

ÉTUDE SUR LES CORALLINACÉES

II. LA MORPHOGENÈSE ; CONSÉQUENCES SYSTÉMATIQUES ET PHYLOGÉNÉTIQUES.

par

Jacqueline Cabioch

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

SOMMAIRE

	PAGES
INTRODUCTION	140
CHAPITRE I. — Développement des spores et formation des thalles juvéniles	
I. - Historique et connaissances antérieures	142
II. - Caractères généraux des premières étapes	144
III. - Principaux types de développement	145
A. - Le type <i>Naccaria</i>	146
1 - Corallinacées semi-endophytes	148
2 - Corallinacées parasites ou endophytes	154
B. - Le type <i>Dumontia</i>	155
1 - Caractères généraux	156
2 - Principaux exemples	158
a - Mode <i>Lithothamnium</i>	158
b - Mode <i>Neogoniolithon</i>	161
c - Mode <i>Lithophyllum</i>	163
C. - Conclusion	164
CHAPITRE II. — Les structures adultes. Mode de réalisation et fonctionnement.	
Introduction	166
I. - Définitions préliminaires.	
A. - Rappel des notions classiques	167
B. - Initiales et méristèmes	170
C. - Valeur, classement et principaux types de structures....	174
II. - Les structures simples à caractères juvéniles persistants.	
A. - Caractères généraux	175
B. - Formes croissant par un méristème à ramification sous-apicale.	
1 - <i>Melobesia</i>	177
2 - <i>Fosliella</i>	179
3 - <i>Pseudolithophyllum</i>	183
C. - Formes croissant par un méristème marginal à ramification apicale pseudodichotome imparfaite.	
1 - <i>Dermatolithon</i>	192
2 - <i>Lithoporella</i>	195
3 - <i>Mastophora</i> et <i>Metamastophora</i>	197

III. - Les structures lithophylloïdes.	
A. - Caractères généraux	
1 - Caractères ontogénétiques	198
2 - Caractères morphogénétiques	199
3 - Différents types de structures lithophylloïdes ..	199
B. - Formes dérivées de celle des <i>Pseudolithophyllum</i> : le genre <i>Lithophyllum</i>	
1 - Mode de formation du thalle adulte	201
2 - Mode de croissance du thalle adulte	203
3 - Formations secondaires	203
4 - Modalités de la régénération	205
C. - Le genre <i>Amphiroa</i>	
1 - Croissance et formation du thalle adulte	206
2 - Formations secondaires et régénérations	208
D. - Formes dérivées de celle des <i>Dermatolithon</i>	
1 - <i>Tenarea</i>	208
2 - <i>Goniolithon</i>	210
3 - <i>Lithothrix</i>	212
IV. - Les structures lithothamnioïdes.	
A. - Caractères généraux	
1 - Caractères ontogénétiques	214
2 - Caractères morphogénétiques	215
3 - Différents types de structures lithothamnioïdes	217
B. - Formes peu évoluées, ne dépassant pas le stade des formes branchues	
1 - <i>Sporolithon</i>	217
2 - Le genre <i>Lithothamnium</i> et les genres voisins	
a) <i>Lithothamnium</i>	220
b) <i>Mesophyllum</i>	223
c) <i>Polyporolithon</i>	226
C. - Structures moyennement évoluées des Néogoniolithées.	
1 - L'ensemble des genres <i>Hydrolithon</i> - <i>Neogoniolithon</i> - <i>Porolithon</i>	228
2 - <i>Metagonolithon</i>	233
D. - Formes évoluées, articulées des Corallinées	
1 - Mode de croissance du thalle	236
2 - Formations secondaires	238
3 - Régénérations	240
V. - Régressions morphogénétiques en relation avec le mode de vie parasitaire, endophytique ou semi-endophytique	
A. - Régression du stade juvénile à l'état de protonéma filamentueux	242
B. - Réduction du thalle adulte à un stade protonémien persistant	243
C. - Réduction du thalle adulte au massif germinatif devenu fertile	245
CHAPITRE III. — Les Corallinacées dans l'ensemble des Floridées	
I. - Ontogenèse	246
II. - Morphogenèse	248
CHAPITRE IV. — Eléments de la biologie du développement	
I. - Cycle de vie	251
II. - Pérennance et longévité des thalles	252
A. - Régénération	252
B. - Multiplication végétative	253
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	
I. - Relations phylogénétiques entre les différents genres des Corallinacées actuelles	255
II. - Essai d'une nouvelle classification des Corallinacées actuelles ..	261
APPENDICE	268
INDEX DES GENRES ET ESPÈCES CITÉS	271
RÉSUMÉS	273
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	276

Résumé

Le présent travail constitue la seconde partie d'une étude sur le mode de réalisation du thalle chez les Corallinacées. Il est plus particulièrement consacré à la morphogenèse et à ses conséquences systématiques et phylogénétiques.

Dans le premier chapitre sont décrits les premiers stades du développement des spores et la formation des thalles juvéniles. Les premières étapes sont communes à celles de toutes les spores de Floridées. Ces spores sont toujours au début dépourvues de paroi. Le développement commence rapidement après l'émission, aussitôt après l'apparition d'une paroi celluloso-pectique. La calcification, tardive, apparaît après la segmentation, au moment où la jeune germination commence sa croissance et augmente de volume. Deux types de développement ont été distingués.

1. — Le type *Naccaria* est présent chez certaines Corallinacées parasites, endophytes ou semi-endophytes. La spore, en général, ne se fixe pas, ne se segmente pas ou subit simplement un certain nombre de cloisonnements irréguliers. Elle donne naissance à un protonéma filamenteux qui s'insinue entre les cellules d'une Algue-hôte, Corallinacée ou non. Dans les cas les plus simples, ce protonéma devient directement fertile. Dans le cas le plus complexe des Corallinacées semi-endophytes représenté par les *Amphiroa*, les filaments protonémiens, calcifiés, engendrent, à l'intérieur des tissus de l'hôte, une structure multiaxiale qui progresse vers l'extérieur pour donner une croûte basale sur laquelle se forment les pousses dressées qui porteront les organes reproducteurs.

2. — Le type *Dumontia*, le plus répandu, caractérise le développement de toutes les Corallinacées libres, non endophytes ni parasites. Les premières étapes de la segmentation, communes à toutes les espèces étudiées, se font sans augmentation du volume de la spore. Les deux premiers cloisonnements, perpendiculaires l'un à l'autre, et perpendiculaires au substrat, engendrent quatre cellules primordiales réunies par trois synapses primaires. Chacune de ces cellules se comporte comme une initiale éphémère à fonctionnement indépendant, mais dont la division ne serait pas accompagnée d'auxésis. La segmentation se poursuit d'une manière généralement synchrone dans les quatre quadrants ; elle engendre d'abord une lame monostromatique ou lame primordiale. Par la suite, celle-ci se transforme, par des divisions cellulaires parallèles au substrat, en un massif germinatif qui se calcifie et dont les cellules basales marginales deviennent les initiales des files cellulaires hypothalliques rampantes du thalle juvénile.

Dans ce type *Dumontia*, plusieurs modes de développement sont mis en évidence :

a) le mode *Lithothamnium*, commun aux genres *Lithothamnium*, *Mesophyllum*, *Corallina* et *Jania*, est caractérisé par un massif germinatif constitué par un grand nombre de cellules disposées sans ordre et chez lequel plusieurs strates d'initiales marginales apparaissent précocelement ;

b) le mode *Neogoniolithon* est caractérisé par un massif germinatif à cellules régulièrement disposées, souvent pourvu de trichocytes, et par l'apparition précoce de plusieurs strates d'initiales marginales. Le développement des *Fosliella*, bien que beaucoup plus simple, en semble dérivé ;

c) le mode *Lithophyllum*, commun aux genres *Pseudolithophyllum*, *Lithophyllum*, *Dermatolithon* et, peut-être, *Goniolithon*, est caractérisé par un massif germinatif à découpage simple et régulier et par l'apparition, au début, d'une seule strate d'initiales marginales. La thalle juvénile, à hypothalle monostromatique, peut persister un temps plus ou moins long et devenir fertile sous cette forme (*Pseudolithophyllum*, *Dermatolithon*) ou acquérir, par une véritable métamorphose, une structure plus complexe (*Lithophyllum*, *Goniolithon*).

Le second chapitre est consacré au mode de réalisation des structures adultes et à leur fonctionnement. Après un rappel des notions classiques relatives à la structure des Floridées encroûtantes, les définitions des initiales et des méristèmes sont posées dans le cas particulier des Corallinacées. Les méristèmes peuvent être terminaux ou intercalaires. La ramifications des files cellulaires dans les plans radiaires peut être soit sous-apicale et se faire alors par bourgeonnement latéral, soit apicale et pseudodichotome ; l'évolution semble avoir conduit à une apicalisation progressive du phénomène.

Les structures actuellement connues chez les Corallinacées se répartissent en trois catégories, dont chacune, distribuée dans plusieurs directions évolutives parallèles, en représente des stades homologues.

1. — Les structures simples, à caractères juvéniles persistants, sont des formes à hypothalle unistratifié et à thalle généralement mince. Elles ont un développement de type *Dumontia*. Certaines sont des formes néoténiques de genres à structure plus complexe. Toutes s'accroissent par un méristème hypothallien marginal *terminal*. L'apparition, dans les plans radiaires, des ramifications périthaliennes à croissance définie est encore sous-apicale, avec des variantes conduisant à une pseudodichotomie imparfaite ; on distingue à cet égard :

a) les formes croissant par un méristème marginal à ramification typiquement sous-apicale dans les plans radiaires. Ce sont les genres *Melobesia*, *Fostiella* et *Pseudolithophyllum*. Le cas du *Pseudolithophyllum* est étudié en détail ;

b) les formes croissant par un méristème marginal dont les cellules se divisent, dans les plans radiaires, par une pseudodichotomie n'intervenant pas encore dans la ramification, qui demeure sous-apicale ; c'est ce qui est qualifié de pseudodichotomie imparfaite. Ce type de méristème caractérise les genres *Dermatolithon*, *Lithoporella*, *Mastophora* et *Metamastophora*.

2. — Les structures lithophylloïdes, dont le type le plus simple est représenté par la structure des *Lithophyllum*, sont caractérisées par leurs méristèmes, marginaux ou apicaux, toujours *intercalaires*, dont les cellules se divisent dans les plans radiaires par une pseudodichotomie qui est à l'origine de la ramification. Celle-ci est par conséquent apicale et véritablement pseudodichotome. La présence de synapses secondaires est un autre caractère important des structures lithophylloïdes. D'après la nature des stades juvéniles et les modalités de régénération des structures, on distingue :

a) des formes dérivées des *Pseudolithophyllum*, où l'évolution, progressive, n'a pas dépassé le stade des formes branchues. Ce sont les *Lithophyllum* ;

b) des formes qui possèdent un stade protonémien filamenteux, puis un stade encroûtant de type *Lithophyllum* sur lequel apparaissent les pousses dressées articulées. Ce sont les *Amphiroa* ;

c) des formes où l'évolution a conduit de structures simples de type *Dermatolithon* vers des formes branchues à structure apparente de *Lithophyllum* (*Gonio-lithon*), puis vers des formes articulées dressées (*Lithothrix*).

3. — Les structures lithothamnioides, dont le type le plus simple est représenté par la structure des *Lithothamnium* encroûtants, sont caractérisées par la présence d'un méristème hypothallien vrai, pluristratifié, toujours *terminal* et la possession, à l'exception du genre *Sporolithon*, d'anastomoses latérales exclusivement sous la forme de fusions. La ramification dans les plans radiaires est apicale et pseudodichotome. Ces structures auraient évolué progressivement à partir d'Algues encroûtantes vers des formes dressées d'abord simplement branchues, puis articulées. Selon leur degré de complexité, on distingue :

a) les formes peu évoluées, ne dépassant pas le stade des formes branchues. Ce sont les *Sporolithon* et les *Lithothamnium* et genres voisins ;

b) les formes moyennement évoluées, où les stades encroûtants et branchus sont encore les mieux représentés, bien qu'un stade articulé soit déjà réalisé. Ce sont les Néogoniolithées ;

c) les formes évoluées, où les stades encroûtants sont souvent réduits tandis que la phase dressée, articulée, devient prépondérante, parfois accompagnée d'une différenciation des rameaux. Ce sont les Corallinées articulées.

Après une brève comparaison des caractères ontogénétiques et morphogénétiques des Corallinacées avec ceux des autres Floridées, les principaux aspects de la biologie du développement sont rappelés.

La conclusion de ce travail fait ressortir l'importance des études ontogénétiques et morphogénétiques pour une meilleure connaissance et une meilleure définition des genres. La définition de types morphogénétiques et l'étude de leurs affinités permettent de proposer des récapitulations phylogénétiques. La synthèse de ces résultats conduit à l'élaboration d'une nouvelle classification plus naturelle des Corallinacées. A partir des grandes coupures apparues au cours de l'évolution dans le mode de réalisation des conceptacles et dans les différenciations cytologiques, cinq sous-familles sont ainsi redéfinies. La combinaison des caractères morphogénétiques et ontogénétiques permet de distinguer, à l'intérieur de chacune de ces sous-familles, un certain nombre de tribus.

