

LE RHODOCHAETE PARVULA THURET (BANGIOIDÉE) ET SA REPRODUCTION SEXUÉE

par

Francis Magne

Station Biologique de Roscoff

Résumé

Chez le *Rhodochaete parvula* Thuret (Rhodophycée, Bangioidée), l'auteur décrit les organes sexués encore inconnus, la fécondation, le développement du zygote qui aboutit à la formation d'une seule carpospore. L'étude caryologique montre que la méiose n'a pas lieu avant la formation de celle-ci, qui est donc diploïde ; les conséquences théoriques de ce résultat sont examinées.

La connaissance de la reproduction sexuée du *Rhodochaete* permet de préciser la position systématique encore douteuse de cette algue, et de tenter, par analogie, une interprétation des organes reproducteurs connus des genres *Compsopogon* et *Kytliniella*.

Le *Rhodochaete parvula* (1) a été décrit par Thuret (in Bornet, 1892) et ne semble avoir été revu depuis qu'une seule fois par Schmitz (1897).

Au cours d'un séjour en juin 1960 à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer, j'ai pu récolter cette espèce rarissime en quantité suffisante pour pouvoir l'observer *in vivo* et fixer du matériel destiné à une étude caryologique qui a été effectuée au retour à Roscoff.

Je suis heureux de trouver ici l'occasion de remercier : M. le Docteur G. Tregouboff, Directeur, et M. le Professeur P. Bougis, Sous-Directeur, ainsi que tout le personnel de la Station Zoologique pour l'accueil dont j'ai bénéficié et pour l'aide qu'ils m'ont apportée au cours de ce séjour ; M. le Professeur G. Teissier, grâce à qui ce séjour a pu avoir lieu, et qui a offert l'hospitalité à ce mémoire dans les « Cahiers de Biologie marine » ; M. le Professeur J. Feldmann, pour ses précieux conseils et son amabilité à mettre à ma disposition sa bibliothèque et ses collections.

(1) Certains écrivent *Rhodochaete pulchella* Thuret, mais ce binome doit disparaître. Il semble en effet dû à un lapsus de Bornet qui écrit (1892, p. 261) : « G. Thuret a donné à cette curieuse algue... le nom de *Rhodochaete pulchella*, et je l'ai distribuée sous ce nom à mes correspondants. » Or, les échantillons authentiques portent en réalité, de la main même de Bornet, l'indication : *Rhodochaete parvula* Thuret. En outre, dans les « Algues de Schousboe », la légende des planches illustrées ne fait mention que du *Rh. parvula*.

ÉTUDE "IN VIVO "

Le *Rhodochaete parvula* Thuret a été retrouvé à Villefranche, épiphyte sur l'*Acrosymphyton purpuriferum* (J. Ag.) Sjöstedt, comme il l'avait été par Thuret et Bornet et par Schmitz. Les échantillons ont été récoltés en plongée libre, par trois à cinq mètres de profondeur, près du Cap Ferrat.

D'excellentes préparations extemporanées ont été facilement obtenues en écrasant légèrement dans l'eau de mer, entre lame et lamelle, un fragment d'*Acrosymphyton* recouvert de son épiphyte.

L'appareil végétatif

Bornet a donné, dans les « Algues de Schousboe », un dessin de *Rhodochaete parvula* qui donne une bonne première idée de la plante.

Chacune des frondes (fig. 1) est formée d'un filament dressé, monosiphoné et ramifié assez régulièrement et sub-dichotomiquement. Je n'ai observé aucun signe de cortication. La base de chaque fronde, déjà figurée par Hamel (1924), est engagée plus ou moins profondément dans le gélin et entre les cellules de l'hôte. Elle comporte toujours une cellule renflée, ampulliforme, située au-dessous de la surface de l'hôte et à une distance variable de celle-ci. A la partie inférieure de cette cellule ampulliforme et plongeant dans l'hôte, se trouve toujours un filament rhizoïdal composé soit d'une seule cellule chez les plantes jeunes (fig. 1), soit de plusieurs cellules. Dans tous les cas, ces cellules rhizoïdales contiennent des plastes normalement colorés. En outre, il m'a été impossible d'apercevoir la moindre trace de rapport anatomique entre le *Rhodochaete* et son hôte, ce qui aurait traduit un parasitisme.

Il est très vraisemblable que la cellule ampulliforme ne soit autre qu'une spore dont serait née la plante. Malgré de nombreuses préparations, je n'ai pu découvrir une de ces spores ni même une très jeune germination, telle que celle figurée par Schmitz (1897, fig. 196 D) par exemple ; les frondes les plus jeunes étaient déjà très avancées.

La croissance des rameaux semble se faire par la seule activité de la cellule apicale ; c'est le seul lieu en effet, où, sur préparations cytologiques, on puisse voir l'axe du fuseau de mitose disposé longitudinalement. Les ramifications naissent de la partie supérieure de certaines cellules intercalaires (fig. 2) ; d'emblée, tous les rameaux sont formés de cellules sensiblement d'un diamètre constant sur une grande longueur, au moins tant qu'elles demeurent stériles.

Chaque cellule stérile est cylindrique et quatre à dix fois plus longue que large, avec un diamètre variant de 5 à 12 μ , les plus grosses cellules étant celles de la base. Le contenu en est très limpide. Le noyau, quelquefois visible, est toujours unique. L'appareil plastidial est assez variable. Selon la description originale, il est formé de nom-

breux petits plastes pariétaux arrondis ; c'est bien le cas en effet dans quelques cellules initiales (fig. 4) ou dans celles qui leur font suite immédiatement. Mais, dans la grande majorité des cellules adultes, il y a un nombre réduit de plastes en bandelettes très longues et très découpées et même, souvent, il semble bien que la fusion soit totale et qu'il n'y ait plus dans chacune qu'un seul plaste en lanière ramifiée (fig. 3).

Hormis ces constituants, on peut retrouver dans la cavité cellulaire plusieurs vacuoles qui en occupent la majeure partie. On peut rencontrer aussi de l'amidon en grains très petits et approximativement tous semblables ; c'est exceptionnel dans le matériel soumis à un éclairage moyen, mais constant dans le matériel conservé quelques heures en plein soleil. En revanche, cette substance de réserve existe toujours dans les spermatocystes mûrs, dans les zygotes âgés et dans les carpospores, où elle est particulièrement abondante.

