of haircells is the result of a series of cell differentiations and dedifferentiations. In the Corallinaceae, it is accompanied with cell-wall transformations. Two - or three - celled trichocytes originate in perithallial initial cells and keep included in a single calcified cell-wall. Their top cells take the form of celluloso-pectic hairs, without any cell division. A series of stages of increasing complexity is described. In the simplest cases (*Fosliella*), the trichocytes stay, without further modification, all the algal life long. In more complex cases (*Jania*, *Metagoniolithon*), they are ephemeral; after the top hair-cell has disappeared, the underlying cell begins to divide and these divisions restore the normal aspect of the tissues, whereas in the most complex cases (*Neogoniolithon*, *Porolithon*), it takes the form of a big cell, called megacell. The arrangement of those persistent megacells in the tissues is often characteristic.

Zusammenfassung

Diese Arbeit enthält den ersten Teil einer Studie über Thallusentwicklung und spezielle Differenzierungen am Thallus der Corallinaceen.

In einem ersten Kapitel werden die hauptsächlichen Zellbestandteile beschrieben. Einer kurzen Beschreibung der Zellwandverkalkung folgt eine Untersuchung gewisser Strukturänderungen der Wand in Abhängigkeit vom vegetativen Entwicklungszustand der Alge. Einige Zustände des Vakuolensystems werden neben der Bildung der Florideenstärke beschrieben, die in einigen Fällen in einem besonders dafür vergesehenen Cytoplasmaareal abläuft (*Pseudolithophyllum expansum*). Auf das Auftreten siderophiler Einschlüsse wird ebenfalls hingewiesen.

Im zweiten Kapitel werden systematisch und phylogenetisch wichtige cytologische Phänomene, wie das Auftreten von Anastomosen zwischen Nachbarfäden und die manchmal verwinkelte Bildung von Haarzellen und Megazyten behandelt. Ein Vergleich mit analogen Phänomenen bei anderen Florideen wird angeschlossen. Die Bildung von lateralen Anastomosen erscheint mit dem Altern des Gewebes. Sie entstehen durch mehr oder weniger ausgeprägte Resorption eines Teils der Zellwand, entweder durch sekundäre direkte Tüpfelverbindungen ohne Kernbeteiligung oder durch Zytogamie, d.h. einer Verschmelzung der Cytoplasmen und manchmal der Kerne. Die Hypothese einer parasexuellen Wertung dieser Vorgänge wird diskutiert. Die Entstehung von Haarbildungen, die vergleichend bei *Dumontia incrassata* beobachtet wird, zeigt bei den Corallinaceen eine Folge komplexer Differenzierungen und Rückdifferenzierungen. Die Haarbildung ist ausserdem begleitet von Umstrukturierungen der Zellwand. Eine Zelle des Perithalliums transformiert sich zu einer Haarbildung, bestehend aus einem Faden von zwei oder drei Zellen, die von einer Kalkschale umgeben sind. Die äusserste Zelle streckt sich ohne weitere Zellteilung zu einem unverkalkten Haar.

Eine Serie von Stadien zunehmender Komplexität wird dargestellt. Im einfachsten Fall (*Fosliella*) überdauern die Haare während des ganzen Lebens der Alge, in komplizierteren Fällen (*Jania*, *Metagoniolithon*) sind sie kurzlebig. Nach Verschwinden der Haarbildung bleibt eine Narbe der darunter liegenden Zelle zurück. In den höchst entwickelten Fällen (*Neogoniolithon*, *Porolithon*) führt die Vernarbung zur Bildung grosser Zellen, die oft in charakteristischen Linien oder Reihen angeordnet sind. Man bezeichnet sie als *Megacyten*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADEY, W.H., 1964. — The genus *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia*, 24, pp. 377-420.
- ADEY, W.H., 1965. — The genus *Clathromorphum* (Corallinaceae) in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia*, 26, pp. 539-573.
- ADEY, W.H., 1966a. — The genus *Pseudolithophyllum* (Corallinaceae) in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia*, 27, pp. 479-497.

