

VARIATIONS MORPHOLOGIQUES
DE *PYROCYSTIS FUSIFORMIS* MURRAY 1876
ET *PYROCYSTIS ELEGANS* PAVILLARD 1931

par

Françoise Bouquahéux

Laboratoire de Protistologie marine, Faculté des Sciences de Nice
et Station zoologique de Villefranche-sur-Mer

Résumé

Pyrocystis fusiformis Murray 1876 (= *P. lanceolata* Schröder 1900) et *P. elegans* Pavillard 1931 sont deux Périnidiens appartenant à la famille des Dinococcidae Pascher, le premier étant en forme de fuseau et le second en croissant à courbure très marquée. A l'intérieur de leur coque, de nature cellulosa, ils se transforment en une ou deux formes gymnodiniennes qui, libérées de leurs enveloppes, nagent quelque temps puis évoluent chacune en un individu identique à celui dont elles sont issues ou de taille et de forme différentes. C'est ainsi que l'incurvation de *P. elegans* peut être beaucoup moins marquée, cela semblant d'ailleurs irréversible. Ces nouvelles cellules vont se comporter de la même façon que les premières et nous observons une succession de kystes et de stades flagellés libres, la fréquence de ces derniers étant de deux à trois jours. Des mesures des différents stades sont données.

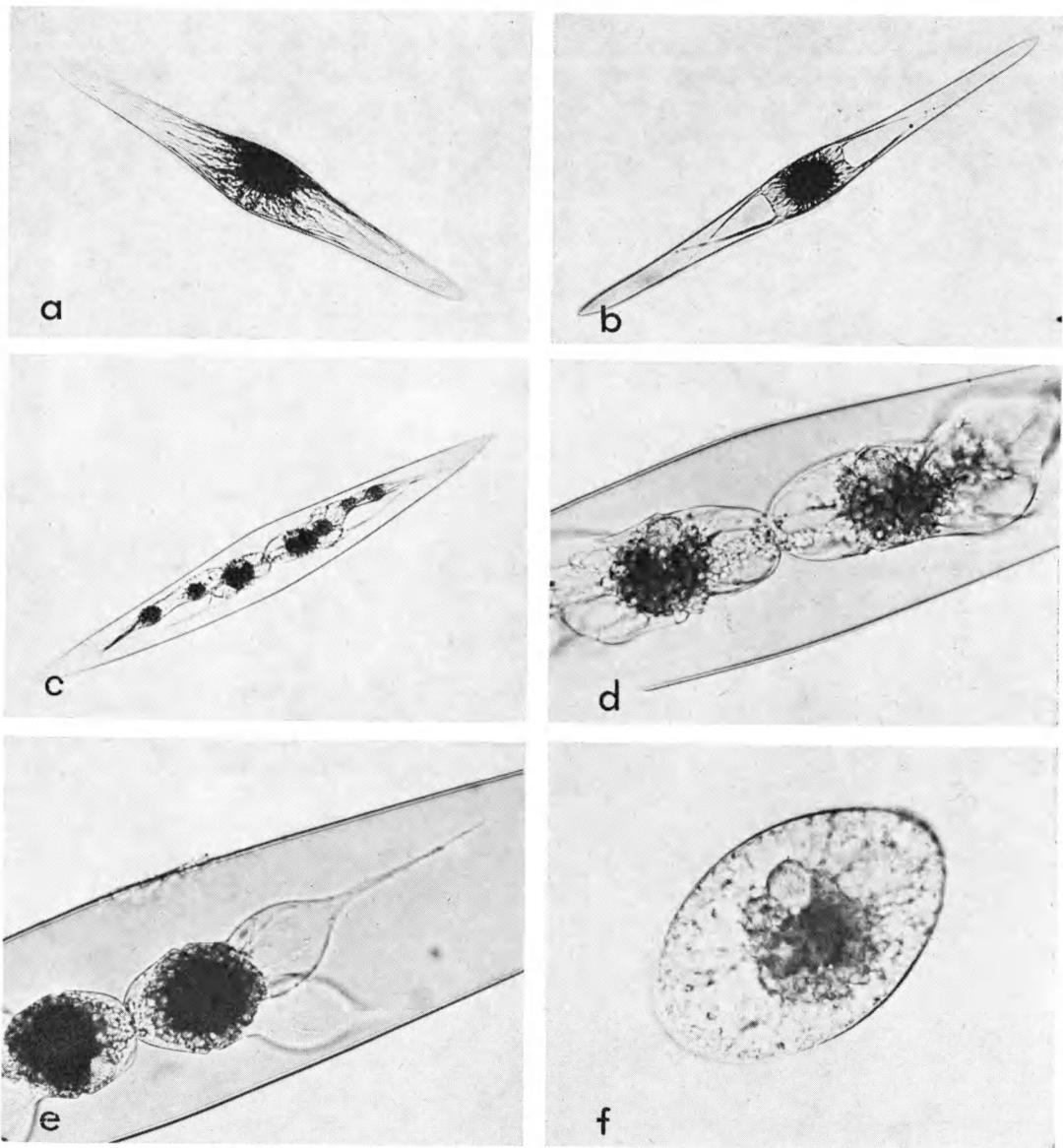
De très nombreuses espèces ont été décrites dans le genre *Pyrocystis* Murray (1876), Périnidien appartenant à la famille des Dinococcidae Pascher (1931). Ce groupe est, rappelons-le, caractérisé par des cellules, isolées ou unies de manières diverses, qui se divisent sous la membrane du trophozoïte ou se transforment en dinospores gymnodiniennes qui s'immobilisent très vite après leur sortie. Les critères utilisés par les différents auteurs pour distinguer certaines de ces espèces ne nous paraissent pas assez tranchés, d'autant moins que le cycle évolutif de la plupart d'entre elles était jusqu'ici totalement inconnu. C'est ainsi que les dimensions et la forme en croissant plus ou moins prononcée de l'enveloppe kystique ont été utilisées comme critères de distinction spécifique (*P. elegans* Pavillard 1931, *P. gerbaulti* Pavillard 1935, *P. robusta* Kofoid 1907). Or, les kystes de *P. elegans* maintenus en élevage présentent une variabilité assez considérable qui remet en question ces critères. In vitro, ces kystes deviennent de moins en moins incurvés et ont tendance à diminuer de taille. Aussi n'est-il pas interdit de penser que plusieurs espèces ainsi définies peuvent, en réalité, n'en faire qu'une, chacune ne représentant alors qu'une partie du cycle biologique d'une seule et même forme. C'est ce que Blackmann (1902) suggérait déjà pour deux espèces dont la forme rappelle celle d'un fuseau : *P. fusiformis* Murray (1876) et