La membrane cellulaire est très mince et il n'est pas possible d'y distinguer plusieurs couches sur le vivant. Schmitz (1897) ayant signalé la présence de ponctuations intercellulaires chez cette espèce, j'ai recherché celles-ci avec attention. *In vivo*, jamais je n'ai pu observer semblable formation. En revanche, après action de l'acide acétique dilué, j'ai fréquemment reconnu la présence d'un très mince canalicule (?) joignant deux contenus cellulaires et situé à peu près dans l'axe du filament (fig. 16). Doit-on voir là l'équivalent des ponctuations intercellulaires des Floridées ? De toute façon, aucune structure assimilable à des boutons synaptiques n'est perceptible.

La reproduction

Thuret et Bornet ont observé la formation de spores qu'ils considèrent comme des spores neutres. Voici ce qu'en dit Bornet (1892, pp. 260-261) : « ... la spore se forme par un procédé semblable à celui des *Erythrotrichia*. L'article où elle se développe s'élargit et devient elliptique ; ensuite, une petite portion du contenu cellulaire se sépare latéralement sous la forme d'une lentille biconvexe ; son protoplasme devient plus granuleux, plus opaque, plus coloré, en même temps elle s'agrandit et finit par occuper une notable partie de la cavité de la cellule. A la maturité, elle s'échappe par une ouverture latérale et s'arrondit en sphère. Dès que la compression a cessé, la portion du protoplasme végétatif dans laquelle la spore était comme enchâssée, ne tarde pas à combler le vide laissé par la sortie de celle-ci. » Bornet a fourni, à l'appui de cette description, deux figures — les seules qu'on possédât jusqu'à présent — qui ont été reproduites dans les ouvrages classiques (Schmitz, 1897 - Hamel, 1924 - Fritsch, 1945 - Kylin, 1954...).

En possession d'un matériel abondant et abondamment fertile, j'ai pu observer à nouveau les différentes étapes du déroulement de ce phénomène et le compléter. En effet, comme je l'ai fait connaître par une récente note (1960), *cette formation de spore est consécutive à une fécondation* ; les spores ne sont donc pas des spores neutres ou monospores équivalentes de celles des *Erythrotrichia*, comme on le supposait jusqu'alors après Bornet, mais bien des *carpospores* formées

selon un processus inconnu jusqu'à ce jour chez les Rhodophycées.

Reprenant l'étude d'échantillons authentiques distribués jadis par Bornet, j'ai pu retrouver, de façon irréfutable, des organes mâles ; il est donc à peu près certain que le matériel examiné par Thuret et par Bornet présentait les caractères qui vont être maintenant exposés, l'existence d'une sexualité leur ayant échappé.

Le *Rhodochaete parvula* est monoïque ; il semble bien que toutes les cellules — sauf peut-être celles de l'extrême base — puissent devenir fertiles à un moment ou à un autre.

Les cellules qui évoluent dans le sens mâle deviennent des cellules-mères de spermatocystes. Par un processus analogue à celui qui donne naissance aux monosporocystes des *Erythrotrichia*, sur le côté et à la partie supérieure de la cellule-mère, se détache une petite cellule-fille qui devient ensuite un spermatocyste. Ce dernier fait bientôt saillie à la fois vers l'intérieur de la cellule-mère dont il est séparé par une cloison en verre de montre (fig. 5) et vers l'extérieur où il occasionne sur le filament une protubérance ; le sommet de celle-ci, en se gélifiant, permettra la sortie du contenu sous forme d'une spermatie (fig. 6). Après la libération de la spermatie, le contenu de la cellule-mère repousse la cloison qui la séparait du spermatocyste et prend la place de celui-ci (fig. 7).

Le spermatocyste jeune possède un contenu limpide dans lequel se voit un petit plaste rose ; lorsque le contenu est sur le point d'être libéré, au contraire, un assez grand nombre de grains d'amidon rendent l'observation plus difficile. La spermatie semble être constituée par la totalité du contenu du spermatocyste ; elle semble en outre être complètement dépourvue de membrane, au moins au moment de sa libération.

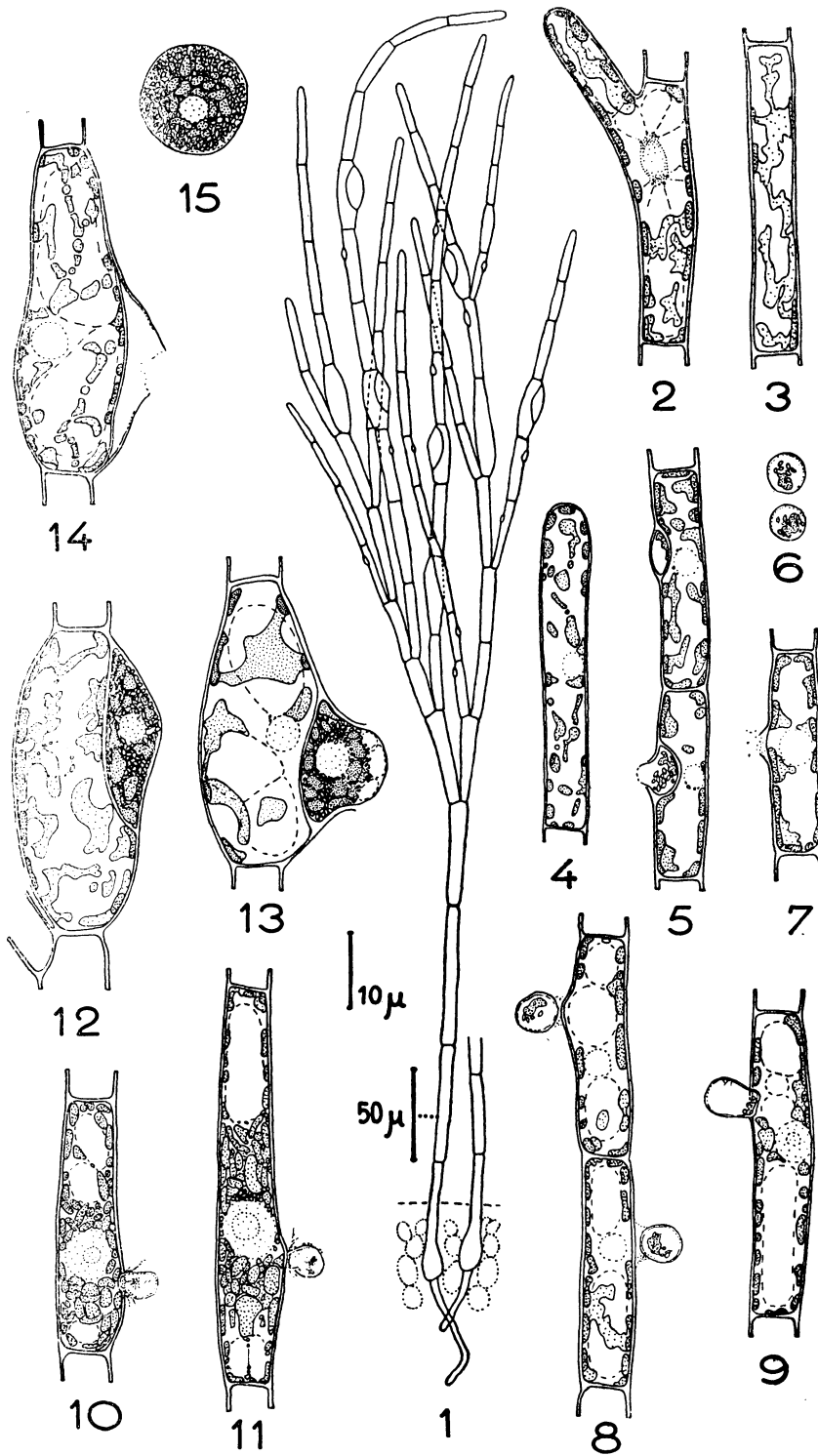
Il est possible que chaque cellule-mère puisse produire successivement plusieurs spermatocystes, mais je n'ai pu en déceler nulle part une preuve décisive.