- ADEY, W.H., 1966b. — The genera *Lithothamnium*, *Leptophytum* (nov. gen.) and *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia*, 28, pp. 321-370.
- BAAS-BECKING, A.V. and GALIHER, G., 1931. — Wall structure and mineralization in coralline Algae. *Jour. Phys. Chem.*, 35, pp. 253-274.
- BAILEY, A. and BISALPUTRA, T., 1970. — A preliminary account of the application of thin sectioning, freeze-etching and scanning electron microscopy to the study of coralline Algae. *Phycologia*, 9, pp. 83-101.
- BALAKRISHNAN, M.S., 1947. — The morphology and cytology of *Melobesia farinosa* Lamour. *Jour. Indian Bot. Soc.*, pp. 305-319.
- BAUCH, R., 1937. — Die Entwicklung der Bisporen der Corallinaceen. *Planta*, 26, pp. 365-390.
- BERTHOLD, G., 1882. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 13, pp. 569-717.
- CABIOCH, J., 1966. — Sur le mode de formation du thalle articulé chez quelques Corallinacées. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263, D, pp. 339-342.
- CABIOCH, J., 1968a. — Quelques particularités anatomiques du *Lithophyllum fasciculatum* (Lamarck) Foslie. *Bull. Soc. Bot. France*, 115, pp. 173-186.
- CABIOCH, J., 1968b. — Sur le mode de formation des trichocytes chez le *Neogoniolithon notarisi* (Dufour) Setchell et Mason. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 266, D, pp. 333-336.
- CABIOCH, J., 1969a. — Sur le mode de développement de quelques *Amphiroa* (Rhodophycées, Corallinacées). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 269, D, pp. 2338-2340.
- CABIOCH, J., 1969b. — Sur quelques problèmes de la morphogenèse des Corallinacées. *Bull. Soc. Bot. France*, 115, pp. 110-119.
- CABIOCH, J., 1970a. — L'origine des mégacytes chez les *Porolithon* (Corallinacées, Rhodophycées). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 270, D, pp. 474-476.
- CABIOCH, J., 1970b. — Sur l'importance des phénomènes cytologiques pour la systématique et la phylogénie des Corallinacées (Rhodophycées, Cryptonémiales). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 271, D, pp. 296-299.
- CABIOCH, J., 1970c. — Application des caractères morphogénétiques à la systématique des Corallinacées : le genre *Goniolithon*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 270, D, pp. 1447-1450.
- CABIOCH, J., 1971. — Essai d'une nouvelle classification des Corallinacées actuelles. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272, D, pp. 1616-1619.
- CHADEFAUD, M., 1948. — Anastomoses interfilamenteuses de la Floridée incrustante *Petrocelis cruenta* J.G. Agardh. *Bull. Soc. Bot. France*, 95, pp. 365-367.
- CHADEFAUD, M., 1960. — Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In : Chадefaud et Emberger, Traité de Botanique systématique. Paris, pp. 1-1018.
- CHAVE, K.E., 1954. — Aspects of the biogeochemistry of magnesium. 1. - Calcareous marine organisms. *Jour. Geol.*, 62, pp. 266-283.
- CLARKE, F.W. and WHEELER, W.C., 1922. — The inorganic constituents of marine invertebrates. *Prof. Paper U.S. Geol. Survey*, 24, pp. 1-62.
- DAVIS, B.M., 1898. — Kernteilung in der Tetrasporangiummutterzelle bei *Corallina officinalis* L. var. *mediterranea*. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 16, pp. 266-271.
- DENIZOT, M., 1968. — Les Algues Floridées encroûtantes (à l'exclusion des Corallinacées). *Thèse*, Paris, 310 pp.
- DESIKARACHI, T.V. and GANESAN, E.K., 1966. — Notes on Indian red Algae. IV. *Hydrolithon reinboldii* (Weber van Bosse et Foslie) Foslie and *Hydrolithon ieng-garii* sp. nov. *Phykos*, 5, pp. 83-90.
- FALKENBERG, P., 1901. — Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. *Fauna u. Flora Golf. Neapel*, 26, pp. 1-754.