P. lanceolata Schröder (1900), affirmant qu'il n'existe pas de raison suffisante pour les séparer. Le critère utilisé était, en effet, la taille mise à part, la forme plus ou moins élancée du fuseau et celle de ses pointes. A la suite de nos observations sur ces espèces nous sommes arrivés à la même conclusion que cet auteur. Pour cela, elles ont été élevées séparément au laboratoire et nous avons mesuré leurs variations de taille au cours du cycle biologique, ainsi que les variations morphologiques auxquelles elles étaient soumises.

1) PYROCYSTIS FUSIFORMIS

P. fusiformis (Planche I), considéré par Murray, pendant un certain temps, comme une Diatomée, doit son nom à sa forme caractéristique. Ses extrémités sont plus ou moins arrondies. La longueur de ce Pérnidien est très variable et peut osciller entre 150 et 1500 μ , la dimension la plus commune étant 250-350 μ . La plus grande largeur, c'est-à-dire celle de la partie centrale du fuseau, est, le plus souvent, de 50 μ mais peut varier entre 25 et 120 μ . Le contenu cellulaire, coloré en jaune-brun par de nombreux plastes plus ou moins allongés, est beaucoup plus dense vers le centre de la cellule. C'est à ce niveau que se situe le noyau de 15 à 20 μ , entouré et masqué en partie par de nombreuses inclusions. De cette région centrale, s'irradient des tractus cytoplasmiques plus ou moins développés et anastomosés, pouvant ou non atteindre les extrémités du fuseau. Ce cytoplasme est parfois réparti en plusieurs amas irréguliers qui finissent d'ailleurs par confluer dans la zone périnucléaire, lors de la formation des individus flagellés. Le cytoplasme se retire peu à peu des extrémités du fuseau et se décolle de la paroi, déterminant, au bout d'un certain temps, de chaque côté de la masse centrale, la formation de deux expansions figurant de longues cornes (Planche I, b, c). Celles-ci finissent par se décrocher et la cellule, libre à l'intérieur de la paroi kystique primitive, se transforme en une ou deux formes flagellées typiquement gymnodiniennes. Ces deux prolongements cytoplasmiques, qui peuvent s'effiler progressivement ou très brusquement, disparaissent en dernier lieu, souvent même après l'apparition des flagelles. Il semble bien qu'ils jouent le rôle de suspenseur pour le ou les cellules en cours de différenciation.