Les gamètes femelles ou carpogones ont, avant la fécondation, l'allure tout à fait banale d'une cellule végétative, et absolument rien ne permet, à ce moment, de les distinguer. Leur taille, tant en longueur qu'en diamètre, est assez variable et conditionne en partie la taille de la carpospore mûre.

FIG. 1

1. Gamétophyte entier et fertile. - 2. Formation d'une ramification latérale ; le noyau est en mitose. - 3. Cellule végétative banale, ne contenant qu'un seul plaste en forme de bandelette découpée. - 4. Cellule apicale ; l'appareil plastidial est formé de nombreuses plaquettes indépendantes. - 5. Deux spermatocystes ; l'inférieur est en train de laisser sortir la spermatie qu'il contient. - 6. Deux spermaties libérées. - 7. Après le départ de la spermatie, la cellule-mère de spermatocyste en réoccupe la place. - 8. Deux cas de fixation d'une spermatie sur un carpogone. - 9. La fécondation vient de s'effectuer ; la spermatie est réduite à une enveloppe ne contenant plus que le plaste qui n'a pas été admis dans le carpogone. - 10 et 11. Deux exemples du zygote en cours d'accroissement ; noter l'enveloppe de la spermatie, plus ou moins envahie de bactéries, la hernie du zygote plus ou moins marquée et centrée sur le point de pénétration du gamète mâle, la multiplication intense du nombre des plastes. - 12. Zygote ayant subi la division et montrant le carposporocyste dans lequel mûrit la carpospore, et sa cellule-mère. - 13. Emission de la carpospore. - 14. Cellule-mère après l'émission. - 15. Carpospore libre.

Nota. — Toutes ces figures représentent du matériel vivant ; elles sont à l'échelle 10 μ , sauf la fig. 1.



La *fécondation* se fait par accollement d'une spermatie à la cellule femelle, par le moyen d'une goutte de gélin (fig. 8) ; puis, la spermatie s'entoure d'une membrane, tandis que la paroi de la cellule carpogoniale se soulève à sa rencontre, formant une sorte de bec de fécondation (fig. 8). Il ne s'agit pas là d'un pseudo-trichogyne, analogue à celui qui a été souvent décrit et figuré chez les *Porphyra* et qui existe avant la fécondation ; dans le cas présent, ce détail morphologique ne commence à apparaître qu'après le contact de la spermatie, et continue souvent d'ailleurs à s'amplifier après la fécondation (fig. 10 et 11) ; cette hernie peut s'expliquer par une diminution de la résistance à la turgescence de la part de la membrane cellulaire, consécutive à une gélification — au moins partielle — au niveau de la fixation de la spermatie.