INTRODUCTION

Ce travail, seconde partie d'une étude sur le mode de réalisation du thalle chez les Corallinacées, a pour but de reconnaître et de décrire les processus ontogénétiques et morphogénétiques, c'est-à-dire de suivre la formation des structures définitives à partir de la spore, d'observer ensuite leur mode de croissance et les différents aspects de la morphogenèse. La raison première de cette étude, précédemment évoquée (J. Cabioch, 1971 b) était d'améliorer, à l'intérieur de cette

famille, les définitions systématiques qui reposaient jusqu'alors sur les seuls critères anatomiques. Dans ce but, j'ai tenté d'analyser les structures actuelles en considérant séparément leurs caractères cyto- logiques, ontogénétiques et morphogénétiques. La synthèse de ces observations, ici présentée, tentera de montrer un aspect dynamique de la genèse de ces Algues et permettra d'aborder leur classement d'une manière nouvelle.

A l'heure actuelle, les études de morphogenèse réalisées chez les Corallinacées sont encore peu nombreuses. Elles nécessitent, en effet, pour chaque genre ou chaque espèce, l'observation de nombreux échantillons à différents stades de leur ontogenèse, ainsi que des possibilités d'expérimentation (cultures de spores, lésions de thalles, etc.). Il en résulte que, jusqu'à une date récente, l'étude des Corallinacées n'a suscité qu'un intérêt limité de la part des algologues, bien que ces Algues constituent, en fait, par leurs caractères propres (régularité de la croissance, calcification des parois celluloso-pectiques permettant une bonne conservation des filiations cellulaires) un matériel de choix pour aborder l'étude des structures multiaxiales chez les Floridées. Les recherches furent le plus souvent abordées et influencées par les paléontologistes qui attribuèrent parfois aux structures un caractère immuable, sans envisager suffisamment le problème de leur signification morphogénétique et de leurs variations possibles. Ne pouvant suivre sur les échantillons fossiles les filiations cellulaires, que seule peut montrer l'observation des synapses primaires, ces auteurs attachèrent alors, semble-t-il, une grande importance à la disposition des cellules, caractère qui, lorsqu'on lui accorde une valeur primordiale, risque de masquer les aspects fondamentaux des mécanismes de croissance.

Faisant, autant que possible, abstraction de ces concepts habituels, j'ai pour une meilleure exposition des problèmes de morphogenèse chez les Corallinacées actuelles, distingué deux aspects essentiels qui feront l'objet de deux chapitres successifs. Le premier traite du mode de développement des spores et de la formation des thalles juvéniles, c'est-à-dire de l'ontogenèse proprement dite. Le second est consacré au mode de fonctionnement (croissance, formations secondaires, régénéérations) des thalles adultes. Le choix d'une présentation différente pour chacun des deux chapitres a pour but de faire ressortir le mieux possible les aspects évolutifs de ces deux phénomènes.

En outre, bien que de nombreuses espèces aient été étudiées, le présent travail ne prétend pas en constituer une monographie mais tend, au contraire, à un effort de synthèse plus général. Dans le même but de simplification, j'ai laissé volontairement de côté la description de la formation des structures reproductrices qui ne sera que rarement évoquée ici et représente en fait, en dehors de toute considération phylogénétique, un phénomène morphogénétique secondaire. Cette description trouverait plus naturellement sa place dans une étude détaillée qui lui serait consacrée entièrement.

Pour le moment, la synthèse des observations cytologiques, ontogénétiques et morphogénétiques permettra de proposer des regroupements phylogénétiques nouveaux. Sur ces bases, je développerai, en conclusion, les grands subdivisions d'une classification plus naturelle des Corallinacées actuelles.

CHAPITRE PREMIER

DÉVELOPPEMENT DES SPORES ET FORMATION DES THALLES JUVÉNILES

I. — HISTORIQUE ET CONNAISSANCES ANTÉRIEURES

Les premières descriptions du développement du thalle chez les Corallinacées sont dues à Rosanoff (1866) qui, étudiant la structure anatomique des formes encroûtantes à thalle mince, réalisa de nombreuses observations sur les premières étapes de la segmentation des spores. Par la suite, d'autres auteurs montrèrent, à l'occasion d'études floristiques, les stades jeunes de quelques espèces. Ainsi, les frères Crouan (1867) donnent, dans leur « Florule du Finistère », les figures de jeunes thalles du *Lithothamnium lenormandii* et du *Corallina officinalis*. Thuret et Bornet (1878) ont observé et fidèlement représenté dans leurs « Etudes Phycologiques » le développement des spores du *Jania rubens*. Rosenvinge (1917), étudiant les Algues du Danemark, montre également les premiers stades de croissance de quelques *Fosliella* (*Fosliella minutula* en particulier, sous le nom de *Melobesia minutula*). A la même époque, plusieurs auteurs (Oltmanns, 1904 ; Killian, 1914 ; Kylin, 1917) tentent de reconnaître et de classer les différents modes de développement des spores dans l'ensemble des Floridées, mais ils ne peuvent généraliser leurs observations. Chemin (1937) effectue le premier une étude synthétique de ces phénomènes et rassemble, à cette occasion, les observations précédemment mentionnées chez les Corallinacées. Il distingue chez les Floridées cinq types de développement en tenant compte à la fois du premier comportement de la spore après sa fixation et de l'existence de formes protonémienne filamenteuses ou discoïdes. Ce sont :

1. le type *Nemalion* où la spore émet, aussitôt après sa fixation, un tube de germination dans lequel s'introduit tout le cytoplasme. Ce tube se segmente et se transforme en un protonéma filamenteux sur lequel apparaîtront les pousses dressées du thalle adulte ;

2. le type *Naccaria*, dans lequel la spore se segmente, au contraire, après fixation et où chaque segment ainsi formé (en nombre variable) émet un filament cloisonné unisérié qui se ramifie. L'ensemble forme également un système protonémien filamenteux plus ou moins développé, sur lequel apparaissent, par la suite, des massifs pluricellulaires où se forment les ébauches du thalle adulte ;

3. le type *Gelidium*, dans lequel la spore déverse la totalité de son contenu dans une protubérance latérale. Celle-ci se divise pour former un massif de cellules qui, très rapidement, engendre le thalle adulte ;

4. le type *Dumontia*. Il caractérise le développement d'un grand nombre de Rhodophycées à thalle « parenchymateux ». La spore se segmente après s'être fixée et se transforme en un massif hémisphérique de cellules, au

sommet duquel s'élaborent les initiales du thalle dressé. Chemin classe dans ce type le développement des Corallinacées et cette opinion est demeurée universellement adoptée jusqu'à une date très récente. L'auteur montre la régularité des premiers cloisonnements de la spore, qui conduisent à la formation d'un massif régulier de cellules, sur la marge duquel s'élaborent les initiales du thalle adulte. Il conclut à la généralité de ce processus pour l'ensemble de la famille ;

5. le type *Ceramium*, qui caractérise l'ensemble des Céramiales. C'est un mode de développement direct, où le cloisonnement de la spore engendre à l'un des pôles un rhizoïde de fixation, tandis qu'au pôle opposé apparaît l'initiale du thalle dressé.

Postérieurement aux études de Chemin, une autre classification des types de développement chez les Floridées a été proposée par Inoh (1947), basée sur le comportement de la spore aussitôt après sa fixation. L'auteur distingue ainsi deux types fondamentaux, qui peuvent être divisés en plusieurs catégories : le type *mediatus*, où la spore conserve son cytoplasme avant de se segmenter, et le type *immediatus*, où la spore déverse au contraire son contenu dans un tube germinatif. Les grandes lignes de cette classification, assez complexe et que je ne détaillerai pas ici, ont été évoquées et résumées par A. Boillot (1961) qui a étudié le développement des Champiacées ainsi que les variantes du développement de type *Gelidium* (A. Boillot, 1963). Nous adopterons, pour plus de clarté, la classification de Chemin qui s'adapte mieux aux différents types de développement observés chez les Corallinacées.

Il ressort de toutes ces observations que le développement des Rhodophycées comporte très souvent un stade protonémien plus ou moins développé, sur lequel apparaissent les frondes adultes. Pour Chadefaud (1960), le protonéma filamenteux, bien représenté dans le type *Naccaria*, se réduit dans le type *Dumontia*, à la spore cloisonnée, transformée en un coussinet globuleux frondogène. La preuve de cette homologie, demeurée jusqu'à présent hypothétique, nous sera donnée par l'exemple du développement des Corallinacées qui n'est, en fait, pas aussi homogène qu'il apparaissait au premier abord. Yamada (1959) a, le premier, reconnu l'existence de plusieurs types de développement légèrement différents (les types *Amphiroa ephedraea*, *Corallina pilularia* et *Fosliella*) mais n'en a pas donné d'illustration ni de description. Par la suite, Adey (1965) étudie et figure le développement des spores dans le sous-genre *Clathromorphum*. Johansen (1969a) montre également les premières étapes du développement chez les *Calliarthron* mais, jusqu'à ces dernières années, aucune étude synthétique des caractères généraux du développement des spores chez les Corallinacées n'avait été entreprise. L'objet du présent travail étant de reconnaître et de décrire les modalités de la réalisation du thalle à partir de ce développement, j'ai cherché à cultiver les spores de la totalité des genres mentionnés sur les côtes de France, aussi bien dans la Manche qu'en Méditerranée. Les premiers résultats obtenus à partir des espèces de la Manche (J. Cabioch, 1966, a et c) permettaient de confirmer, avec cependant quelques variantes, la grande homogénéité des premiers stades que l'on rapprochait très généralement du type *Dumontia* de Chemin. L'étude récente du développement des *Amphiroa* méditerranéens a montré l'existence d'un type de développement très différent, caractérisé par la formation d'un protonéma filamenteux tout à fait voisin de celui du type *Naccaria*. Les caractères du développement des spores communs à toutes les espèces étudiées, se limitent donc aux toutes premières étapes et, après les avoir rapidement énoncés, nous serons amenés à distinguer les types fondamentaux et à les décrire dans le détail.

II. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES PREMIÈRES ÉTAPES

Bien que les premières étapes du développement apparaissent rapidement au début, les cultures de spores de Corallinacées évoluent toujours lentement en milieu non renouvelé. Ainsi, von Stosch (1969) a montré qu'en boîtes de Pétri, dans un milieu enrichi, trois années sont nécessaires pour obtenir le développement de frondes sexuées à partir de tétraspores du *Corallina officinalis*. Pour remédier à cet inconvénient, j'ai dû utiliser un procédé différent. Les cultures ont été réalisées sur des lames de verre porte-objet, placées dans une circulation d'eau de mer, sur les paillasses du laboratoire. L'émission des spores est également facilitée lorsque les thalles fertiles sont maintenus en eau de mer courante. On a toujours soin de choisir des thalles bien caractérisés, dont l'identification ne prête pas à confusion, et que l'on dépose sur les lames, en maintenant les conceptacles vers le bas. En outre, pour comparaison et contrôle, des cultures sur lamelles couvre-objet ont été entreprises afin de permettre l'observation de la face inférieure des germinations. Lames et lamelles sont prélevées à intervalles réguliers et, après observation vitale, transportées pour fixation, soit dans le formol neutre à 4 p. 100, soit dans le mélange de Susa, afin de reconstituer les différentes étapes du développement et d'en réaliser l'étude histologique. L'observation vitale ne peut, en effet, être aisément pratiquée que sur les premiers stades, encore peu calcifiés.

Les caractères généraux des premières étapes ne diffèrent pas de ceux du développement de la plupart des Floridées. Carpospores et tétraspores se développent de la même manière dans tous les exemples connus, mais les thalles sexués sont quelquefois, chez les Corallinacées, bien plus rares que les tétrasporophytes et l'observation des carpospores n'a pas toujours été possible. Dans tous les cas, les spores se développent immédiatement après leur libération, qu'elles soient ou non fixées. Il n'existe, éventuellement, de germinations quiescentes, qu'au stade protonémien filamenteux ou discoïde. On constate également, avec Chemin (1937), que « chaque espèce a son mode particulier de développement, qui doit être considéré comme un caractère spécifique. Toutefois, entre les espèces d'un même genre, les différences sont faibles ». L'émission des spores peut-être obtenue de façon plus ou moins rapide selon les espèces. Le *Corallina mediterranea*, par exemple, libère ses spores quelques heures après le dépôt des thalles fertiles sur les lames de verre. Dans le cas du *C. squamata*, le processus est beaucoup plus long et les pontes, très difficiles à obtenir, ne s'observent qu'au bout de plusieurs jours, parfois même d'une semaine. On obtient souvent des émissions de sporocystes dont les noyaux sont déjà divisés et dont les spores s'individualisent lentement. Parfois même, le développement semble s'effectuer à partir du contenu indivis du tétrasporocyste et non de la spore.