- FELDMANN, J., 1963. — Les Algues. In : Des Abbayes et al., Botanique. Anatomie - Cycles évolutifs - Systématique. Paris, pp. 83-249.
- FELDMANN, J., 1966. — Les types biologiques d'Algues marines benthiques. *Bull. Soc. Bot. France*, Mémoires : Colloque de Morphologie, pp. 45-60.
- FELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1939. — Structure cytologique et rôle physiologique des organes piliformes des Céramiacées. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 209, pp. 1003-1005.
- FELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1948. — Sur l'existence de synapses secondaires chez une Céramiacée. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, 39, pp. 125-128.
- FELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1958. — Recherches sur quelques Floridées parasites. *Rev. Gén. Bot.*, 65, pp. 49-124.
- FELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1970. — Sur l'ultrastructure des synapses des Algues rouges. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 271, D, pp. 292-295.
- FELDMANN-MAZOYER, G., 1940. — Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. *Alger*, 510 pp.
- FOSLIE, M., 1898a. — List of species of the Lithothamnia. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1898, 3, pp. 1-11.

- FOSLIE, M., 1898b. — Systematical survey of the *Lithothamnia*. *Det Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrifter*, pp. 1-7.
- FOSLIE, M., 1901. — Revised systematical survey of the Melobesiae. *Det Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrifter*, pp. 1-22.
- FOSLIE, M., 1904. — Lithothamnioneae, Melobesiae, Mastophorae. In : Weber-van Bosse and Foslie. The Corallinaceae of the Siboga-Expedition. *Siboga-Exp.*, 61, pp. 10-77.
- FOSLIE, M., 1906. — Algologiske notiser. II. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1906, 2, pp. 1-28.
- FOSLIE, M., 1909. — Algologiske notiser. VI. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1909, 3, pp. 1-63.
- FRITSCH, F.E., 1945. — The structure and reproduction of the Algae. Vol. II. *Cambridge*, 939 pp.
- GANESAN, E.K., 1962. — Notes on Indian Red Algae. II. *Dermatolithon ascripticum* (Foslie) Setchell et Mason. *Phykos*, 1, pp. 108-114.
- GANESAN, E.K., 1963. — Notes on Indian Red Algae. III. *Fosliella minutula* (Foslie) comb. nov., *Phykos*, 2, pp. 38-44.
- GANESAN, E.K., 1965. — Studies on the morphology and reproduction of the articulated Corallines. I. *Phykos*, 4, pp. 43-60.
- GANESAN, E.K., 1967. — Morphological studies on the genus *Arthrocardia* Decaisne emend. Areschoug. *Proc. Seminar on Sea, Salt and Plants*, pp. 159-168.
- GANESAN, E.K., 1968. — Studies on the Morphology and Reproduction of the Articulated Corallines. IV. *Serraticardia* (Yendo) Silva, *Calliarthron Manza* and *Bossiella Silva*. *Bot. Mar.*, 11, pp. 10-30.
- GANESAN, E.K., 1970. — Studies on the Morphology and Reproduction of the Articulated Corallines. II. *Corallina Linnaeus* emend. Lamouroux. *Bol. Inst. Ocean. Univ. Oriente*, 7, pp. 65-97.
- GOREAU, T.F., 1963. — Calcium carbonate deposition by coralline Algae and corals in relation to their roles as reef-builders. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 109, pp. 127-167.
- HAAS, P., HILL, T.G. and KARSTENS, W.K.H., 1935. — The seasonal variation in certain metabolic products of *Corallina squamata* Ellis. *Ann. Bot.*, 49, pp. 609-619.
- HAMEL, G. et LEMOINE, Mme P., 1953. — Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 7^e sér., 1, pp. 15-136.
- HOLLENBERG, G.J. and ABBOTT, I.A., 1965. — New species and new combinations of marine Algae from the region of Monterey, California. *Canad. Jour. Bot.*, 43, pp. 1177-1188.
- HUVÉ, H., 1957. — Sur l'individualité générique du *Tenarea undulosa* Bory 1832 et du *Tenarea tortuosa* (Esper) Lemoine 1911. *Bull. Soc. Bot. France*, 104, pp. 132-140.