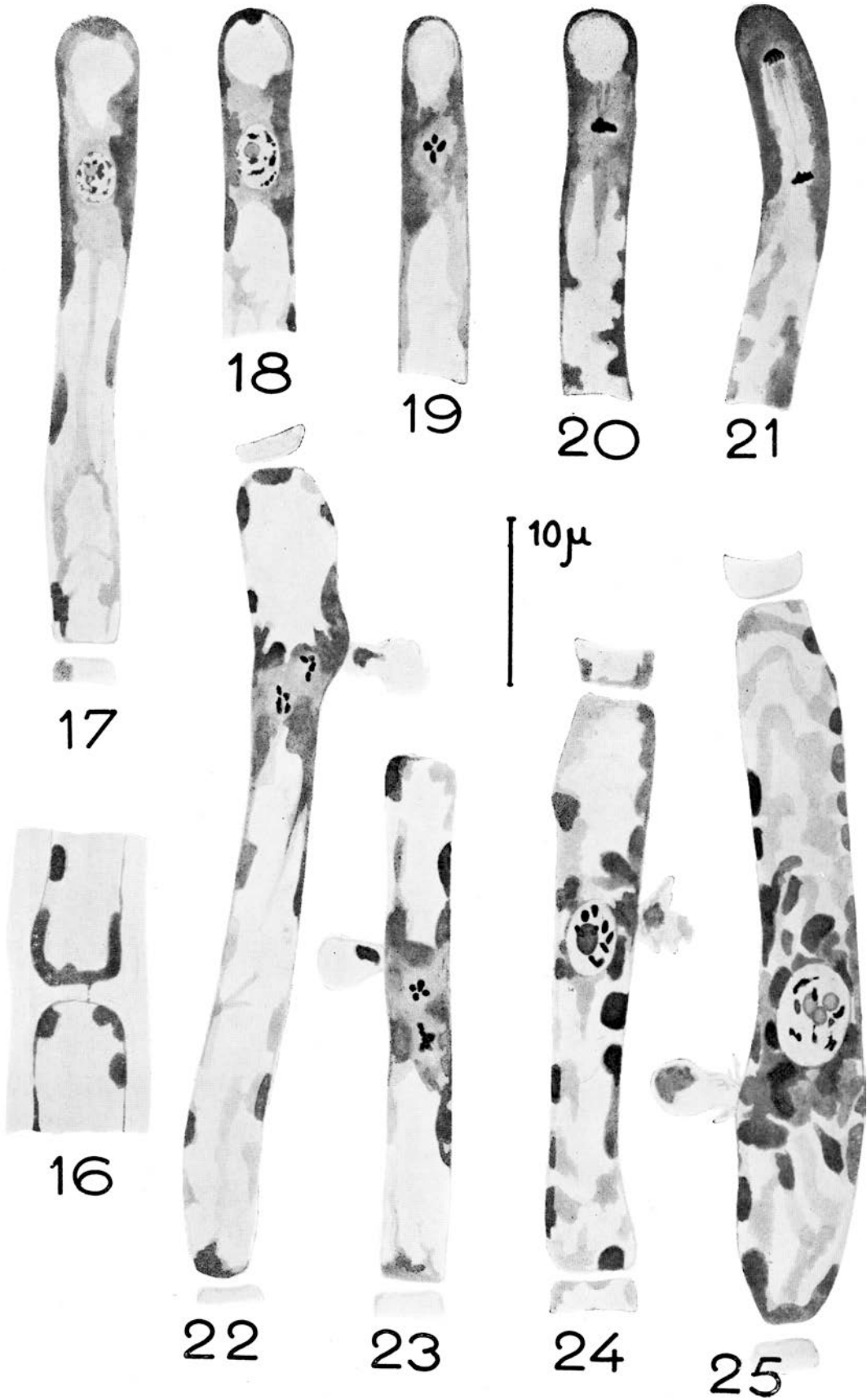
Je n'ai pu observer directement les actes qui suivent immédiatement, mais il est possible de les reconstituer comme suit : la spermatie prend légèrement une forme de ventouse ; elle vient très étroitement au contact de la paroi du carpogone ; les parties membranaires se dissolvent et laissent passer la partie fécondante de la spermatie. Les stades correspondant à une fécondation tout récemment consommée que j'ai pu observer montrent en effet la membrane de la spermatie, en position, ne contenant plus qu'une très petite quantité de cytoplasme, dont le plaste, qui ne participe ainsi pas à l'acte (fig. 9). L'enveloppe de la spermatie reste très longtemps fixée au carpogone fécondé, s'affaisse plus ou moins et se déforme, tandis qu'à son intérieur, très rapidement, le plaste verdit et dégénère.

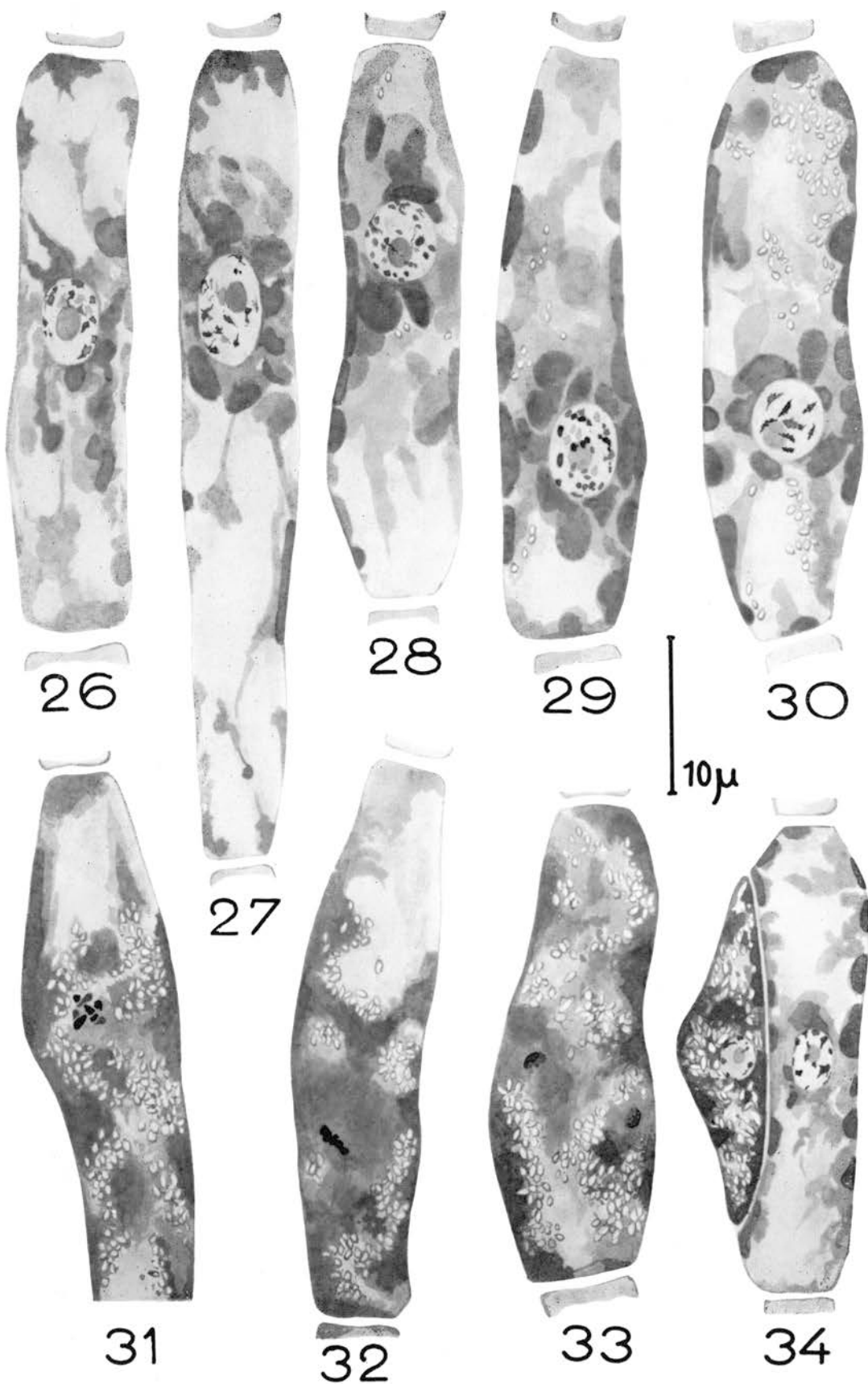
Le *développement de l'œuf* commence aussitôt. Après la fusion des noyaux des gamètes, que je n'ai pu observer *in vivo*, le noyau diploïde qui en résulte grossit beaucoup et devient très visible ; il contient alors un volumineux nucléole, seul élément qu'on puisse y distinguer (fig. 10). En même temps, la cellule-œuf s'enfle progressivement, tandis qu'à son intérieur l'appareil plastidial augmente d'une façon considérable ; bientôt, on voit apparaître des grains d'amidon très petits et d'une taille à peu près constante, et dont le nombre va croissant.