Lors de leur émission, les spores des Corallinacées sont toujours dépourvues de paroi. Elles tombent sur le substrat puis se fixent et se développent, généralement à l'emplacement de leur point de chute. Elles manifestent peu de motilité, bien qu'elles soient très plastiques et se déforment considérablement pour sortir du conceptacle, dont l'orifice est très étroit. Quelquefois, bien qu'émises en abondance, elles ne se fixent pas et l'étude de leur devenir est alors difficile. C'est le cas chez certaines Algues articulées telles que les *Jania* et les *Amphiroa*. Les *Jania* de nos côtes sont presque toujours épiphytes sur

des Algues abondamment ramifiées (*Cladostephus*). Leurs spores sont alors passivement retenues entre les ramules de l'hôte (Fig. 7 C). Les *Amphiroa* sont des Algues endophytes au début, dans les tissus d'autres Corallinacées, et la fixation des premiers stades ne s'effectue qu'avec l'apparition d'un système perforant.

Les spores sont sphériques. Leur taille, variable à l'intérieur d'un même genre, demeure à peu près constante pour une même espèce ; les plus petites, qui d'ailleurs, le plus souvent, ne se fixent pas, s'observent chez les *Amphiroa* et le *Choreonema* ; elles ont 25 μ de diamètre chez l'*Amphiroa verruculosa* et l'*A. rigida* et 30 μ chez le *Choreonema thuretii*. Les plus grosses peuvent atteindre 65 μ de diamètre chez le *Neogoniolithon notarisii*. Elles sont fortement teintées de rose par les nombreuses portions de plastes que contient leur cytoplasme. Le noyau est toujours localisé au centre où il se remarque par la teinte plus claire de la spore à son voisinage. Le cytoplasme comporte peu de vacuoles au début, mais de nombreux grains d'amidon floridéen fortement colorables par le lugol et bien visibles, même en l'absence de plastes pigmentés (*Choreonema*). Assez rapidement après leur émission, les spores s'entourent d'une épaisse membrane cellulosopectique. Simultanément, en général, elles se fixent sur le substrat et prennent alors une forme hémisphérique. Elles ne s'écartent donc pas sensiblement, au cours des premiers stades, du comportement habituel des spores de Rhodophycées.

Peu après l'apparition de la paroi celluloso-pectique, la spore se segmente. Les premiers cloisonnements se font toujours sans augmentation du volume de l'ensemble. Ils assurent le retour aux dimensions cellulaires caractéristiques de l'espèce. Les modalités de cette segmentation, contrairement à ce que l'on admettait jusqu'à présent, ne sont pas uniformes dans l'ensemble de la famille et, dès ce stade, des différences fondamentales apparaissent. Il n'en demeure pas moins que, dans tous les cas, la calcification des membranes apparaît à peu près toujours au moment où la jeune germination augmente de volume, c'est-à-dire au moment où, après retour au rapport nucléoplasmique normal, les mécanismes de la croissance entrent en jeu.

III. — PRINCIPAUX TYPES DE DÉVELOPPEMENT

Dans l'état actuel de nos connaissances, je distinguerai deux types fondamentaux de développement chez les Corallinacées.

1. Le type le plus simple, et souvent très réduit, est voisin du type *Naccaria* de Chemin. Il caractérise le développement de genres parasites, endophytes ou semi-endophytes (*Choreonema*, *Schmitziella*, *Amphiroa*). La spore, en général, ne se fixe pas et elle peut ne pas se segmenter ou subir des cloisonnements irréguliers et peu nombreux. Elle donne naissance, rapidement, après s'être calcifiée, à un ensemble de filaments rampants qui s'étalent à la surface du support. Chacun d'eux s'accroît par le jeu de sa cellule terminale qui joue le rôle d'une initiale encore peu différenciée. Dans le cas le plus complexe des

genres semi-endophytes, l'ensemble de ces filaments, dont la structure est toujours très simple, s'insinue dans les tissus d'une autre Algue Corallinacée à l'intérieur desquels ils engendrent un nouveau type de structure, parenchymateuse et multiaxiale. Cette formation nouvelle s'accroît vers l'extérieur et s'étale à la surface de l'hôte pour former une croûte plus ou moins développée, sur laquelle apparaissent les ébauches des futurs thalles adultes. Parfois, cette croûte ne se forme pas et les jeunes ébauches apparaissent directement sur les filaments rampants. Ce type de développement comporte donc la formation d'un véritable protonéma filamenteux, à partir duquel s'élaborent les structures complexes du thalle adulte. Dans le cas de parasitisme, il se trouve réduit à la forme protonémienne qui devient fertile (*Choreonema*).

2. Les modes les plus répandus se regroupent, par certains aspects, dans le type *Dumontia* de Chemin. Il caractérise la majeure partie des genres de Corallinacées et les modalités de sa réalisation, bien qu'avec différentes variantes, de valeur souvent générique ou phylogénétique, offrent un ensemble de caractères communs. La spore subit, après s'être fixée, un certain nombre de cloisonnements dans des plans alternativement perpendiculaires, aboutissant à l'élaboration d'un massif cellulaire très régulier. A la périphérie de ce massif, les cellules les plus marginales acquièrent un rôle d'initiale et assurent la formation d'un thalle rampant plus ou moins développé. Dans le cas le plus simple et, peut-être, le plus évolué, un thalle dressé se forme très rapidement à partir de la marge de ce massif germinatif (cas de certains *Jania* et du *Corallina squamata*). Dans la plupart des autres cas, par contre — et que le thalle adulte soit dressé ou non — le massif germinatif issu du découpage de la spore engendre toujours un thalle encroûtant développé. Celui-ci peut demeurer encroûtant et devient alors fertile sous cette forme. Dans d'autres cas, après s'être développé de façon variable à la surface du substrat, il émet, vers le haut, des proliférations qui deviennent des branches, articulées ou non. Les régions fertiles se localisent alors, généralement, au sommet de ces branches. Nous verrons, après description de ces différents cas, quelle est leur valeur évolutive propre.

A. - LE TYPE NACCARIA ET SES DÉRIVÉS (planche I).

Ce type de développement a été mis en évidence pour la première fois (J. Cabioch, 1969c) chez les *Amphiroa* de la Méditerranée. Il revêt certains caractères particuliers qui ont été observés ensuite sur d'autres exemples appartenant à des catégories systématiques différentes. Il résulte vraisemblablement d'une adaptation à l'endophytisme. Nous l'avons étudié essentiellement chez l'*Amphiroa verruculosa*, l'*Amphiroa rigida* et quelques autres espèces (Fig. 4). Nous en avons retrouvé certains caractères dans les toutes premières étapes du développement chez le *Choreonema thuretii* et le *Schmitziella endophloea*. Il permet de mieux comprendre la place tout à fait particulière qu'occupent actuellement ces genres dans la classification des Corallinacées, ainsi que leur position phylogénétique, qui demeurerait jusqu'à présent très obscure.

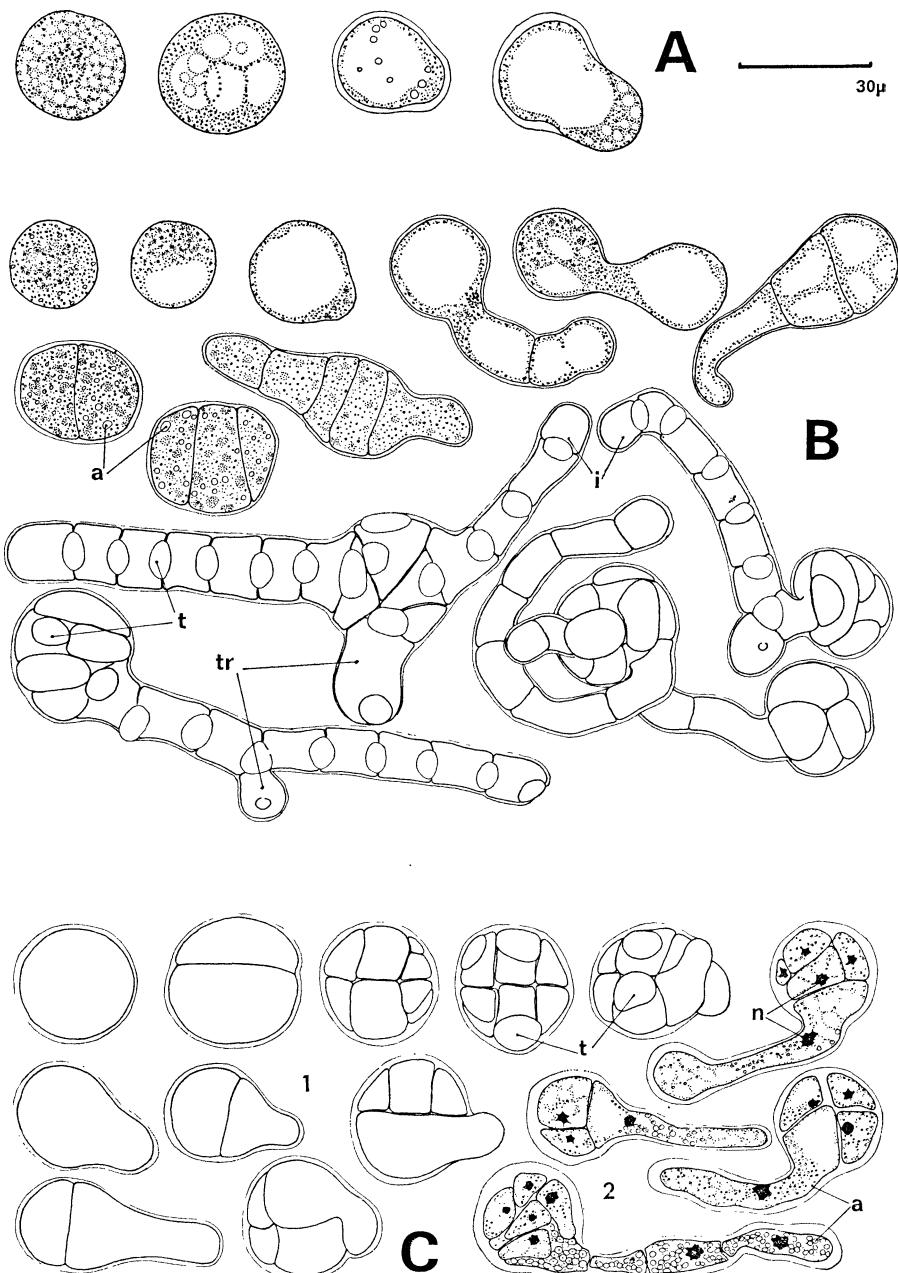


FIG. 1
Développements de type *Naccaria* chez les Corallinacées.

A. - *Chorenema thuretii*, vacuolisation progressive de la spore et formation du tube germinatif (observation vitale); B. - *Amphiroa verruculosa*, différents aspects de la germination des spores ; premières ébauches du protonéma filamentueux (observation vitale); C. - *Amphiroa rigida*, différents stades du développement des spores (1) (observation vitale); jeunes ébauches de filaments protonémiens colorées par l'hématoxyline-éosine (2).

a : amidon florideen ; i : initiale ; n : noyau ; t : cellule tectale ; tr : trichocyte.

I. — Les Corallinacées semi-endophytes.

L'étude de deux *Amphiroa* de Méditerranée a montré que ces Algues passent, au cours de leur ontogenèse, par un stade endophytique à l'intérieur des tissus d'autres Corallinacées. L'étude de ce mode de développement a été réalisée à partir de cultures de spores et complétée par l'observation des stades jeunes sur l'Algue-hôte récoltée dans la nature.

a) *Amphiroa verruculosa*. L'*A. verruculosa*, considéré par certains auteurs comme une forme de l'*Amphiroa cryptarthrodia*, est une espèce d'affinités systématiques encore mal définie. Nous en rapprocherons cependant les thalles fertiles récoltés à Banyuls sur les fonds coralligènes, où cette espèce forme, à la surface des thalles du *Pseudolithophyllum expansum*, de petits arbuscules grêles, étalés en éventail (Fig. 2, A) et de couleur rose vif. Funk (1927) mentionne également, en baie de Naples, sa présence dans cet habitat. Les branches, en général peu ramifiées, à divisions pseudodichotomes semblent émerger directement des tissus de l'Algue-support, et j'ai recherché en vain la trace d'une croûte basale même réduite. Il semblait donc, a priori, que les thalles dressés devaient au moins traverser les tissus du *Pseudolithophyllum* avant d'apparaître à sa surface. Cette absence de base encroûtante visible ayant attiré mon attention, j'entrepris de cultiver les spores de cette espèce en prélevant les rameaux fertiles, peu nombreux cependant, bien nettoyés de leurs épiphytes éventuels. Les spores ont une vingtaine de μ de diamètre et se distinguent difficilement à l'œil nu. Elles tombent sur le support, auquel elles adhèrent légèrement sans se fixer, et demeurent sphériques. Leur pigmentation est homogène ; les portions de plastes sont nombreuses accompagnées de grains d'amidon floridéen abondants et de petite taille (Fig. 1, B). Sur les lames de culture, j'ai observé, au cours des premières étapes, deux types de comportement légèrement différents.