- HUVÉ, H., 1962. — Taxonomie, écologie et distribution d'une Mélobésie méditerranéenne : *Lithophyllum papillosum* (Zanardini) comb. nov., non *Lithophyllum (Dermatolithon) papillosum* (Zanard.) Foslie. *Bot. Mar.*, 4, pp. 219-240.
- JOHANSEN, H.W., 1966. — A new member of the Corallinaceae : *Chiharaea bodegensis* gen. et sp. nov. *Phycologia*, 6, pp. 51-61.
- JOHANSEN, H.W., 1968. — Reproduction of the articulated Coralline *Amphiroa ephedraea*. *Journ. Phycology*, 4, pp. 319-328.
- JOHANSEN, H.W., 1969a. — Patterns of genicular development in *Amphiroa* (Corallinaceae). *Journ. of Phycology*, 5, pp. 118-123.
- JOHANSEN, H.W., 1969b. — Morphology and systematics of coralline Algae with special reference to *Calliarthron*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 49, pp. 1-78.
- JOHANSEN, H.W., 1970. — The diagnostic value of reproductive organs in some genera of articulated coralline red algae. *Br. Phycol. J.*, 5, pp. 79-86.
- JOHNSON, J.H., 1963. — The algal genus *Archaelithothamnium* and its fossil representatives. *Jour. Paleont.*, 37, pp. 175-211.
- JOHNSON, J.H. and ADEY, W.H., 1965. — Studies of *Lithophyllum* and related algal genera. *Quaterl. of the Colorado School of Mines*, 60, pp. 1-105.
- KYLIN, H., 1915. — Untersuchungen über die Biochemie der Meeresalgen. *Zeitschr. Physiol. Chemie*, 94.
- KYLIN, H., 1923. — Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Svenska Vet. Akad. Handl.*, 63 pp. 1-139.
- KYLIN, H., 1930. — Über die Entwicklungsgeschichte der Floriden. *Lunds Univ. Arsskr.*, 26, pp. 1-104.
- LEMOINE, Mme P., 1910. — Répartition et mode de vie du maerl (*Lithothamnium calcareum*) aux environs de Concarneau (Finistère). *Ann. Inst. Océan. Monaco*, 1, pp. 1-28.

- LEMOINE, Mme P., 1911. — Structure anatomique des Mélobésiéées. Application à la Classification. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, 2, pp. 1-215.
- MÄGDEFRAU, F., 1933. — Über die Ca und Mg Ablagerung bei den Corallinaceen des Golfes von Neapel. *Flora, N.S.*, 28, pp. 50-56.
- MAGNE, F., 1964. — Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées). *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 461-671.
- MANGENOT, G., 1923. — Sur l'amidon des Floridées. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 176, pp. 183-185.
- MASAKI, T., 1968. — Studies on the Melobesioideae of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 16, pp. 1-80.
- PHILLIPS, R.W., 1925. — On the origin of the cystocarp in the genus *Gracilaria*. *Ann. Bot.*, 39, pp. 787-803.
- POBEGUIN, T., 1954. — Contribution à l'étude des carbonates de calcium. Précipitation du calcaire par les Végétaux. Comparaison avec le monde animal. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11^e sér., 15, pp. 29-109.
- REINKE, J., 1876. — Beiträge zur Kenntnis der Tange. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 10, pp. 317-382.
- REVELLE, R. and FAIRBRIDGE, R., 1957. — Carbonates and carbon dioxide. *Geol. Soc. Amer. Mem.*, 67, 1, pp. 239-295.
- ROSANOFF, S., 1866. — Recherches anatomiques sur les Mélobésiéées. *Mém. Soc. Imp. Sc. Nat. Math. Cherbourg*, 12, pp. 5-112.
- ROSENVINGE, L.K., 1888. — Sur la formation des pores secondaires chez les *Poly-siphonia*. *Bot. Tidskr.*, 17, pp. 10-19.
- ROSENVINGE, L.K., 1911. — Remarks on the hyaline unicellular hairs of the Florideae. *Biol. Arb. Til. Eug. Warming, Kjøbenhavn*, pp. 203-216.