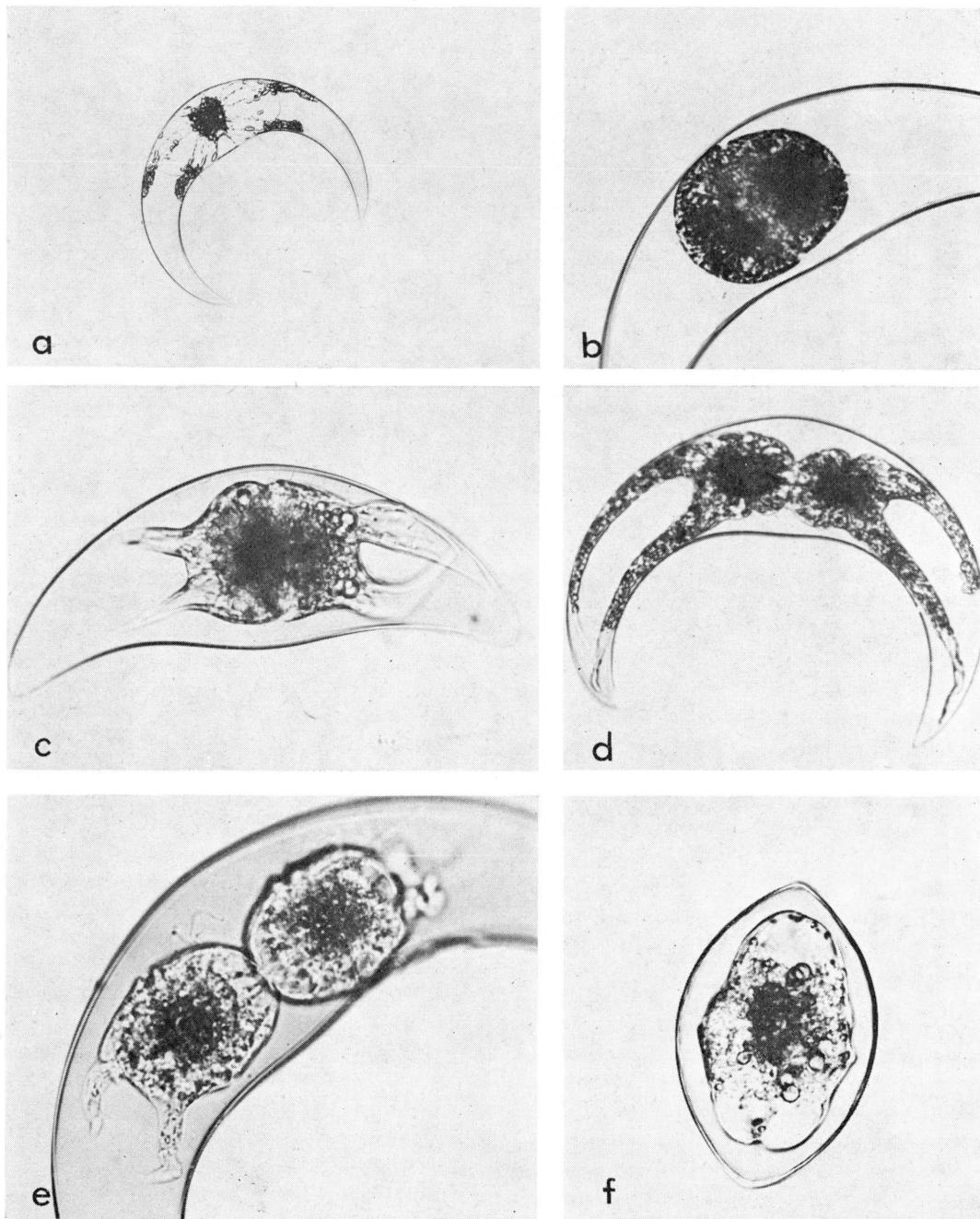
L'unique ou les deux individus flagellés formés sont, la taille mise à part, peu différents les uns des autres (90 μ de long pour 45 μ de large dans le premier cas, 35 μ pour 25 μ dans le second cas). Légèrement aplatis dorso-ventralement, ils possèdent un hyposome et un épisome sensiblement identiques, une ceinture bien marquée, le sillon longitudinal étant beaucoup moins net. Le noyau, d'une dizaine de μ environ, est équatorial. Le cytoplasme, jaunâtre comme dans l'individu initial, se concentre souvent dans la zone périnucléaire. Jusqu'à présent, le devenir de ces cellules flagellées était inconnu, elles-mêmes n'étaient signalées que dans les kystes de taille inférieure à 600 μ . Une fois libérées, elles nagent quelque temps puis perdent rapidement leurs flagelles, ceinture et sillon s'estompant. Elles s'arrondissent quelque peu (Planche I, f) puis s'allongent pour redonner 30 à 40 mi-