Dans un premier cas, la spore ne se segmente pas. Son contenu se modifie très rapidement. La pigmentation se localise au centre de la spore (Fig. 1, B), annonçant un remaniement cellulaire. Puis, une grande vacuole centrale apparaît, refoulant vers la périphérie le cytoplasme et le noyau. A ce moment, une membrane, mince au début, se forme à sa périphérie. Par la suite, un bombement se produit à l'un des pôles ; il s'accentue progressivement, tandis que la taille de la vacuole s'accroît considérablement et il devient bientôt une sorte de tube germinatif où s'engage une partie du cytoplasme. Le noyau, entouré d'une zone de cytoplasme riche en plastes, se localise au niveau du goulot de sortie. Dans certains cas, il se divise sans qu'aucune cloison ne se forme. Quelquefois, la spore à ce stade subit un cloisonnement en deux portions d'égale importance. Le plus souvent, la première segmentation apparaît au niveau du tube germinatif. En culture, de telles figures de développement n'ont pas évolué davantage.

En d'autres cas, par contre, le contenu de la spore demeure homogène et la segmentation intervient rapidement après la formation d'une paroi celluloso-pectique. Les cloisonnements, variables en nombre et en direction, sont le plus souvent irréguliers. Ils conduisent à la formation d'un massif conservant la forme sphérique de la spore

originelle et composé de quelques grosses cellules calcifiées, recouvertes de cellules tectales. Ces grosses cellules émettent des prolongements qui se segmentent pour engendrer, chacun, un filament unisérié. On observe ainsi, sur les lames de culture (planche I, 10, 11 et 12), un lacis de filaments enchevêtrés qui se maintient, s'accroît et

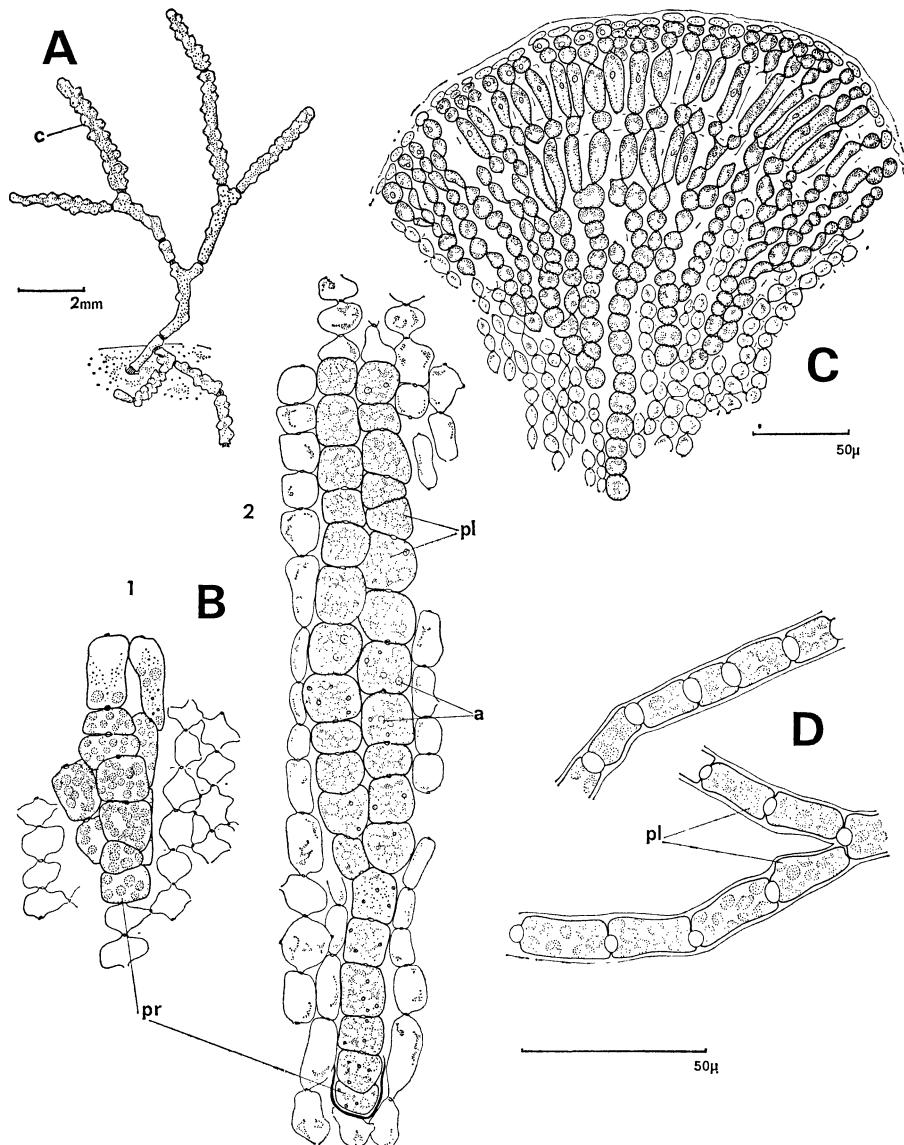


FIG. 2
Développement de l'*Amphiroa verruculosa*
dans les tissus du *Pseudolithophyllum expansum*.

A. - morphologie externe de la partie dressée à la surface de l'hôte ; B et C. - coupes longitudinales de *P. expansum*, hématoxiline-fuchsine acide ; différents stades de la formation du thalle juvénile de l'*A. verruculosa* à partir du protonéma filamentueux ; D. - protonéma filamentueux croissant entre les cellules du *P. expansum* (observation vitale).

a : amidon floridéen ; c : conceptacle ; pl : plaste ; pr : protonéma.

s'étale à la surface du support. Ils sont composés d'une suite de cellules à paroi calcifiée, chacune partiellement recouverte vers le haut par une cellule tectale dépourvue de toute incrustation calcaire. La croissance est assurée par le cloisonnement de la cellule terminale de chaque filament, qui fonctionne comme initiale. Celle-ci assure également, par division pseudodichotome, la formation des rameaux-fils. Certains de ces rameaux semblent ne pas évoluer ; ils se transforment en trichocytes, qui demeurent en position latérale le long du filament. Sur les lames, cet enchevêtrement de filaments s'accroît, mais je n'ai, pour le moment, pas observé de transformation ultérieure.

On observe, par contre, à l'intérieur même des tissus calcifiés du *Pseudolithophyllum expansum*, des formes filamenteuses très voisines des précédentes (Fig. 2, D). En certaines régions mortes et décolorées, on voit, en effet, une sorte de marbrure rose apparaissant, à la loupe, formée de fines veines, composées d'un lacis de filaments unisériés calcifiés, identiques à ceux qui ont été obtenus en culture. Nettement perforants, ces filaments circulent entre les cellules mortes du *Pseudolithophyllum*.

Les observations vitales ne permettant pas une observation plus poussée du phénomène, j'ai recherché, à l'aide de coupes histologiques, les premières étapes de l'apparition des branches articulées. En prélevant une région du *Pseudolithophyllum* portant des thalles dressés d'*Amphiroa* aussi jeunes que possible j'ai réalisé, après fixation et décalcification, des coupes longitudinales de 5 μ d'épaisseur dans ce matériel. On peut y voir, au milieu des files cellulaires régulières de l'hôte, des cellules à paroi épaisse, à contenu fortement colorable, à cytoplasme spumeux. Ainsi que le montrent les coupes séries (Fig. 2, B et C), ces cellules sont les différents éléments d'un même filament, correspondant à des formations analogues à celles qu'on peut observer sur le vivant. Par endroits, on voit, sur les coupes, ces cellules se diviser pseudodichotomiquement vers le haut et engendrer un faisceau de files cellulaires dressées qui s'élargit rapidement en éventail, repoussant les tissus du *Pseudolithophyllum*. Ces filaments dressés, simplement coalescents au début, s'accroissent vers la surface de l'hôte par le jeu de leurs cellules apicales dont le fonctionnement devient synchrone, tandis qu'apparaissent des formations synaptiques secondaires entre cellules de files voisines. Ainsi s'élabore, progressivement, un tissu dont la structure rappelle beaucoup celle des *Lithophyllum* arbusculaires (planche I, 13). De telles ébauches, bien que fréquentes, sont souvent difficiles à observer sur les coupes. Leur anatomie est, en effet, très voisine de celle du *Pseudolithophyllum*. Elles apparaissent cependant, en général, plus colorées, car leurs cellules, étant plus jeunes, sont encore pourvues de plastes bien développés. Bien que ces deux types de tissus soient caractérisés, l'un et l'autre, par la présence de liaisons synaptiques secondaires, il n'y a jamais formation de telles anastomoses entre l'hôte et l'endophyte. Dans les cellules basales de l'*Amphiroa*, ainsi que dans celles des filaments dressés qui se dirigent vers la surface de l'hôte, le cytoplasme se garnit de nombreuses vacuoles qui lui confèrent un aspect spumeux tout à fait caractéristique, indice peut-être d'une activité sécrétrice en liaison avec le mode de vie perforant de l'Algue. Ce cytoplasme est dépourvu, à ce stade, de grains d'amidon floridéen. Des portions de plastes se répartissent dans les nombreux trabécules

de cette résille cytoplasmique. La propagation du protonéma filamenteux semble s'effectuer entre les cellules du *Pseudolithophyllum* sans trop perturber son anatomie. Il n'y a ni pénétration ni destruction de ces cellules, mais simplement un cheminement entre les parois calcifiées, vraisemblablement accompagné de décalcifications locales, mais sans accumulation évidente de substances pectiques. Ce protonéma, qui peut être maintenu en culture, est pigmenté et capable d'élaborer ses propres réserves. Il doit donc être qualifié simplement d'endophyte. Il arrive que l'Algue-support réagisse à son contact et l'on voit quelquefois, sur les coupes, de jeunes *Amphiroa* déjà bien reconnaissables, que recouvre complètement un tissu de cicatrisation formé à partir du périthalle de l'hôte. Le plus souvent, après avoir atteint la surface du *Pseudolithophyllum*, la jeune ébauche s'étale en une croûte généralement assez peu développée (de quelque 100 μ de diamètre) à la périphérie de laquelle apparaissent les premières articulations des futurs thalles dressés.

b) *Amphiroa rigida*. C'est une espèce bien connue en Méditerranée où elle est fréquente, ainsi qu'en certaines régions de la côte Atlantique, du golfe de Gascogne au Maroc. On la récolte, sur le littoral, dans les stations abritées ou dans les cuvettes profondes (Hamel et Lemoine, 1953). On admet couramment (Johansen, 1969b) que les arbuscules dressés de cette espèce se forment à partir d'une croûte basale. Afin de reconnaître les différentes étapes du développement, j'ai donc, comme dans le cas précédent, étudié, d'une part le comportement des spores en culture et recherché, d'autre part, à l'aide de coupes histologiques, les plus jeunes stades observables dans la nature. J'ai pris soin de récolter des thalles aussi complets que possible et, dans ce but, détaché des fragments de la roche-support. Dans tous les cas, j'ai pu constater, après élimination d'une abondante flore épiphyte, la présence de thalles de *Neogoniolithon notarisii* semblant enrober les arbuscules de l'*Amphiroa rigida*, mais, par contre, l'absence de toute trace de croûte basale (Fig. 3, D).