- ROSENVINGE, L.K., 1917. — The marine Algae of Denmark, part II, Rhodophyceae. II. *D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 7, pp. 155-283.
- SCHMITZ, F., 1880. — Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. *Sitzungsber. Niederrhein. Gesellsch. Nat. Heilk. Bonn*.
- SCHOTTER, G., 1964. — Etude des organes mâles de *Rissoella verruculosa* J. Ag. (Floridées). *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 63, n° 1318, pp. 1-31.
- SCHOTTER, G. et CABIOCH, J., 1963. — Sur les organes mâles de *Rissoella verruculosa* (Bertol.) J. Ag. (Floridées). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 256, pp. 1336-1339.
- SEGAWA, S., 1941. — Systematic anatomy of articulated Corallines. III. *Amphiroa aberrans* Yendo. *Jap. Jour. Bot.*, 17, pp. 164-174.
- SJÖSTEDT, L.G., 1926. — Floridean studies. *Lunds Univ. Arsskr.*, 22, pp. 1-94.
- SOLMS-LAUBACH, H., 1881. — Die Corallinenalgen des Golfes vor Neapel und der angrenzenden Meeres- Abschnitte. *Fauna u. Flora Golf. Neapel*, 4, pp. 1-64.
- STOSCH, H.A. von, 1969. — Observations on *Corallina*, *Jania* and other Red Algae in Culture. Proc. of the 6th international seaweed Symposium (Santiago de Compostella 9-13 sept. 1968). Madrid ed., pp. 389-399.
- STRAUSS, R., 1962. — Contribution à l'étude des constituants calciques des Végétaux. *Thèse, Nancy*, 142 pp.
- SUNESON, S., 1937. — Studien über die Entwicklungsgeschichte der Corallinaceen. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F., 33, pp. 1-102.
- SUNESON, S., 1943. — The structure, life-history and taxonomy of the Swedish Corallinaceae. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F., 39, pp. 1-66.
- SUNESON, S., 1945. — On the anatomy, cytology and reproduction of *Mastophora*. *Kgl. Fysiogr. Säls. Lund Förhandl.*, 15, pp. 251-264.
- SUNESON, S., 1950. — The cytology of the bisporic formation in two species of *Lithophyllum* (*L. littorale* and *L. corallinae*) and the significance of the bisporic of the Corallinaceae. *Bot. Not.*, 1950, pp. 429-450.
- THURET, G. et BORNET, E., 1878. — Etudes phycologiques. *Paris*, 105 pp.
- TURVEY, J.R. and SIMPSON, P.R., 1966. — Polysaccharides from *Corallina officinalis*. Proc. 5th Internat. Seaweed Symp. (Halifax 1965), pp. 323-327.
- WALTER-LÉVY, L. et STRAUSS, R., 1960a. — Recherches sur les constituants minéraux des Algues calcaires. *Coll. Internat. C.N.R.S.*, 103, pp. 39-50.
- WALTER-LÉVY, L. et STRAUSS, R., 1960b. — Sur la teneur en Magnésium de quelques Corallinées. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 250, pp. 4055-4057.
- WEBER-VAN BOSSE, A., 1904. — Corallineae verae of the Malay Archipelago. In : Weber-van Bosse and Foslie, The Corallinaceae of the Siboga-Expedition. *Siboga-Exp.*, 61, pp. 78-110.
- WESTBROOK, M.A., 1935. — Observations on nuclear structure in the Florideae. *Beih. Bot. Centralbl.*, 53, pp. 564-585.
- YAMANOUCHI, S., 1921. — The life-history of *Corallina officinalis* var. *mediterranea*. *Bot. Gaz.*, 72, pp. 90-96.
- YENDO, K., 1904. — A study of the genicula of Corallinae. *Jour. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo*, 20, pp. 1-44.