FRANÇOISE BOUQUAHEUX

PLANCHE I
Pyrocystis fusiformis

a : individu dont le cytoplasme atteint les extrémités du fuseau ; b : évolution vers un stade flagellé, les deux cornes cytoplasmiques sont déjà très réduites ; c : formation de deux stades flagellés. Le cytoplasme et les inclusions sont concentrés à différents niveaux du fuseau ; d : détail de c montrant les noyaux ; e : formation de deux gymnodiniens ; f : individu libre, commençant à s'allonger, après perte de ses flagelles, pour donner une forme en fuseau.



FRANÇOISE BOUQUAHEUX

PLANCHE II
Pyrocystis elegans

a : kyste en croissant à courbure très marquée A : individu flagellé en formation (cornes cytoplasmiques); b : forme gymnodinienne avant sa sortie du kyste ; c : kyste peu incurvé B : formation d'un stade flagellé ; d et e : formation de deux gymnodiniens dans un individu très arqué ; f : forme aberrante obtenue à partir de l'un des deux individus flagellés issus d'un *P. elegans* très incurvé.

nutes plus tard un nouvel individu en fuseau de taille très variable (Fig. 1) dans le cas d'un seul élément flagellé, de taille légèrement inférieure, s'il y en a deux. La forme de ces nouvelles cellules peut être légèrement différente de celle des individus dont elles sont issues. Elles vont se comporter de la même façon que ces dernières et il se produit ainsi une nouvelle génération de gymnodiniens tous les deux ou trois jours environ. Le processus se répète ainsi indéfiniment ; c'est, du moins, ce que nous avons constaté dans nos élevages, conservés plusieurs mois. Il semble, sans que nous puissions l'affirmer, correspondre à une fin de sporogénèse.