Les thalles fertiles, fort rares dans la région de Banyuls, ont été récoltés sur la côte catalane espagnole, à Puerto de la Selva et maintenus, dès le retour au laboratoire, dans une circulation d'eau de mer. Les spores sont émises au bout d'un à deux jours. Elles ont 25 μ de diamètre et, comme dans le cas précédent, demeurent sphériques sans se fixer véritablement au substrat. Leur pigmentation, homogène au début, se concentre bientôt au milieu de la spore qui s'entoure ensuite d'une membrane cellulo-pectique. A partir de ce moment, sans vacuolisation préalable du contenu, la segmentation intervient. En de rares cas, cependant, on peut voir une protubérance germinative s'ébaucher après division du noyau (Fig. 1, C₁). Dans le cas le plus général, la spore se segmente en quatre, selon deux plans perpendiculaires dont l'un, parallèle au plan du substrat, n'est pas toujours perceptible lors de l'observation. Les quadrants ainsi formés évoluent ensuite indépendamment les uns des autres. Il arrive que l'un d'eux, sans se rediuiser, émette directement un rhizoïde de germination. Le plus souvent, ils se rediuisent en trois éléments susceptibles de produire chacun un rhizoïde. Généralement, ces rhizoïdes sont au nombre de un ou deux pour l'ensemble de la spore. Leur formation, ainsi que leur croissance, est toujours accompagnée d'une intense vacuolisation du cytoplasme (qui pourrait peut-être annoncer une

activité sécrétrice). Chaque segment découpe également, par cloisonnement oblique, une petite cellule ovoïde qui deviendra une cellule tectale. A partir de ce stade, la paroi des cellules se calcifie, à l'exception de celle des cellules tectales. La spore n'étant pas véritablement fixée au substrat, il est souvent difficile d'observer l'arrangement des cellules et de reconnaître l'ordre des cloisonnements (Fig. 1, C₁) ; il

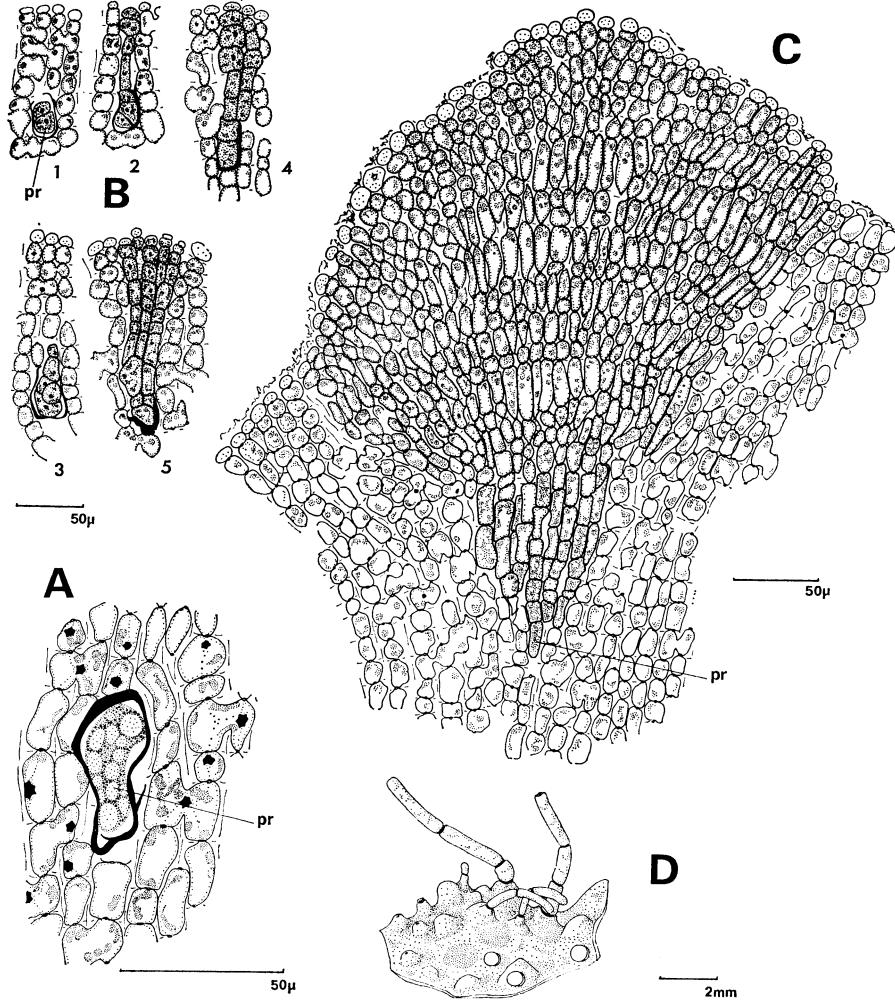


FIG. 3

Développement de l'*Amphiroa rigida* dans les tissus du *Neogoniolithon notarisii*.

A, B, C. - coupes longitudinales radiales du *N. notarisii*, hématoxyline-éosine ; détail du protonéma filamenteux de l'*A. rigida* (A), premières étapes de la formation du thalle juvénile (B), apparition de la structure classique des *Amphiroa* (C) ; D. - aspect externe des jeunes thalles articulés à la surface de l'hôte.
pr : protonéma.

semble même qu'une certaine torsion de l'ensemble se produise. Le rhizoïde se segmente une ou deux fois ; parfois, il se ramifie, mais dans tous les cas observés, les germinations maintenues durant plu-

sieurs mois en eau de mer courante, n'ont pas dépassé ce stade. On observe seulement un épaississement important de la membrane calcifiée du rhizoïde, qui ne semble plus susceptible de se diviser ou de s'accroître. Ces jeunes stades ont été fixés, décalcifiés et colorés, soit par l'hématoxyline et la fuchsine acide, soit par l'hématoxyline et l'éosine. Les colorations montrent les différentes régions de la paroi

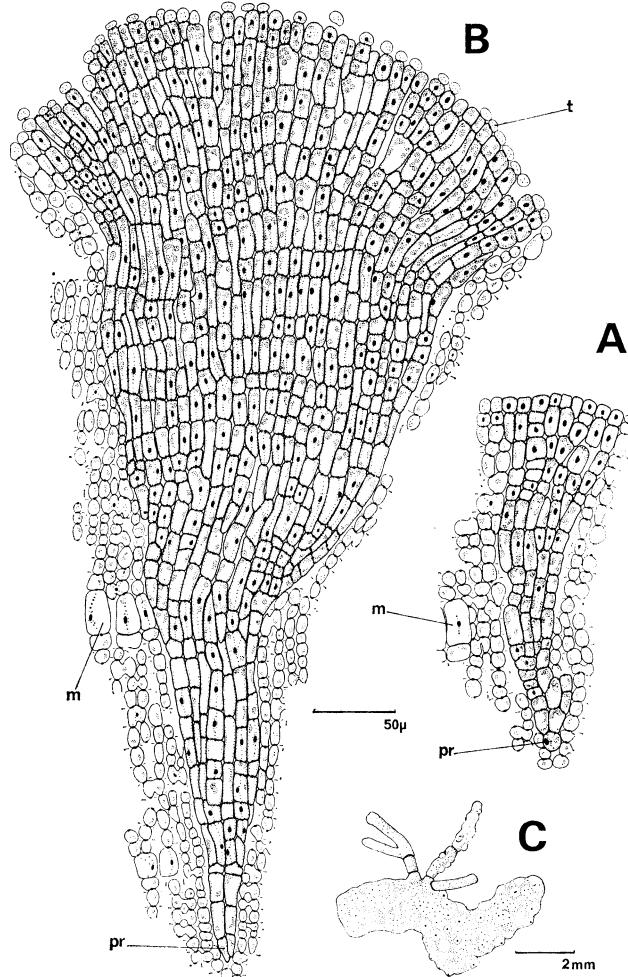


FIG. 4
Développement d'un *Amphiroa* sp. dans les tissus du *Porolithon onkodes*.

A, B. - deux stades de la formation du thalle juvénile à partir du protonéma filamenteux ; C. - aspect externe des thalles articulés à la surface de l'hôte.
m : mégacyste ; pr : protonéma ; t : cellule tectale.

celluloso-pectique et mettent en évidence la mince cuticule externe fortement colorable par la fuchsine. Cette cuticule semble jouer un rôle important pour la protection de la spore. On la voit se percer au moment de l'émission du rhizoïde et il semble qu'apparaîsse alors une zone de moindre résistance rendant les plantules particulièrement

vulnérables à ce stade. On observe en effet souvent, sur les lames, des coques vides correspondant à des spores divisées dont le contenu a dégénéré ou disparu progressivement. Les colorations font également ressortir le système vacuolaire (Fig. 1, C₂), ainsi que la migration du noyau vers l'extrémité du rhizoïde en voie de croissance. De très nombreux petits grains d'amidon floridéen sont répartis dans le cytoplasme de toutes les cellules.

Des coupes longitudinales colorées ont été réalisées dans les thalles du *Neogoniolithon notarisi* portant de jeunes ébauches dressées d'*Amphiroa* (Fig. 3, A, B et C). Comme pour l'espèce précédente, on constate la présence de filaments perforants circulant entre les cellules de l'hôte mais il ne semble pas qu'ils s'insinuent à l'intérieur même de ces cellules. Les repoussant progressivement, ils prennent leur place et les cellules finissent, le plus souvent, par dégénérer. Les cellules de ces filaments endophytes montrent un cytoplasme d'aspect spumeux, très intensément colorable par la fuchsine acide. Elles engendrent, à un moment donné, des files cellulaires dressées, présentant, au début, ces mêmes caractères cytologiques qui s'estompent ensuite et disparaissent lorsque, vers la surface du *Neogoniolithon*, le faisceau filamenté, devenu plus important, acquiert une structure dense de type *Lithophyllum*. Les tissus de l'hôte et de son endophyte ont des caractères anatomiques très différents permettant de suivre aisément le déroulement du phénomène (Fig. 3, A, B et C). Comme dans le cas précédent, la jeune ébauche endophyte, à structure multi-axiale, s'étale à la surface de l'hôte en une croûte généralement assez peu développée (200 à 300 μ de diamètre), sur laquelle apparaissent les premières articulations d'un certain nombre de rameaux dressés.

2. — Corallinacées parasites ou endophytes.

Le mode de développement des Corallinacées entièrement parasites ou endophytes paraît être le résultat d'une simplification extrême du processus qui vient d'être décrit et rappelle celui observé par J. et G. Feldmann (1958) dans le cas de quelques autres Floridées parasites. Je l'ai étudié sur les deux exemples de nos côtes. L'un, le *Choreonema thuretii*, dépourvu de pigmentation, est caractérisé par un thalle calcifié composé de filaments rampant à l'intérieur des tissus d'autres Algues calcaires telles que les *Jania* ou les *Corallina*. L'autre, le *Schmitziella endophloea*, d'affinités encore imprécises, est constitué par des filaments pigmentés, rampant entre les couches cellulosopectiques de la membrane des Cladophoracées. Il n'est pas rare de récolter ces thalles à l'état fertile mais les spores ne se prêtent que très difficilement aux études de développement.

Les spores du *Choreonema thuretii* ont cependant pu être obtenues et observées durant quelque temps. Les thalles fertiles, récoltés à Roscoff en janvier, étaient endophytes dans les tissus du *Corallina squamata* qui en est, dans la Manche, l'hôte presque exclusif. Les spores ont été émises en très faible quantité et maintenues, non sans difficulté, sur des lames de verre (Fig. 1, A). Elles sont dépourvues de pigmentation et mesurent de (20) 25 à 30 μ de diamètre. Elles ne possèdent pas de paroi. Leur cytoplasme, presque homogène, est rendu

finement granuleux par la présence de très nombreux grains d'amidon floridéen de taille très réduite, tandis qu'au centre, une zone plus claire correspond au noyau. Au début, la spore ne se fixe pas. Très rapidement, son contenu se modifie par l'apparition de vacuoles nombreuses, petites et de calibre égal, que l'on pourrait, à première vue, confondre avec des grains d'amidon floridéen (planche I, 1). Ensuite, la spore adhère au substrat sans trop se déformer, toutefois. En même temps, le nombre des vacuoles diminue, tandis que leur volume augmente par fusion des différents éléments du système vacuolaire, phénomène qui s'effectue en commençant par le centre de la spore. Simultanément, une fine pellicule celluloso-pectique apparaît à sa surface. Par la suite, le phénomène s'accentue : les vacuoles s'unissent en une grande vacuole centrale unique et la membrane s'épaissit fortement. Un peu plus tard, à l'un des pôles de la spore, le cytoplasme, souvent spumeux, se concentre tandis que la membrane se déforme. On voit ainsi apparaître progressivement, en ce point, une sorte de pôle germinatif qui fait saillie et n'est bientôt plus recouvert que par une mince membrane. A l'intérieur de la spore, subsiste la grande vacuole entourée de cytoplasme pariétal. Il se forme ainsi une zone membranaire de moindre résistance et l'on observe souvent l'émission d'une partie du cytoplasme (planches I, 3 et 4) sans qu'il y ait véritablement éclatement de la spore. Celle-ci demeure très turgesciente et par là-même très fragile. Je n'ai pu suivre, en dehors de l'hôte habituel, les étapes ultérieures du développement. Il paraît vraisemblable que la première ébauche filamentuse s'élabore directement à partir de la protubérance germinative observée, la spore déversant, en quelque sorte directement son contenu à l'intérieur des tissus de l'hôte. Elle se transforme ensuite en un système de filaments rampants et perforants et sa paroi, jusqu'à ce stade tout au moins, ne se calcifie pas. Ces observations vitales sont confirmées par des colorations à l'hématoxyline-éosine.

Dans le cas du *Schmitziella endophloea*, les thalles fertiles produisent, dans la Manche, toujours des bispores. Celles-ci n'ont pu être maintenues en culture. On observe cependant, aussitôt après leur émission, une intense vacuolisation du cytoplasme, tout à fait comparable au cas précédent. Le thalle filamentux rampant, endophyte dans la paroi des Cladophoracées ou de certaines Céramiacées (*Bornetia*) s'élabore donc, selon toute vraisemblance, directement à partir de la spore.

B. - LE TYPE DUMONTIA ET SES VARIANTES. (planche II).

Le type *Dumontia* caractérise le développement de toutes les Corallinacées libres, non endophytes ni parasites. Les exemples étudiés appartiennent aux genres *Melobesia* (ex *Epilithon*), *Lithothamnium*, *Mesophyllum*, *Fosliella*, *Neogoniolithon*, *Dermatolithon*, *Lithophyllum*, *Pseudolithophyllum*, *Corallina* et *Jania* dont j'ai suivi le développement pour une vingtaine d'espèces. J'énoncerai un certain nombre de caractères généraux communs à tous les exemples, avant de les classer en un certain nombre de modes, appartenant tous au type *Dumontia*.