Lorsqu'une certaine taille est atteinte — d'ailleurs assez variable d'un exemple à l'autre — la cellule-œuf subit une division ; d'une façon très comparable à ce qui se passe chez les *Erythrotrichia* lors de la formation des monosporocystes, une cellule-fille s'individualise latéralement et se sépare de sa sœur par une cloison courbe en verre de montre (fig. 12). La majeure partie de l'appareil plastidial et de l'amidon passe dans la cellule latérale qui continue à accumuler des substances de réserve, de telle sorte que le contenu en devient très dense et difficile à déchiffrer. La cellule porteuse, au contraire, reprend

PLANCHE I

16. Ponctuation intercellulaire, visible après action de l'acide acétique dilué. - Fig. 17 à 21. Cellules apicales fixées et colorées par la méthode de Feulgen ; successivement : noyau au repos, prophase, prométaphase (montrant quatre chromosomes), métaphase, télophase jeune. - Fig. 22 à 25. Même technique. - 22 à 23. Fécondation du carpogone, peu avant la caryogamie : les noyaux gamétiques sont en présence. - 24. Jeune zygote ; le noyau montre distinctement huit chromosomes encore non déspiralisés. - 25. La déspiralisation chromonématique est commencée, le noyau et l'appareil nucléolaire grossissent, les plastes se multiplient.





l'aspect limpide et pauvre en amidon d'une cellule végétative ; mais, en même temps, elle continue à croître, exerçant une pression sur sa sœur. Bientôt, un pore s'ouvre sur le côté externe de la membrane qui contient la cellule latérale et le contenu en sort (fig. 13) lentement semble-t-il, constituant une *carpospore*. La cellule-mère occupe alors la place laissée libre (fig. 14).

Comme dans le cas des cellules-mères de spermatocystes, il est possible que l'organe puisse fonctionner de façon itérative, et que chaque zygote soit l'origine de plusieurs carpospores formées successivement. Rien cependant ne permet actuellement de l'affirmer.

Chaque carpospore (fig. 15), un moment déformée lors de son expulsion, ne tarde pas, en quelques minutes, à reprendre une forme arrondie plus ou moins sphérique. Bien que je n'aie pas fait de colorations appropriées, je pense que les carpospores sont pourvues d'une membrane mince ; en effet, d'une part, elles semblent incapables de mouvements amiboïdes ; d'autre part, elles sont entourées d'un halo brillant très mince mais suffisamment visible tangentiellement pour qu'il soit difficile de l'attribuer à un simple effet d'optique. Le contenu, bourré de plastes et d'amidon, est en général très dense.

Les circonstances ne m'ont pas permis de suivre la destinée de ces carpospores, ni même le début de leur germination ; au bout de 24 heures, elles sont encore quiescentes alors que les carpospores d'*Acrosymphyton*, avec qui elles voisinent et qui s'en distinguent parfaitement par leurs grains d'amidon d'une taille irrégulière et souvent énorme, ont déjà presque toutes commencé à germer.

ÉTUDE CARYOLOGIQUE

Du matériel, fixé sur place au fixateur de Westbrook (1935) et coloré par la méthode de Feulgen, a fourni de bonnes préparations. Malgré la très petite taille du noyau, j'ai pu faire les intéressantes observations suivantes :

La *division somatique* a pu être couramment observée dans les cellules apicales des filaments, qui semblent bien être les seules cellules responsables de l'accroissement en longueur de ceux-ci, comme il a été dit plus haut.

Le noyau au repos montre un petit nucléole et un nombre de très petits granules de chromatine pâle, compris entre dix et quinze (fig. 17). Ces granules sont d'une taille assez variable ; la petitesse des

PLANCHE II

Zygotes à différents stades d'évolution, fixés et colorés selon la méthode de Feulgen.

26 et 27. Deux stades de désenroulement de l'appareil chromatique, accompagnant le grandissement du noyau et de la cellule. - 28, 29 et 30. Trois stades, de plus en plus avancés, de la prophase ; les granules de chromatine deviennent de plus en plus colorables, de moins en moins nombreux ; les grains d'amidon apparaissent dans le cytoplasme, et s'y multiplient. - 31. Prométaphase montrant huit chromosomes non appariés. - 32. Métaphase. - 33. Jeune télophase. - 34. La division est effectuée.

figures ne permet pas de percevoir distinctement s'ils sont réunis les uns aux autres par les filaments d'un réseau ; c'est cependant fort vraisemblable. En prophase, noyau et nucléole grossissent, et bientôt les nombreux petits granules font place à des éléments en nombre plus réduit allongés et irrégulièrement toruleux (fig. 18) qui semblent bien dériver des précédents par accollement de ces derniers les uns aux autres ; chaque élément se contracte de plus en plus et en prométaphase, alors que le nucléole a disparu, on ne distingue plus, sur les images favorables, que quatre chromosomes intensément colorés (fig. 19). Ces chromosomes se disposent en une plaque métaphasique située dans un plan perpendiculaire à l'axe de la cellule (fig. 20) ; il est vraisemblable qu'à ce stade existe un fuseau nucléaire, mais à l'aide de la technique employée, je n'ai pu le voir distinctement, ni voir non plus s'il était porteur de centrosomes à ses pôles. La suite de la division s'effectue de façon très banale.

Les divisions qui sont à l'origine de la formation des spermatocystes s'accomplissent d'une manière tout à fait comparable, mais l'axe de la mitose est alors perpendiculaire ou très fortement oblique par rapport à l'axe de la cellule. Avant que le contenu du spermatocyste soit libéré, son noyau revient à un état de repos, avec chromatine peu colorable. Mais, au moment de la *fécondation*, on le retrouve en prophase et, à plusieurs reprises, j'ai pu observer le stade suivant immédiatement la pénétration du noyau mâle dans la carpogone, montrant ce noyau, arborant quatre chromosomes, en progression vers le noyau femelle (fig. 22 et 23). Ce dernier apparaît à ce moment avec un contenu souvent difficilement déchiffrable (fig. 23), mais il est hors de doute que son évolution ultérieure — que je n'ai pu saisir — l'amène en prophase au moment de la caryogamie ; il a été en effet possible de voir à plusieurs reprises, dans des carpogones très fraîchement fécondés (ce qui est attesté par leur gracilité encore très marquée), un noyau de restitution contenant huit granules (fig. 24), ce qu'on peut interpréter comme étant le résultat d'une encore très récente fusion de deux noyaux contenant chacun quatre chromosomes parfaitement individualisés.