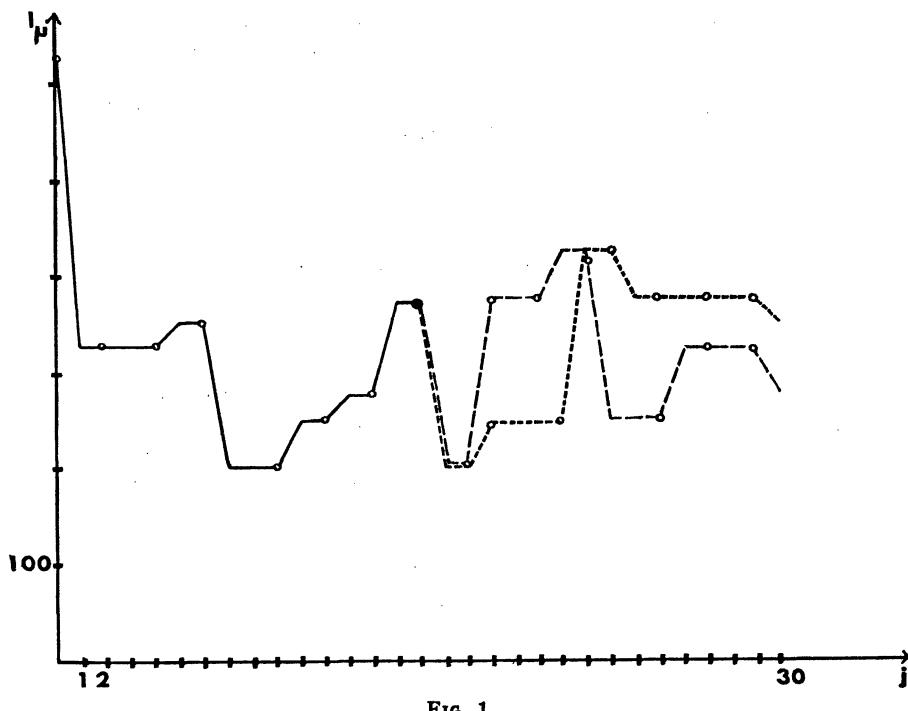


FIG. 1

Variation de la longueur de *P. fusiformis* en fonction du temps
(la longueur étant exprimée en μ et le temps en jours)

- formation de deux individus flagellés
- formation d'un individu flagellé

On considérait jusqu'à présent qu'il existait deux sortes de cellules au sein de cette espèce (Schiller 1931) : celles de taille inférieure à 600μ , donnant naissance à un ou deux individus flagellés et celles de taille supérieure, atteignant parfois 1400μ , chez lesquelles ces formes flagellées étaient inconnues. D'après nos observations, quelle que soit leur taille, ces cellules se comportent de la même façon.

Nous n'avons pu déterminer jusqu'à présent ce qui provoquait la formation d'un ou de deux individus flagellés. Nos élevages sont, en effet, effectués dans des conditions identiques. Le phénomène est indépendant de la taille des cellules. De plus, le temps séparant deux stades à deux gymnodiniens est variable.

2) PYROCYSTIS LANCEOLATA

P. lanceolata est plus élancé que *P. fusiformis* et ses extrémités se terminent plus brusquement en pointes. L'aspect du cytoplasme est identique à celui de *P. fusiformis*. Selon Schröder, *P. lanceolata* a une longueur de 300 μ , mais nous avons observé certains individus de 1400 μ . En élevage, cette espèce se comporte de la même façon que *P. fusiformis* et, après quelques stades flagellés suivis d'enkystement, la forme de son fuseau devient identique à celle de ce dernier Protiste. Il semble donc ne pas y avoir de raison valable pour les séparer et nous les réunirons sous le nom de *P. fusiformis*, espèce qui doit être conservée, étant donnée son antériorité.

3) PYROCYSTIS ELEGANS

Les kystes de *P. elegans* présentent une variabilité encore plus considérable que ceux de *P. fusiformis*. A partir de cellules en croissant à courbure très marquée A (Planche II, a ; Fig. 2, A), seules décrites jusqu'à présent, s'obtiennent en culture des kystes beaucoup moins incurvés B (Planche II, c ; Fig. 2, B ; 3). Ces derniers se rencontrent également dans les péches planctoniques à Villefranche-sur-Mer et présentent une similitude de forme avec *P. gerbaulti* Pavillard 1935. Les critères de détermination de *P. elegans*, définis par ce même auteur, ne reposent que sur la valeur du plus grand diamètre du contour extérieur de la cellule (variant entre 200 et 300 μ) et sur celle de la section transversale dans la partie médiane (60-80 μ environ). Schiller (1931-1937) prend également en considération la mesure du côté convexe du croissant (620 μ) qu'il désigne sous le nom de contour extérieur. Nous avons repris différentes mesures consignées dans le tableau 1 et la figure 2, en désignant par *a* la section transversale dans la partie médiane du croissant, *b* le plus grand diamètre du croissant, *c* la flèche de l'arc interne, *d* la distance entre

TABLEAU 1
Mesures des différentes formes prises par *P. elegans*
au cours de son cycle biologique.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
A	60-90 μ	230-300 μ	110-170 μ	130-200 μ	550-700 μ
B	40-70 μ	160-190 μ	20-70 μ	140-250 μ	230-350 μ
C	70-80 μ	280-300 μ	100-120 μ	275-290 μ	550-580 μ
D	45-50 μ	200-220 μ	100-110 μ	150-170 μ	450-460 μ
E	60-70 μ	220-230 μ			290 μ
F	35-40 μ	65-80 μ			

les pointes du croissant et *e* l'arc le plus externe, appelé par Schiller le contour extérieur.