I. - Caractères généraux

a) Identité des premières étapes, et formation de quatre cellules primordiales ayant valeur d'initiales.

Les premières étapes du développement sont identiques pour toutes les espèces étudiées. La spore, généralement de taille assez grande (40 à 60 μ), tombe sur le support, se fixe après s'être entourée d'une paroi celluloso-pectique, prend une forme hémisphérique et se développe rapidement. La segmentation s'effectue sans augmentation de taille de l'ensemble. Les deux premiers cloisonnements sont perpendiculaires l'un à l'autre et au substrat. Ils engendrent quatre cellules identiques et sont accompagnés de la formation de synapses primaires bien visibles à la face inférieure des plantules après coloration par l'hématoxyline (Fig. 5, A). En effet, le premier cloisonnement découpe la spore en deux éléments sensiblement égaux. A la fin de la première division, une synapse apparaît dans la cloison nouvellement formée et se localise au voisinage du centre de la spore. Le second cloisonnement (Fig. 5, A), perpendiculaire au premier, recoupe chacun de ces deux éléments en deux cellules à peu près identiques et se termine par la formation de deux synapses également localisées vers le centre de la spore. On obtient ainsi quatre cellules reliées par trois synapses primaires (Fig. 5, A). Malgré la présence de ces liaisons synaptiques, ces quatre cellules se comportent de manière indépendante et il arrive souvent que, seule, l'une d'elles se segmente, les autres avortant. Dans ce cas, le développement aboutit néanmoins à la formation d'un thalle normal. Le plus souvent, ces cellules que je qualifierai de « cellules primordiales », se divisent de façon synchrone. Chacune d'elles se comporte comme une initiale à découpage oblique, dont la division ne serait pas accompagnée d'auxésis. Dans le cas le plus général, les cloisonnements sont parallèles à l'une des faces et alternativement perpendiculaires l'un à l'autre. Cette alternance n'est pas toujours régulière et l'on observe différentes variantes (Fig. 5, B). Chacun de ces cloisonnements que l'on peut qualifier de cloisonnements primaires isole, du côté distal, une nouvelle initiale de même type et, du côté proximal, une cellule-fille très allongée se redoublant ensuite par des cloisonnements secondaires transversaux. Ces derniers se font dans le prolongement des cloisonnements primaires successifs (Fig. 5, B) et de façon synchrone. Généralement, au bout de quatre cloisonnements primaires alternés, la cellule primordiale se trouve complètement divisée selon un quadrillage apparemment régulier et, seules, les synapses primaires permettent de reconnaître l'ordre des divisions. La segmentation se fait sans augmentation du volume de la spore et s'achève lorsque toutes les cellules situées en position marginale sont sensiblement de même taille. La lame cellulaire monostromatique ainsi formée, ou lame primordiale, présente déjà, à ce stade, les caractéristiques cytologiques propres à chaque tribu ou chaque genre (synapses secondaires ou fusions entre cellules voisines). Les quatre cellules primordiales apparaissent comme quatre initiales éphémères à fonctionnement indépendant. Le type de segmentation qui vient d'être décrit à partir d'une spore fixée hémisphérique, aboutit à un découpage qui

correspond, dans ses grandes lignes, au modèle théorique établi par Thompson (1917, p. 373) dans le cas de la division d'une cellule discoïde.

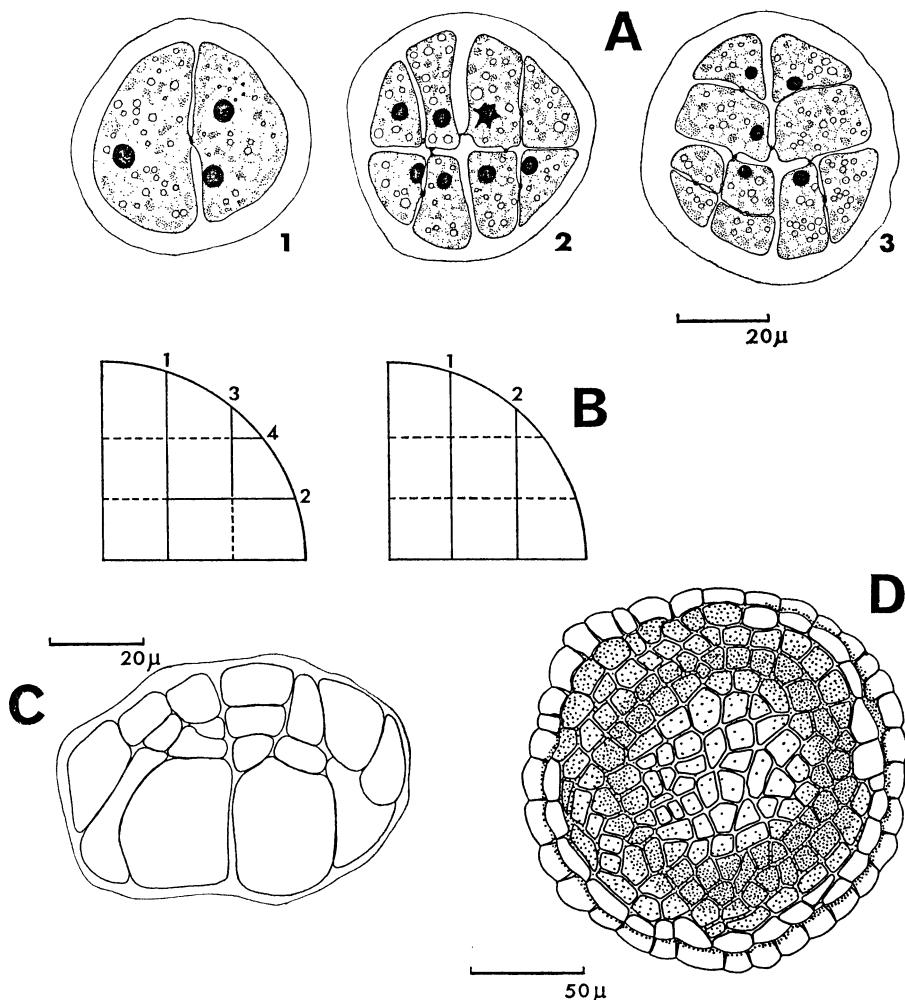


FIG. 5

Caractères généraux des développements de type *Dumontia* chez les Corallinacées.

A. - premières étapes de la segmentation des spores et formation de la lame primordiale sur l'exemple du *Neogoniolithon notariisi* ; B. - schéma du découpage des cellules primordiales (en traits continus : les cloisonnements primaires ; en pointillé : les cloisonnements secondaires) ; C. - coupe d'un massif germinatif de *Lithothamnium lenormandii* ; D. - aspects externe du massif germinatif du *Corallina squamata*.

b) Formation d'un massif germinatif par découpage de la lame primordiale.

Par la suite, toujours sans augmentation du volume de l'ensemble, le phénomène devient plus complexe et une évolution s'observe à la face supérieure des plantules. Les cellules de la lame primordiale se divisent plusieurs fois dans un plan parallèle à celui du substrat et engendrent ainsi de courtes files cellulaires verticales. Ces files peuvent

se ramifier par division pseudodichotomique terminale. La lame primordiale se transforme ainsi en un massif germinatif à cortication externe d'aspect variable et dont la morphologie semble constituer un caractère systématique non négligeable permettant de distinguer différents modes.

c) Transformation des cellules marginales en initiales.

Avant que s'achève la cortication supérieure du massif germinatif, les cellules basales de la lame primordiale qui se trouvent en position marginale, acquièrent toutes, et de façon uniforme et synchrone, un rôle d'initiale. Elles s'accroissent et se divisent pour engendrer, dans le plan du substrat, les files cellulaires rampantes du thalle juvénile. Des divisions transversales assurent l'allongement de ces files ; des divisions pseudodichotomes permettent leur ramification et, par là-même, l'expansion du jeune thalle à la surface du substrat. A ce moment, apparaît la calcification des parois qui débute généralement au niveau des cellules les plus âgées, situées au centre du massif germinatif. Celui-ci se calcifie souvent intensément et la disposition des cellules y est alors d'observation difficile. On reconnaît, après décalcification et coloration, ses limites, marquées par la cuticule de la spore originelle fortement colorable par la fuchsine. A partir de chacune des quatre cellules primordiales, la structure, d'abord uniaxiale, devient donc multiaxiale. Cette transformation rappelle, par certains aspects, d'autres exemples déjà décrits chez les Algues (Dictyotales, Délessériacées) où l'on voit l'initiale unique perdre très tôt son fonctionnement privilégié et se confondre avec les cellules marginales qui acquièrent même valeur qu'elle.

Dans les développements de type *Dumontia* classiques, le massif germinatif engendre directement les premières ébauches du thalle adulte à partir de ses cellules supérieures, tandis que, par sa marge, il subit généralement un accroissement limité, ayant pour effet de consolider la fixation de l'ensemble. Chez les Corallinacées, au contraire, le massif primordial ne subit pas d'évolution ultérieure, mais les initiales marginales ont, le plus souvent, un fonctionnement indéfini. Elles engendrent un thalle encroûtant, qui peut se développer considérablement et devenir fertile sous cette forme ou bien être très réduit et porter des rameaux dressés développés sur lesquels se localisent progressivement les organes reproducteurs.

2. - Principaux modes de développement de type *Dumontia* chez les Corallinacées.

La morphologie externe du massif germinatif constitue le caractère le plus aisément accessible à l'observation. Son étude comparée sur des espèces nombreuses et aussi diverses que possible, apporte de précieuses indications phylogénétiques et autorise, dans bien des cas, à rapprocher des genres que leur anatomie faisait tenir pour éloignés.

a) Le mode *Lithothamnium* (Fig. 6) est caractérisé par un massif germinatif constitué par un grand nombre de cellules calcifiées, souvent disposées sans ordre, et par l'apparition précoce de plusieurs

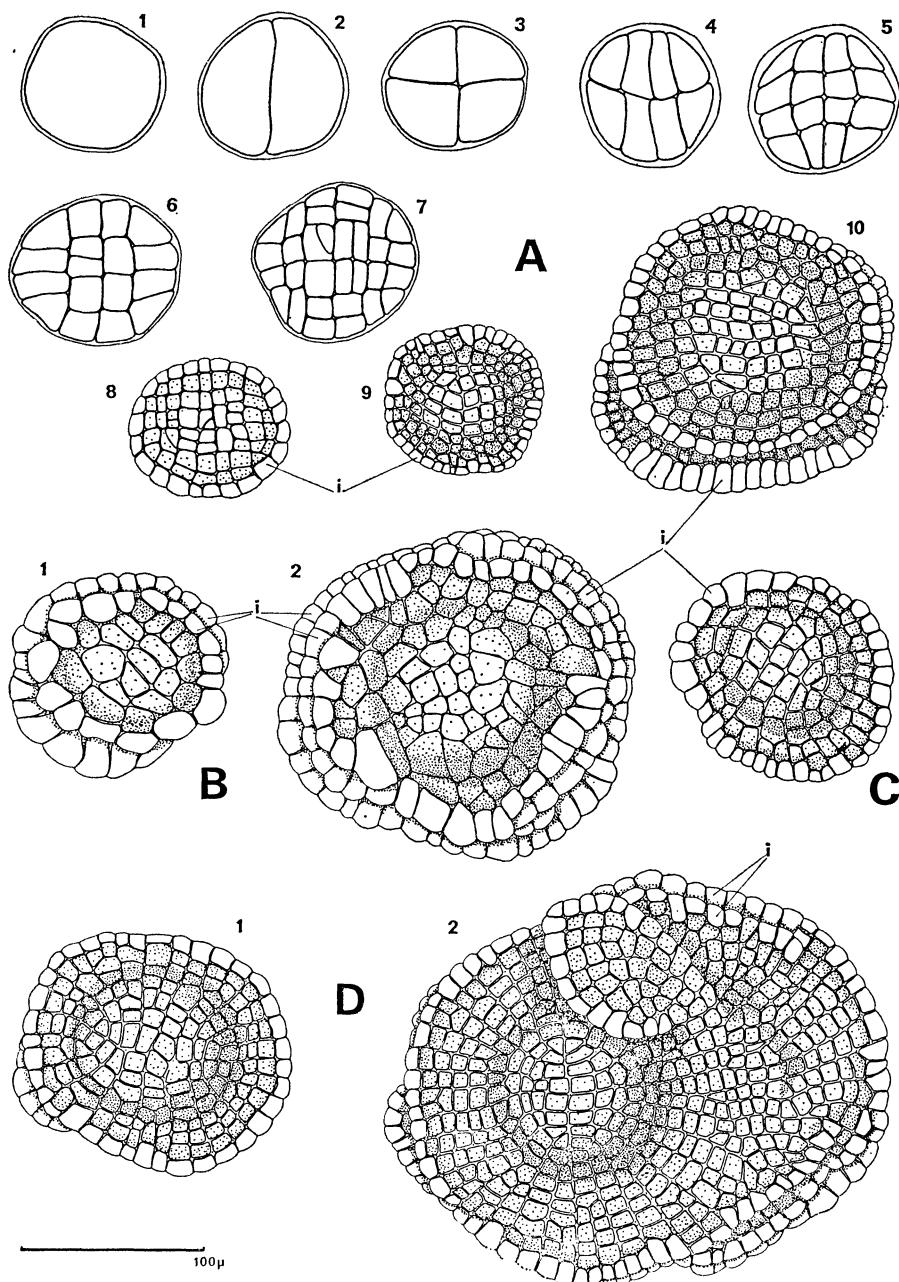


FIG. 6
Développements de type *Dumontia*, mode *Lithothamnium*.