Ensuite, le noyau revient au repos. Les huit chromosomes se fragmentent en petits grains nombreux. Certaines images montrent même à ce moment une tendance à la constitution d'un réseau, par étirement de certains de ces grains et effilement de leurs extrémités (fig. 25, 26 et 27) ; c'est la raison qui a fait supposer, dans les lignes ci-dessus, qu'il pouvait exister dans le noyau somatique au repos un réseau normalement constitué bien que trop ténu pour être observable.

Cette phase de repos du noyau s'accompagne d'une augmentation de taille du noyau et de son nucléole. En même temps, la cellule-œuf grossit beaucoup elle aussi, tandis que son cytoplasme devient très actif, ce qui se traduit par une opacification du contenu cellulaire et une prolifération de l'appareil plastidial, et finalement par l'apparition de grains d'amidon dont le nombre ne va cesser d'augmenter. L'accroissement de taille du noyau, du nucléole et de la cellule qui caractérise le début de cette évolution, tout en étant nettement perceptible, ne constitue pas cependant un fil conducteur suffisamment sûr pour reconstituer celle-ci ; la taille des éléments est en effet commandée en grande partie par la taille des carpogones au départ,

taille elle-même très variable. C'est ainsi par exemple, qu'il subsiste une incertitude sur l'ordre adopté pour le classement des figures 26 et 27.

L'inactivité chromatique du noyau cesse dès l'apparition des premiers grains d'amidon dans le cytoplasme. Dès ce moment, on constate une tendance de plus en plus marquée à la reconstitution des chromosomes. Tout d'abord, les granules du réseau se colorent plus intensément (fig. 28 et 29), puis ils engendrent peu à peu, tout comme dans la prophase somatique, des filaments en nombre réduit, irréguliers et toruleux ou moniliformes, effilés souvent à leurs extrémités (fig. 30). A l'aboutissement de cette évolution, c'est-à-dire en prométaphase, alors que le nucléole et la membrane nucléaire ont disparu, on n'observe plus que huit masses chromatiques, rassemblées dans un très petit espace (fig. 31).

La métaphase (fig. 32) n'est guère instructive : comme en métaphase somatique, je n'ai pu observer distinctement ni fuseau ni centrosomes ; il en est de même de l'anaphase. La télophase (fig. 33) est suivie de l'apparition d'une cloison courbe qui sépare latéralement la cellule-fille destinée à évoluer en carpospore (fig. 34).

DISCUSSION

1. Le mode de développement du zygote, et ses conséquences.

Nous ne connaissons avec certitude jusqu'à ce jour, chez les Rhodophycées, que deux possibilités pour le zygote : soit se résoudre totalement en carpospores — c'est le cas des *Bangia* et des *Porphyra* — soit donner naissance, comme chez les Floridées, à un organe complexe se développant en parasite sur le gamétophyte femelle et qui est alors un carposporophyte (cas général) ou un tétrasporophyte (cas de certains *Gymnogongrus*, selon Schotter, 1960). Le mode de développement du zygote du *Rhodochaete* est assez particulier pour ne se laisser ranger dans aucune de ces deux catégories ; en outre, il a sur le cycle de reproduction de l'espèce et aussi, d'une manière plus générale, sur notre connaissance du cycle des Rhodophycées, des répercussions qu'il convient d'examiner des deux points de vue cytologique et morphologique.

a) Le point de vue cytologique :

En suivant attentivement les phénomènes nucléaires chez le *Rhodochaete*, nous avons assisté, dans le carpogone fécondé, à la fusion des deux noyaux gamétiques possédant chacun quatre chromosomes. Après cette fusion, et pendant la croissance du zygote, le noyau diploïde revient à un état de repos chromatique. Il n'en sort que pour se diviser, fournissant deux noyaux-fils dont l'un équipera la seule carpospore formée. Le fait que l'on constate, à la fin de la prophase de cette unique division, la présence de huit chromosomes non appariés et que, d'autre part, on ne puisse à aucun moment obser-

ver de figure cytologique correspondant à une méiose, montre avec évidence que cette division est seulement équationnelle, et que les noyaux-fils sont diploïdes.

Ainsi se trouve introduite, dans le cycle cytologique de l'espèce, une phase diploïde qui succède à la phase haploïde représentée par le gamétophyte : le cycle cytologique du *Rhodochaete* est haplo-diplophasique, pour employer la terminologie de Feldmann (1952) (1).

A la suite de Kylin, on a admis que le cycle des Bangioidées — et principalement des Bangiales — s'effectuait tout entier en haplophase, la méiose devant s'accomplir dès la première division du zygote. Les résultats publiés par Dangeard (1927), bien que n'apportant pas de preuve décisive, ont accrédité cette conception.

Au contraire, j'ai montré, il y a quelques années (1952), par des dénombrements chromosomiques — et donc d'une façon difficilement réfutable — que chez *Porphyra linearis* la méiose n'avait pas lieu lors de la formation des carpospores, que celles-ci étaient diploïdes, et qu'ainsi le cycle de l'espèce était haplo-diplophasique.

Le même cas se rencontrant chez le *Rhodochaete*, on serait fort tenté de généraliser et de considérer que le cycle diplo-haplophasique doit être de règle chez les Bangioidées pourvues d'une sexualité. Mais la réalité n'est pas présentement aussi simple. En effet, des recherches effectuées sur le même sujet n'ont pas confirmé ma note de 1952. C'est ainsi que Tseng et Chang (1955) pensent avoir observé la méiose lors de la première segmentation du zygote chez *Porphyra tenera*, et que Krishnamurthy (1959) a rencontré chez *Porphyra umbilicalis* var. *laciniata* des carpospores (?) haploïdes ; et si le travail de Krishnamurthy, quoique remarquable à bien des égards, ne peut être retenu car vicié à la base par le fait que l'auteur n'a pu disposer d'un matériel à cycle sexuel normal, on ne peut repousser aussi facilement la contribution de Tseng et Chang dont les figures montrent nettement, chez le *Porphyra tenera* où la fécondation est démontrée, l'existence d'un synapsis au cours de la division du zygote et la présence d'un nombre haploïde (5) de chromosomes au cours des divisions suivantes conduisant aux carpospores, toutes preuves de l'existence d'une méiose lors de la première division du zygote.