A l'intérieur de la coque, de nature cellulosique (Swift-Remsen 1970), le cytoplasme présente le même aspect que celui de *P. fusiformis*. Coloré en jaune d'or ou jaune brun par de nombreux plastes, il s'accumule principalement dans la zone la plus renflée du croissant où il masque en partie le noyau. Celui-ci, d'une quinzaine de μ environ, possède 15 à 20 chromosomes (écrasements au carmin acéto-sucré). Par le processus de rétraction (Planche II a, d, e), que nous avons décrit précédemment chez *P. fusiformis*, se forment un (80 à 90 μ de long pour 50 à 60 μ de large) ou deux individus flagellés (50 μ pour

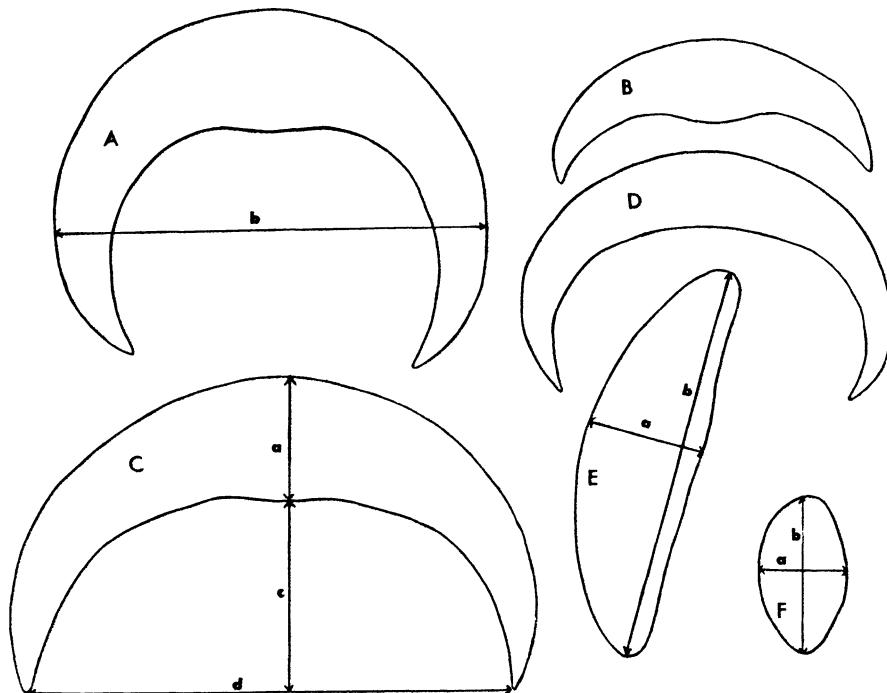


FIG. 2
Schéma des différentes formes prises par *P. elegans*.

40 μ), typiquement gymnodiniens. L'épisome et l'hyposome arrondis sont sensiblement de même taille ; la ceinture, nettement marquée, est ouverte, ses deux extrémités légèrement décalées l'une par rapport à l'autre. Le noyau, d'une quinzaine de μ de diamètre, est situé dans la zone équatoriale. Le cytoplasme est plus dense que dans le kyste mais présente la même couleur jaune-brun. Dans l'un et l'autre cas, ces individus flagellés se libèrent de leur enveloppe, nagent quelques minutes puis perdent rapidement leurs flagelles, ceinture et sillon s'estompant. Ils s'allongent ensuite peu à peu, se courbent, pour donner au bout d'une dizaine de minutes une nouvelle cellule en croissant.