A. - *Lithothamnium lenormandii*, différentes étapes de la segmentation des spores et formation de la lame primordiale (1 à 7); formation du massif germinatif (8) et apparition des premières strates d'initiales hypothalliales (9 et 10); B. - *Mesophyllum lichenoides*, massif germinatif jeune et initiales marginales (1); stade plus âgé (2); C. - *Jania rubens*, massif germinatif; D. - *Corallina mediterranea*, formation des initiales hypothalliales à la périphérie du massif germinatif (1); stade plus âgé; thalle encroûtant développé (2).
i : initiale.

strates d'initiales marginales. Je l'ai observé dans les genres *Lithothamnium*, *Mesophyllum*, *Corallina*, *Jania*, ainsi que chez le *Melobesia membranacea* qui en serait une forme simplifiée. L'étude de plusieurs exemples (*Mesophyllum lichenoides*, *Lithothamnium polymorphum*, *L. lenormandii*, *L. bornetii*, *L. sonderi*, *L. corallioides*, *L. calcareum*, *Corallina officinalis*, *C. mediterranea* et *C. squamata*, *Jania rubens* et *J. corniculata*) me permet d'en dégager les caractères essentiels. A l'exception de celles du *C. squamata* et du *J. rubens*, les spores se fixent et leur base s'aplatit sur le support. La formation de quatre cellules primordiales n'est pas toujours réalisée et une seule d'entre elles suffit à assurer le développement. La segmentation aboutit rapidement à la formation d'une lame monostromatique comportant, pour chaque quadrant, environ 16 cellules. Lorsque la spore ne se fixe pas, les premiers cloisonnements paraissent quelquefois irréguliers et difficiles à observer (*Jania rubens*). Mais, dans la plupart des autres cas, on peut suivre, en vue superficielle, la transformation de la lame primordiale en un massif germinatif. On voit qu'à chaque cellule basale, correspondent alors plusieurs cellules superficielles (Fig. 5, C). Cette complication du massif germinatif débute avant l'apparition de la calcification et se poursuit quelque temps après.

Dans la plupart des cas, les premières initiales marginales calcifiées sont les initiales d'un thalle encroûtant de structure généralement complexe, caractérisée par la présence d'un hypothalle pluristratifié ; rapidement, en effet, une seconde nappe d'initiales marginales apparaît au-dessus de la première. Cette formation s'effectue à partir de cellules externes du massif germinatif et non par la simple division pseudodichotomique verticale des premières initiales.

A partir de ce type de développement, assez universellement répandu, une évolution semble s'être faite dans les deux directions suivantes.

Une simplification du phénomène s'observe chez le *Melobesia membranacea* (planche II, 1 à 5). Le massif germinatif est représenté simplement par la lame primordiale, légèrement épaissie, mais sans ramifications des files cellulaires verticales. Il offre, de ce fait, un aspect très régulier, marqué par un quadrillage de petites cellules. Le thalle encroûtant, formé à partir de ce massif, comporte un hypothalle également simplifié, qui demeure unistratifié.

Une complication et une accélération du déroulement des étapes (Fig. 7) caractérisent, au contraire, le développement des *Corallina* et des *Jania* (J. Cabioch, 1966c). Dans tous les cas, un massif germinatif complexe et épais se trouve formé, à la périphérie duquel apparaissent les initiales marginales. Dans le cas le plus général (*Corallina officinalis*, *C. mediterranea*, *Jania longifurca*), elles engendrent ensuite un thalle prostré de un à plusieurs centimètres de diamètre, qui donne naissance, après un temps assez long, à des frondes dressées. Il est probable que les genres *Yamadaea* et *Chiharaea*, caractérisés par un thalle encroûtant développé et des branches réduites aux conceptacles articulés, se développent de la même façon. Dans le cas du *C. squamata*, le massif germinatif engendre un thalle rampant réduit, sur lequel apparaît très tôt la première articulation d'une jeune pousse. Chez le *Jania rubens* et le *J. corniculata*, la spore, retenue entre les rameaux de son hôte, ne se fixe pas et son développement est irrégulier.

Le massif germinatif demeure sphérique (Fig. 7, C₃) et le thalle rampant se trouve réduit aux premières initiales de la pousse dressée.

b) Le mode *Neogoniolithon* (Fig. 8) est caractérisé par un massif germinatif à cellules régulièrement disposées, souvent pourvu de trichocytes, et par l'apparition précoce de plusieurs strates d'initiales. Les thalles fertiles du *Neogoniolithon notarisii* émettent facilement

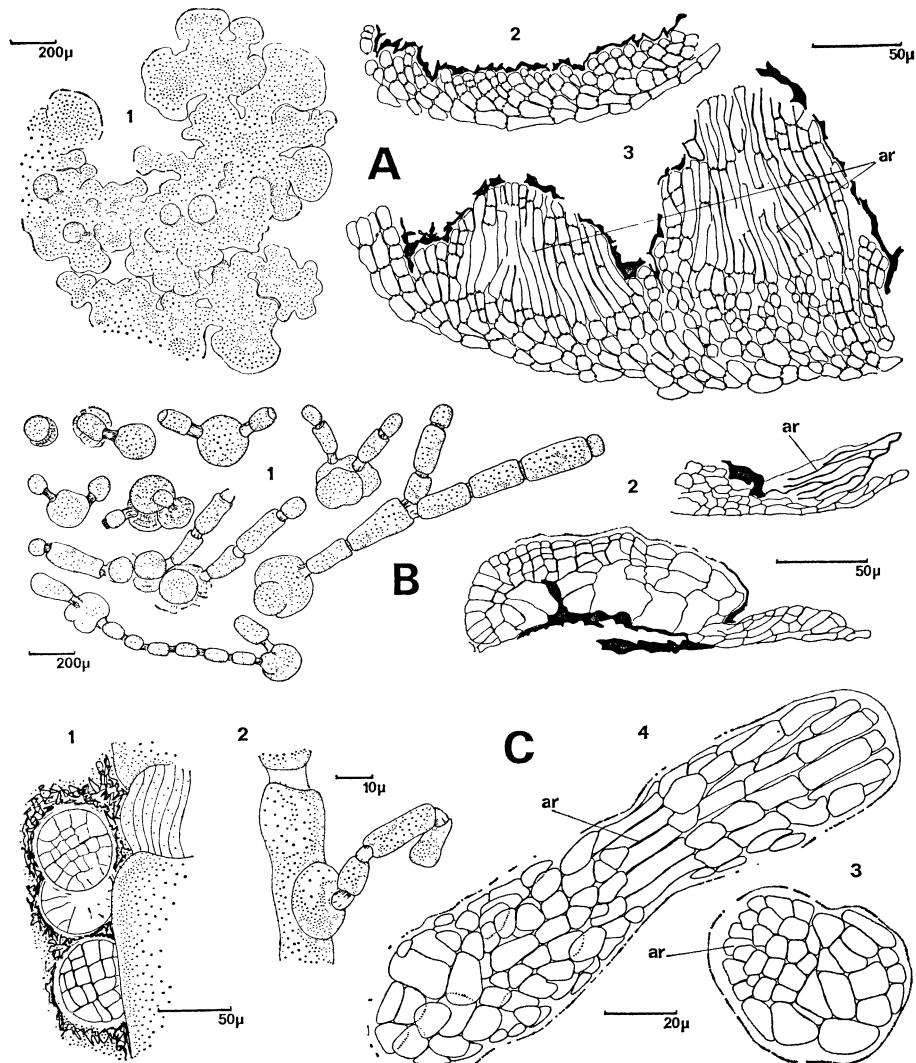


FIG. 7
Formation du thalle articulé chez les Corallinées.

A. - *Corallina officinalis*, croûte basale obtenue en culture et formation des premières pousses dressées (1); coupe longitudinale radiale de cette croûte (2); id., apparition des premières articulations de pousses dressées (3); B. - *Corallina squamata*, massifs germinatifs et premiers stolons articulés (1); coupe d'un massif germinatif et départ d'une première articulation (2); C. - *Jania rubens*, spores divisées, non fixées, à la surface d'un rameau du thalle-père (1); germination plus âgée portée par le thalle-père (2); aspect des thalles juvéniles (3 et 4).
ar : articulation.

leurs spores. Celles-ci, généralement de grande taille, se fixent rapidement sur le support et la segmentation commence aussitôt. Elle est, le plus souvent, très régulière et aboutit à la formation d'une lame primordiale de 16 grandes cellules qui se découpent ensuite verticalement pour engendrer un massif germinatif d'aspect très régulier. Une première nappe d'initiales s'individualise à partir des cellules basales situées en position marginale. A ce moment apparaît la calcification. En même temps, certaines cellules superficielles du massif germinatif se transforment en trichocytes. Leur contenu se dépigmente partiel-

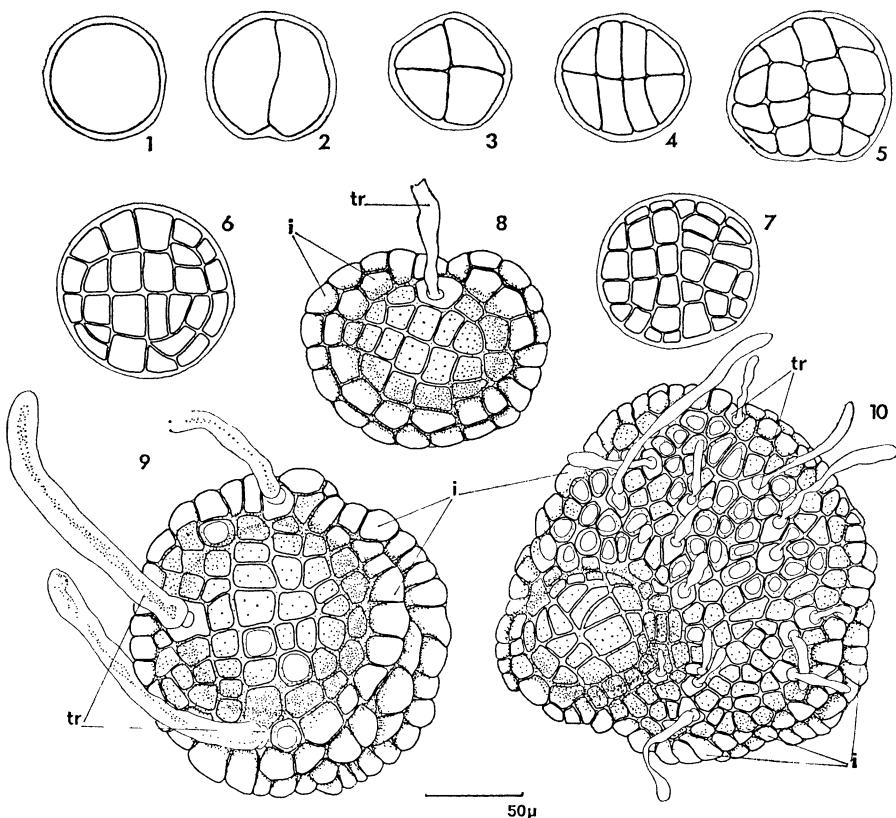


FIG. 8
Développement des spores chez le *Neogoniolithon notarissii*.

1 à 7 : étapes de la segmentation des spores et formation de la lame primordiale ; massif germinatif calcifié ; 8 : premières strates d'initiales marginales ; 9 : massif germinatif développé, pourvu de trois strates d'initiales hypothalliques marginales ; 10 : stade plus âgé, thalle encroûtant développé, à trichocytes nombreux. i : initiales ; tr : trichocytes.

lement. Un prolongement cellulosique en forme de poil apparaît à leur sommet et s'allonge (Fig. 8). Peu de temps après le début du fonctionnement des premières initiales marginales, une seconde nappe s'ébauche à partir des cellules immédiatement supérieures du massif germinatif. Les cellules qui se sont transformées en trichocytes ne sont plus capables d'évolution ultérieure et ne peuvent engendrer d'initiales. Toute croissance marginale se trouve alors stoppée à leur

niveau (Fig. 8, 8). Les massifs germinatifs du *Neogoniolithon notarisii* ont donc un aspect différent de ceux des Lithothamniées et des Corallinées. Leur structure est plus simple. Le mode de découpage de la spore se reconnaît à l'extérieur même du massif germinatif. Le cloisonnement vertical des cellules de la lame primordiale s'effectue sans pseudodichotomie. La présence de trichocytes sur le massif germinatif, que l'on retrouve ensuite sur le thalle adulte, constitue également une particularité.