INDEX DES GENRES ET DES ESPÈCES CITÉS

- Ahnfeltia* Fries
Amphiroa Lamouroux
Amphiroa aberrans Yendo
Amphiroa rigida Lamouroux
Amphiroa verruculosa Kützing
Archaeolithothamnium Rothpletz
Archaeolithothamnium erythraeum (Rothpletz) Foslie
Bossiella Silva
Calliarthron Manza
Calliblepharis Kützing
Choreonema Schmitz
Choreonema thuretii (Bornet) Schmitz
Corallina Linné
Corallina mediterranea Areschoug
Corallina officinalis Linné
Corallina squamata Ellis
Cottoniella Börgesen
Cottoniella fusiformis Börgesen
Cruoriopsis Dufour
Cruoriopsis danica Rosenvinge
Cruoriopsis gracilis (Kuckuck) Batters
Cystoclonium Kützing
Cystoclonium purpureum (Hudson) Batters
Dermatolithon Foslie
Dermatolithon corallinae (Crouan) Foslie
Dermatolithon cystoseirae (Hauck) H. Huvé
Dermatolithon litorale Suneson
Dermatolithon pustulatum (Lamouroux) Foslie
Dumontia Lamouroux
Dumontia incrassata (Müller) Lamouroux
Epilithon Heydrich
Epilithon van heurcki Heydrich
Fosliella Howe
Fosliella farinosa (Lamouroux) Howe
Fosliella limitata (Foslie) Ganesan
Fosliella minutula (Foslie) Ganesan
Gigartina Stackhouse
Gigartina pistillata (Gmelin) Stackhouse
Gigartina stellata (Stackhouse) Batters
Goniolithon Foslie 1898b non Foslie 1901, Cabioch 1970c emend.
Gracilaria Greville
Gracilaria compressa (C. Agardh) Greville
Gracilaria verrucosa (Hudson) Papenfuss
Hydrolithon (Foslie) Foslie
Hydrolithon iyengarii Desikachary et Ganesan
Hydrolithon reinboldii (Weber van Bosse) Foslie
Janczewskia Solms-Laubach
Janczewskia verruciformis Solms-Laubach
Jania Lamouroux
Jania iyengarii Ganesan
Jania rubens (Linné) Lamouroux
Laurencia Lamouroux
Laurencia obtusa (Hudson) Lamouroux
Lithophyllum Philippi
Lithophyllum absimile Foslie et Howe
Lithophyllum fasciculatum (Lamarck) Foslie
Lithophyllum incrustans Philippi
Lithophyllum insidiosum Solms-Laubach
Lithothamnium Philippi
Lithothamnium bornetii Foslie
Lithothamnium laevigatum Foslie
Lithothamnium lenormandii (Areschoug) Foslie
Lithothamnium sonderi Hauck
Lithothrix Gray
Mastophora Decaisne
Mastophora lamourouxii Decaisne
Melobesia Lamouroux
Melobesia farinosa Lamouroux = *Fosliella farinosa* (Lamouroux)
Melobesia van heurcki (Heydrich) nov. comb. = *Epilithon van heurcki* Heydrich
Mesophyllum Lemoine
Mesophyllum lichenoides (Ellis) Lemoine
Metagoniolithon Weber van Bosse
Metagoniolithon charoides (Lamouroux) Weber van Bosse
Neogoniolithon Setchell et Mason
Neogoniolithon notarisi (Dufour) Hamel et Lemoine
Petrocelis J. Agardh
Petrocelis cruenta J. Agardh
Peyssonnelia Decaisne
Peyssonnelia atropurpurea Crouan
Peyssonnelia squamaria (Gmelin) Decaisne
Phymatolithon Foslie
Phymatolithon rugulosum Adey
Polyides Agardh
Porolithon Foslie
Porolithon gardineri Foslie
Porolithon onkodes (Heydrich) Foslie
Pseudolithophyllum Lemoine
Pseudolithophyllum expansum (Philippi) Lemoine
Rhodochorton Nägeli
Rhodochorton penicilliforme (Kjellmann) Rosenvinge
Rhodophysema Batters
Rhodophysema elegans (Crouan) Dixon
Rhodophysema georgii Batters
Rhodophysema minus Hollenberg et Abbott
Rhodymenia Greville
Rhodymenia palmata (Linné) J. Agardh
Rissoella J. Agardh
Rissoella verruculosa (Berthod) J. Agardh
Schmitziella Bornet et Batters
Tenarea Bory