Dans le premier cas (un seul individu flagellé), deux possibilités peuvent se présenter : 1) le nouvel individu est identique à celui

que nous avons décrit précédemment, c'est-à-dire très arqué A ; 2) il est plus petit et peu incurvé B (Planche II, c ; Fig. 2 et 3 ; tableau 1). Dans le deuxième cas (deux individus flagellés) ne s'observent que des croissants à courbure peu marquée B. Puis, quelles que soient la taille et la courbure de la cellule, son contenu cytoplasmique évolue, toujours suivant le même procédé, en une forme gymnodinienne. Il y a ainsi une succession de kystes en croissant et de stades flagellés libres, la fréquence de ces derniers étant de deux à trois jours comme chez *P. fusiformis*. Comme les cellules très arquées, celles à courbure peu marquée peuvent parfois donner deux individus flagellés qui se comportent comme les précédents. Il faut remarquer que la tendance des kystes à devenir beaucoup moins incurvés semble irréversible. En effet, nous n'avons jamais observé de formes à courbure très marquée, issues de cellules faiblement arquées. Comme chez *P. fusiformis*, nous n'avons pu déterminer ce qui provoquait la formation d'un ou deux individus flagellés.

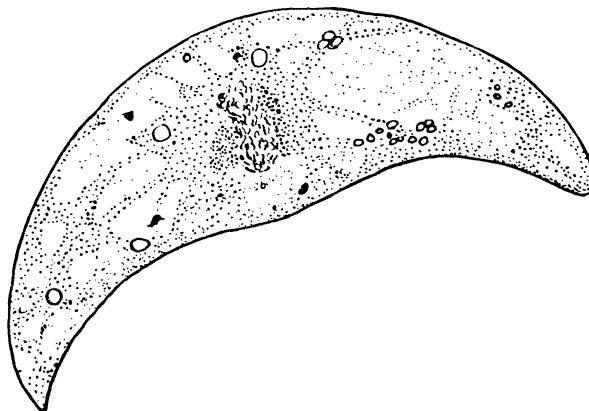


FIG. 3
P. elegans forme B.

Des formes que nous considérons comme accidentnelles ont également été obtenues dans nos élevages. C'est ainsi que certaines cellules E (Fig. 2, E ; tableau 1) ne présentent pratiquement plus de courbure, ce qui pourrait parfois les faire confondre avec *P. fusiformis*. D'autres sont ovoïdes F (Fig. 2, F ; tableau 1). Il n'est pas rare d'ailleurs d'observer tous les intermédiaires entre les cellules en forme de croissant très arqué et celles à courbure moins accusée.

Conclusion

La variabilité morphologique chez toutes ces espèces est importante et c'est ce qui explique, au sein du groupe des *Pyrocystis*, la création d'un grand nombre d'espèces dont nous espérons pouvoir entreprendre une révision systématique. Remarquons, par exemple, que *P. gerbaulti* Pavillard 1935 ainsi que *P. robusta* Kofoid 1907, présentent de grandes similitudes avec *P. elegans*. Cependant, dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne les réunirons pas. En effet, si nous nous

référons à la première description de *P. robusta* par Kofoid, les pointes du croissant de cette espèce sont très rapprochées et peuvent même chevaucher, ce que nous n'avons jamais observé, jusqu'à présent, chez *P. elegans*. Seule, une étude approfondie des cycles biologiques avec des mesures très précises des diverses formes prises par ces Protistes, permettra de définir avec exactitude les espèces existantes.

Summary

Pyrocystis fusiformis Murray 1876 (equivalent to *P. lanceolata* Schröder 1900) and *P. elegans* Pavillard 1931 are two Dinoflagellates belonging to the family Dinococcidae Pascher. The first species is shaped like a spindle and the second is shaped like a highly curved crescent. Inside their cellulose envelopes, they both may develop one or two *Gymnodinium*-like swimmers. These become free-swimming and then the individuals develop into nonmotile cysts either similar or somewhat different from those cysts from which they originated. For example, the new *P. elegans* cysts may have less curvature than their parent cysts (this change seems to be irreversible). The new nonmotile cysts behave like the preceding generation and there is a succession of cysts and flagellated free-swimming stages. The time needed to complete each cycle is two or three days. Sizes of different stages are given in this paper.