Il faut donc admettre, dans l'état actuel de nos connaissances, que le cycle cytologique des Bangioidées est variable au sein du groupe, et même au sein du seul genre *Porphyra*. Ce résultat demande à être confirmé, précisé et étendu, ce qui ne peut se faire que par de nouvelles recherches cytologiques ardemment souhaitées.

b) *Le point de vue morphologique :*

Après fécondation de la cellule carpogoniale, le zygote demeure inclus dans la plante-mère (le gamétophyte) et y subit une seule division aboutissant à la production d'une petite cellule latérale — un

(1) Cette terminologie est employée ici, bien qu'elle ait été critiquée par Drew (1955, p. 350). Comme on peu le constater à la lecture des récentes publications de Chadeaud (1952), Feldmann (1952), Drew (1955) sur ce sujet, le vocabulaire utilisé pour la description des cycles des Algues est variable d'un auteur à l'autre, ce qui est générateur de difficultés inutiles et de confusions ; il est très souhaitable qu'une normalisation intervienne dans ce domaine, à l'occasion d'un Congrès ou d'un Symposium par exemple.

carposporocyste — dont le contenu évolue en une unique *carpospore*, tandis que la cellule-mère reste fixée au gamétophyte.

L'ensemble de la cellule-mère et du carposporocyste est un *carposporophyte*, extrêmement réduit, mais qui peut dans une certaine mesure être rapproché de celui, très compliqué, des Floridées. Comme ce dernier, en effet, il dérive d'un développement *in situ* du zygote et, comme ce dernier, il présente une partie non convertible en carpospores. Mais l'analogie s'arrête là, et le parasitisme du carposporophyte sur le gamétophyte, si évident chez les Floridées, ne semble pas exister ici ; au contraire, le carposporophyte du *Rhodochaete* poursuit son développement avec une remarquable indépendance vis-à-vis du gamétophyte qui n'intervient que comme support.

Ce *carposporophyte* produit une carpospore diploïde. La destinée de celle-ci est actuellement inconnue, et on en est réduit aux hypothèses à ce sujet. Toutefois, en tenant compte de la nécessité absolue d'une réduction chromatique dans le cycle cytologique, qui ne peut être bouclé qu'après retour à l'état haploïde, deux solutions seulement semblent possibles. Selon l'une, la méiose a lieu lors de la germination de la carpospore et ainsi celle-ci est à l'origine d'une génération haploïde, qui peut être le cas échéant le gamétophyte lui-même. Selon l'autre solution, la carpospore diploïde germe directement en une génération diploïde porteuse d'organes dans lesquels la méiose peut s'effectuer, et qui n'est autre qu'un *tétrasperophyte*. Quand on sait que ce dernier cas est celui de la grande majorité des Rhodophycées, que le précédent au contraire y est jusqu'à présent inconnu, il devient raisonnable de croire en la seconde hypothèse. Ainsi, le *Rhodochaete* serait trigénétique, selon la terminologie de J. Feldmann toujours.

Il faut donc dès maintenant rechercher ce tétrasperophyte. Peut-être est-il morphologiquement semblable au gamétophyte ; peut-être en est-il différent, et peut-être alors est-il déjà connu sous un autre nom sans qu'on en soupçonne encore la véritable nature, comme ce fut le cas pour le *Falkenbergia rufolanosa* et l'*Hymenoclonium serpens*, avant les remarquables travaux de J. et G. Feldmann (1942).

2. La position systématique du genre *Rhodochaete*.

La position systématique du genre *Rhodochaete* est demeurée très indécise, par suite de l'ignorance où l'on se trouvait jusqu'à présent de sa reproduction sexuée et aussi du fait de la prétendue présence chez cette espèce de ponctuations intercellulaires (Schmitz, 1897). Et si ce genre a malgré tout été rangé parmi les Bangioidées, cela ne s'est pas toujours fait sans réserve de la part des auteurs (Hamel, 1924 - Fritsch, 1945 - Kylin, 1954).

On peut maintenant affirmer davantage cette position. Le genre *Rhodochaete* est bien une Bangioidée, par son carpogone sans trichogyne et rigoureusement indifférencié, et par le mode de formation du spermatocyste et de la carpospore, qui met en œuvre des cloisons courbes qui, si on excepte le cas des cellules sécrétrices, sont connues seulement chez les Bangioidées. Le caractère floridéen du carposporophyte souligné plus haut ne semble pas un argument de poids en face des précédents. Il en est de même de la présence des ponctua-

tions intercellulaires observées pour la première fois par Schmitz. On a vu en effet que ces dernières ne peuvent être que difficilement comparées aux ponctuations des Floridées, dont elles ne possèdent pas les boutons caractéristiques. Même seraient-elles comparables, qu'il ne faudrait pas attacher à ce caractère une importance systématique trop grande, comme on l'a fait jusqu'à présent ; telle est du moins l'opinion de Fan (1960) qui discute cette question à l'occasion de la découverte de structures identiques chez *Compsopogon*.

Mais, au sein des Bangioidées, où placer ce genre ? La présence de cloisons courbes à la fois l'éloigne des *Bangia* et *Porphyra* et le rapproche des *Erythrotrichia*. Ce dernier rapprochement n'est cependant pas satisfaisant, comme l'avait déjà fait remarquer Bornet (1892) ; la cytologie est en effet très différente, les *Erythrotrichia* possédant un plaste central étoilé à pyrénioïde focal et le *Rhodochaete*, des plastes pariétaux, en principe multiples et toujours dépourvus de pyrénioïde. Aussi, certains auteurs n'ont-ils pas hésité à créer, soit une famille, celle des Rhodochaetaeae (Schmitz, 1897), soit même un ordre, celui des Rhodochaetales (Skuja, 1939). Les observations relatées dans le présent mémoire ne viennent que confirmer ces conceptions systématiques, et on peut conserver cette famille et cet ordre pour le genre *Rhodochaete*.