Zusammenfassung

Pyrocystis fusiformis Murray 1876 (= *P. lanceolata* Schröder 1900) et *P. elegans* Pavillard 1931 sind zwei Peridineen, die zur Familie der Dinococcidae Pascher gehören. Erstere Art hat eine spindelförmige Gestalt, Letztere hat eine ausgesprogte Krümmung in ihrer Mitte. Im Innern ihrer aus Cellulose bestehenden Gehäuse verändern sie sich zu einer oder zwei *Gymnodinium*-Formen, welche nach Befreiung ihrer Hüllen einige Zeit lang frei schwimmen um sich dann zu ähnlichen Individuen zu entwickeln aus denen sie hervorgegangen oder zu solchen von verschiedener Größe und Form. Daher kann die Wölbung bei *P. elegans* viel weniger in Erscheinung treten, was scheinbar keine Rückbildung erfährt. Diese neuen Zellen verhalten sich genau wie die älteren. Haben wir aufeinander folgende Cysten und freie Geisselstadien. Die Frequenz dieser Letzteren beträgt 2 bis 3 Tage. Die Masse der verschiedenen Stadien werden gegeben.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- APSTEIN, C., 1909. — Die Pyrocysten der Plankton Expedition. *Ergeb. Plankton Exp. Humboldt - Stift 4*, Mc, pp. 1-27.
- BALLANTINE, D., 1961. — *Gymnodinium chukwanii* n. sp. and other marine Dinoflagellates collected in vicinity of Zanzibar. *J. Protozool.* 8 (2), pp. 217-228.
- BLACKMANN, V.H., 1902. — Observations on the Pyrocystaceae. *New Phytol.* I, pp. 178-188.
- KLEBS, G., 1912. — Ueber Flagellaten und Algenähnliche Peridineen. *Verh. natur. med. Ver. Heidelberg*, 11, pp. 367-451.
- KOFOID, CH.A., 1907. — New species of Dinoflagellates. *Bull Mus. Comp. Zool. Harv.* 50 (6), pp. 161-207.
- KOFOID, CH.A. and SWEZY, O., 1921. — The free living unarmored Dinoflagellate. *Mem. Univ. Calif.* 5, pp. 1-562.
- MATZENAUER, L., 1933. — Die Dinoflagellaten des indischen Oceans. *Bot. Arch.* 35, pp. 457-510.
- MURRAY, J., 1876. — Preliminary reports to Professor Wyville Thomson F.R.S., director of the scientific staff on work done on board «the Challenger». *Proc. R. Soc. London*, 24, pp. 471-593.
- PAVILLARD, J., 1931. — Phytoplankton (Diatomées, Péridiniens) provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert Ier de Monaco. *Res. Camp. scient. Prince Albert Ier*, 82, pp. 1-20.

- PAVILLARD, J., 1935. — Péridiniens et Diatomées pélagiques recueillis par Alain Gerbault entre les îles Marquises et les îles Galapagos. *Bull. Inst. océan. Monaco*, 669, pp. 1-8.
- SCHILLER, J., 1933-37. — Dinoflagellatae (Peridiniae) in monographischer Behandlung (I et II). *Kabenhorsts Kryptogamen Flora Leipzig*, I (1933) : 10 (3), teil 1, pp. 1-617. II (1937) : 10 (3), teil 2, pp. 1-589.
- SCHRÖDER, B., 1900. — Phytoplankton des Golfes von Neapel. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, 14, pp. 1-18.
- SCHÜTT, F., 1895. — Die Peridineen der Plankton Expedition. *Ergebn Plankton Exp. Humbolt Stiftung*, 4 M. a.A., pp. 1-170.
- SOURNIA, A., 1967. — Contribution à la connaissance des Péridiniens microplanctoniques du canal de Mozambique. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 39, 2, pp. 417-438.
- SWIFT, E. and REMSEN, ch., 1970. — The cell wall of *Pyrocystis* sp. (Dinococcales). *J. Phycol.*, 6, 1, pp. 79-86.
- WOOD, E.F., 1954. — Dinoflagellate in the australian region. *Austr. J. Mar. Fresh-water Res.*, 5, 2, pp. 171-351.