Il n'est toutefois pas sûr qu'on ne doive pas, un jour, réunir l'ordre des Rhodochaetales à celui, voisin, des Compsopogonales, qui a été créé (Skuja, 1939) pour le seul genre *Compsopogon*. On est très tenté, en effet, de rapprocher *Compsopogon* de *Rhodochaete*. D'une part, la structure cellulaire est semblable et d'autre part les organes reproducteurs du premier de ces genres, décrits par Thaxter (1900) et revus par Bruhl et Biswas (1923) ressemblent étrangement à ceux du second, les microaplanospores évoquant les spermaties et les macroaplanospores les carpospores du *Rhodochaete*. Certes, la fécondation n'a pas été observée chez *Compsopogon* ; mais ne peut-on penser que ce phénomène a pu échapper aux observateurs, comme chez *Rhodochaete* il a échappé à Thuret et à Bornet, ou bien que la sexualité serait en régression, les spermaties étant non fonctionnelles et la formation des carpospores apogamique ?

Un autre rapprochement semble à faire également, bien que beaucoup plus hypothétique. Il s'agit du genre *Kyliniella* qui, rangé jusqu'à présent dans l'ordre des Goniotrichales, pourra peut-être un jour être réuni aux deux précédents. La cytologie est en effet identique. Les organes reproducteurs, observés et figurés par Flint (1953), montrent des caractères semblables à ceux du *Rhodochaete* : le carpogone est indifférencié, et les spermatocystes se forment latéralement par intervention d'une cloison courbe. En réalité, cette dernière affirmation ne peut être obtenue qu'en donnant des dessins de Flint une interprétation différente de celle de l'auteur ; or, quiconque a un peu d'expérience des Bangioidées ne pourra que reconnaître des cellules mortes dans ce que Flint croit être des cellules génératrices de spermaties (ses figures 8, 9, 13 et 14), tandis qu'en comparant ses figures 15 et 17, compte tenu des grossissements différents, on arrive à cette conclusion que ses « monospores » (fig. 17) sont en réalité des spermatocystes. Peut-être aussi sa figure 16, censée représenter une monospore, est-elle en réalité l'image d'une carpospore, se formant alors

comme celle de *Rhodochaete*. Peut-être, enfin, les filaments à tétraspores (fig. 7) trouvés par Flint à côté des gamétophytes — malheureusement sans lien génétique démontré avec ces derniers — représentent-ils les tétrasporephytes du *Kyliniella* ; ce serait un appui indirect, mais considérable, à la thèse exposée plus haut de l'existence probable d'un tétrasporephyte chez le *Rhodochaete*.

Abstract

In *Rhodochaete parvula* Thuret (Rhodophyceae, Bangioideae), the author describes the sexual organs still unknown, the fecondation, the development of the zygote that produces the formation of a single carpospore. The caryological study proves that the meiosis does not occur before the formation of the carpospore and that it is diploid; theoretical consequences of this result are examined.

The knowledge of the sexual reproduction of *Rhodochaete* allows to precise the systematic position, still doubtful, of this alga, and to try, by analogy, an interpretation of the reproductory organs of *Compso-pogon* and *Kyliniella*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BORNET, E., 1892. — Les Algues de P.K.A. Schousboe. *Mém. Soc. Sc. Nat. Cherbourg*, 28, pp. 165-376.
- BRUHL, P., et BISWAS, K., 1923. — Commentationes algologicae, III: on a species of *Compso-pogon* growing in Bengal. *Journ. dept. Sci., Calcutta*, 5, pp. 1-6.
- CHADEFAUD, M., 1952. — Sur le cycle sexuel des organismes eucaryotes et son évolution. *Rev. Sci.*, 90, pp. 49-57.
- DANGEARD, P., 1927. — Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra*. *Botaniste*, 18, pp. 183-244.
- DREW, K.M., 1955. — Life histories in the Algae. *Biol. Reviews*, 30 (4), pp. 343-387.
- FAN, K.C., 1960. — On pit-connections in Bangiophycidae. *Nova Hedwigia*, 1, pp. 305-307.
- FELDMANN, J., 1952. — Les cycles de reproduction des algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Rev. Cyt.*, 13, pp. 1-49.
- FELDMANN, J. et G., 1942. — Recherches sur les Bonnemaisoniacees et leur alternance de générations. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, 11 (3), pp. 75-175.
- FLINT, L.H., 1953. — *Kyliniella* in America. *Phytomorphology*, 3, pp. 76-80.
- FRITSCH, F.E., 1945. — The structure and reproduction of the Algae, vol. II, Cambridge U.P.
- HAMEL, G., 1924. — Floridées de France. *Rev. alg.*, 1, pp. 427-457.
- KRISHNAMURTHY, V., 1959. Cytological investigations on *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. *Ann. Bot.*, 23, pp. 147-176.
- KYLIN, H., 1954. — Die Gattungen der Rhodophyceen. Gleerups, ed. Lund.
- MAGNE, F., 1952. — La structure du noyau et le cycle nucléaire chez le *Porphyra linearis* Gréville. *C.R. Ac. Sc.*, 234, pp. 986-988.
- MAGNE, F., 1960. — Sur l'existence d'une reproduction sexuée chez le *Rhodochaete parvula* Thuret. *C.R. Ac. Sc.*, 251, pp. 1554-1555.
- SCHIMITZ, F., 1897. — Rhodochaetaceae, in Engler and Prantl, Pflanzenfamilien, Algae, p. 317.

- SCHOTTER, G., 1960. — Sur la reproduction du *Gymnogongrus norvegicus* (Gunner) J. Agardh dans la Manche et les cycles reproducteurs des Phyllophoracées (Algues rouges). *C.R. Ac. Sc.*, 251, pp. 1647-1649.
- SKUJA, H., 1939. — Versuch einer systematischen Einteilung der Bangioideen oder Protofloridaen. *Ac. Hort. Bot. Univ. Lat.*, 11/12, pp. 23-40.
- THAXTER, R., 1900. — Note on the structure and reproduction of *Compsopogon*. *Bot. Gaz.*, 29, pp. 259-266.
- TSENG, C.K., et CHANG, T.J., 1955. — Studies on *Porphyra*. III. Sexual reproduction of *Porphyra*. *Acta Botanica Sinica*, 4, pp. 153-166 (résumé anglais pp. 165-166).
- WESTBROOK, M.A., 1935. — Observations on nuclear structure in the Florideae. *Beih. Bot. Centralbl.*, 53, pp. 564-585.