Le mode de développement des spores des *Fosliella*, bien que beaucoup plus simple, semble dérivé du précédent. Le cloisonnement régulier de la spore conduit à l'élaboration d'une lame primordiale réduite, le plus souvent, à huit cellules (Fig. 15, A). Il n'y a pas de recloisonnement vertical et le massif germinatif est, par conséquent, réduit à la lame primordiale dont les cellules acquièrent d'emblée le rôle d'initiales marginales. Elles donnent donc directement naissance aux filaments rampants du thalle adulte et portent les premières cellules tectales ou épithalliennes. Les trichocytes, absents à la surface de la lame primordiale, n'apparaissent que sur le thalle encroûtant. Dans certains cas (*Fosliella farinosa* var. *solmsiana*) la segmentation de la spore ne dépasse pas le stade des deux premiers cloisonnements. Les quatre cellules primordiales qui en résultent deviennent directement quatre initiales marginales indépendantes engendrant, par des divisions non synchrones, des filaments également indépendants (Fig. 15, C_o et 3).

c) Le mode *Lithophyllum* est caractérisé par un massif germinatif à découpage simple et régulier (Fig. 9) et par l'apparition, au début, d'une seule strate d'initiales marginales. Il est présent dans les genres *Lithophyllum*, *Pseudolithophyllum*, *Dermatolithon* et, peut-être, *Goniolithon*. Mes observations ont porté sur un certain nombre d'espèces de la Manche et de la Méditerranée : *Dermatolithon corallinae*, *D. pustulatum*, *D. cystoseirae*, *Lithophyllum incrustans*, *L. fasciculatum*, *L. tortuosum*, *Pseudolithophyllum expansum*, *P. orbiculatum*. La spore se découpe en une lame primordiale où apparaissent très rapidement les synapses secondaires caractéristiques de ces genres. Le découpage du massif germinatif est toujours simple et régulier, quelle que soit la taille de ses cellules. Les files cellulaires qui le composent ne subissent pas de ramifications pseudodichotomes. Parmi les cellules les plus externes de ce massif, certaines se transforment en trichocytes. Les autres sont des cellules tectales, généralement non calcifiées, qui recouvrent, le plus souvent partiellement, les éléments sous-jacents. A la périphérie du massif germinatif se forment les initiales marginales (planche II, 9 et 10). Un thalle juvénile, de structure simple, s'élabore ainsi. Il peut évoluer de deux façons :

— dans les cas les plus simples, la strate unique d'initiales engendre un thalle encroûtant qui s'étend sur le substrat. Il est constitué par un hypothalle unistratifié, bientôt surmonté d'un périthalle plus ou moins développé et devient fertile sous cette forme (*Dermatolithon*, *Pseudolithophyllum*) ;

— dans les cas plus complexes, ce thalle juvénile simple subit une métamorphose (*Lithophyllum*, *Goniolithon*) plus ou moins tardive. Les files de cellules périthalliennes s'inclinent pour se transformer en un faux hypothalle pluristratifié, conservant encore certains carac-

ères du tissu périthallien. Les modalités de cette métamorphose, ainsi que le mode de fonctionnement, souvent très particulier, des initiales marginales, seront décrits plus loin.

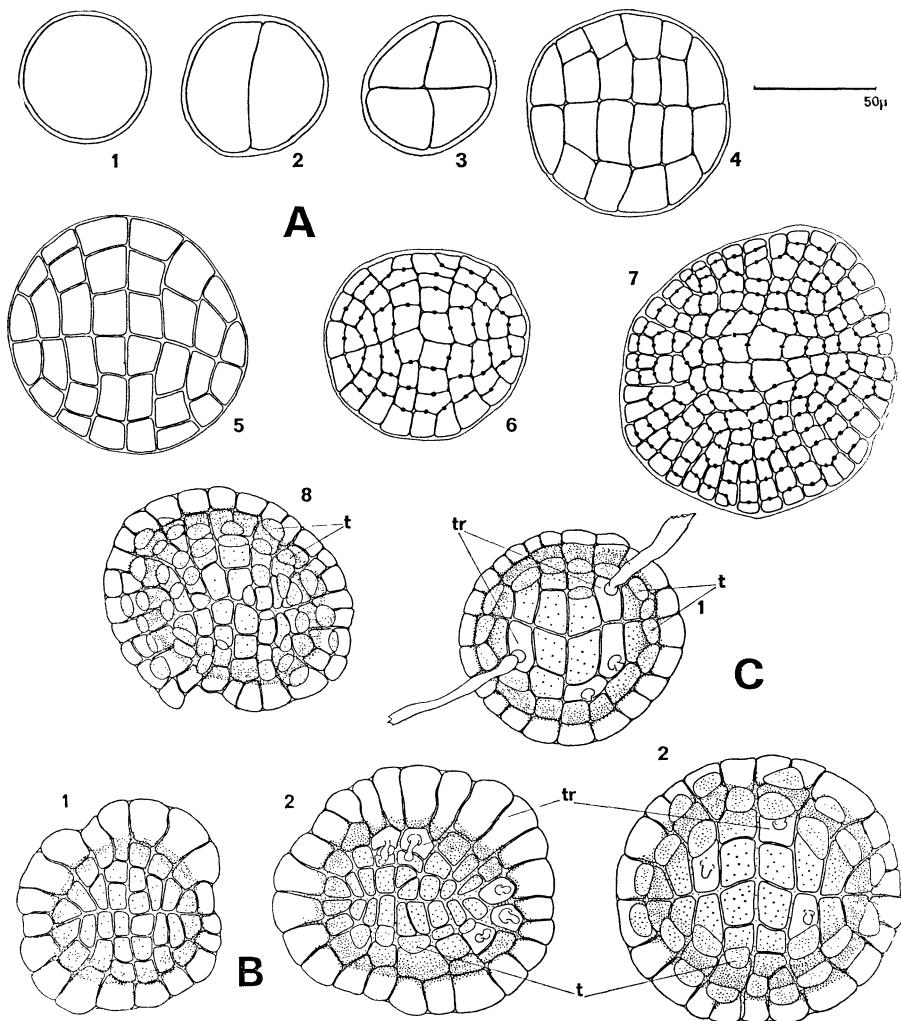


FIG. 9
Développements de type *Dumontia*, mode *Lithophyllum*.

A. - *Lithophyllum incrassans*, étapes de la segmentation des spores et formation de la lame primordiale (1 à 5); lame primordiale, face inférieure montrant les filiations cellulaires (6); face inférieure d'un massif germinatif (7); aspect externe d'un massif germinatif, strate unique d'initiales marginales (8); B. - *Lithophyllum tortuosum*, deux exemples de massifs germinatifs ; C. - *Dermatolithon pustulatum*, massifs germinatifs (1 et 2).
i : initiales ; t : cellule tectale ; tr : trichocyte.

C. - CONCLUSION

Le classement, par ordre de complexité croissante, des différents types et modes de développement des spores chez les Corallinacées, permet d'en donner une meilleure interprétation phylogénétique et d'y

repérer trois étapes fondamentales, qui semblent être dérivées les unes des autres, soit par le fait d'une évolution régressive (parasitisme), soit par celui d'une évolution progressive, parfois lente (métamorphose).

1. Dans le cas, le plus simple, des Corallinacées parasites et endophytes, la spore ne se cloisonne pas. Elle engendre directement un protonéma filamentueux, de nature nématothallienne, selon le terme créé par Chadefaud (1968), et qui devient fertile sous cette forme.

2. Dans le cas des Corallinacées semi-endophytes, la spore se cloisonne le plus souvent. Elle donne naissance à un protonéma filamentueux, développé, de nature nématothallienne, toujours stérile, sur lequel apparaissent, à un moment donné, des structures multiaxiales, hiérarchisées, dont la valeur sera discutée plus loin et qui porteront les organes reproducteurs.

3. Dans le cas général des Corallinacées ni parasites ni endophytes, le stade nématothallien peut être considéré comme réduit aux premiers cloisonnements de la spore. Le massif germinatif présente, dans cette hypothèse, une structure déjà évoluée, puisqu'il est constitué, au début, par quatre initiales indépendantes faisant place rapidement à un méristème marginal, lorsque commence à se former la structure hiérarchisée des thalles adultes. Cette apparition se fait, dans certains cas, en deux étapes séparées par un bouleversement anatomique que l'on peut qualifier de métamorphose (*Lithophyllum*, *Goniolithon*).

Dans cette conception, certaines formes conservant à l'état adulte des caractères juvéniles évidents, peuvent être qualifiées de néoténiques. C'est le cas des Corallinacées parasites et endophytes. C'est également le cas des formes les plus simples des Corallinacées non parasites (*Melobesia*, *Dermatolithon*, *Fosliella*), où la formation des bispores est fréquente et constitue, quelquefois, le seul mode de reproduction connu. Le phénomène de néoténie serait donc intervenu à différents niveaux de l'évolution morphologique de ces Algues. En outre, les types et modes germinatifs peuvent constituer, dans certains cas, un caractère systématique complémentaire. C'est également l'hypothèse proposée par J. Feldmann (1938) dans le cas du *Caulacanthus*. Nous verrons, par ailleurs, après avoir étudié le mode de réalisation des différentes structures, comment les premières étapes de développement des Corallinacées peuvent être rapprochées de celles des autres Floridées.

CHAPITRE II

LES STRUCTURES ADULTES - MODE DE RÉALISATION ET FONCTIONNEMENT

INTRODUCTION

L'étude du développement des spores chez les Corallinacées vient de nous montrer l'hétérogénéité des formes juvéniles. A partir de celles-ci, le thalle adulte se réalise en outre de diverses manières. Il peut élaborer rapidement sa structure définitive, ou conserver au contraire (*L. incrustans*) des caractères juvéniles durant un temps plus ou moins long. C'est alors, au cours d'une véritable métamorphose, que se forme une structure plus complexe. En outre, l'état fertile est parfois atteint dès les stades juvéniles. Mais le point le plus important est que les stades morphogénétiques que l'on voit se succéder ainsi dans l'ontogénie, ont souvent une structure identique à la structure adulte caractéristique d'autres genres de Corallinacées. Ainsi, certains *Lithophyllum* passent, au cours de leur ontogenèse, par des stades morphogénétiques plus simples, de type *Pseudolithophyllum* (J. Cabioch, 1969 a). De même les *Goniolithon* dérivent de structures simplifiées, de type *Dermatolithon* (J. Cabioch, 1970 b). Les genres de chaque lignée phylogénétique correspondent donc, chez les Corallinacées, à des stades morphogénétiques que l'on peut classer d'une manière naturelle, dans un ordre de complexité croissante, et certaines formes à structures primaires simples pourraient alors être considérées comme des formes à caractères juvéniles néoténiques.

En outre, il n'y a souvent aucune corrélation entre les premières étapes du développement de la spore et l'anatomie du thalle adulte correspondant. En d'autres termes, deux structures très voisines peuvent résulter de développements différents. Inversement, deux modes de développement identiques peuvent engendrer des structures très dissemblables. Ainsi la croûte basale d'un *Amphiroa* et la croûte d'un *Lithophyllum* ont une structure très semblable et un mode de développement extrêmement différent. Par contre, les spores des *Lithophyllum* et des *Dermatolithon* ont un développement identique mais l'anatomie des thalles adultes est très différente.

Compte tenu de cette complexité, j'ai choisi de présenter et d'étudier les structures adultes, non en fonction de leur seule ontogénie, qui ne permet pas toujours de les regrouper, étant donné la diversité des premières étapes, mais en tenant compte de leur position évolutive la plus évidente déduite de l'ensemble de leurs caractères morphogénétiques aussi bien qu'ontogénétiques. En effet, bien que les données paléontologiques ne puissent nous apporter de renseignements suffisants, et sans anticiper sur les conclusions de ce travail, je rappel-

lerai (J. Cabioch, 1971 a) que les études de morphogenèse effectuées sur le plus grand nombre possible d'exemples, conduisent à formuler l'hypothèse suivante : l'évolution se serait manifestée, chez les Corallinacées, tout d'abord au niveau des deux phénomènes importants que sont le mode de développement des organes reproducteurs et les phénomènes cytologiques secondaires (anastomoses latérales), conduisant à la diversification d'un certain nombre de groupes évolutifs auxquels j'ai attribué la valeur de sous-familles. Dans chacun de ces groupes, un même schéma conducteur a produit, selon des processus morphogénétiques et ontogénétiques souvent différents, des formes anatomiques parallèles.

La combinaison des processus ontogénétiques et morphogénétiques permet de définir, à l'intérieur des sous-familles, un certain nombre de tribus correspondant à des séries évolutives et l'on peut distinguer dans chacune de celles-ci :

— des structures généralement simples, à caractères juvéniles plus ou moins persistants, qui sont peut-être le résultat d'une évolution régressive ;

— des structures plus complexes, où l'évolution semble s'être faite, à partir de thalles encroûtants, dans le sens de l'apparition progressive de frondes dressées, sur lesquelles se seraient localisés les organes reproducteurs. Ces formes dressées, vraisemblablement les plus évoluées, peuvent même, parfois, par des moyens très divers, perdre localement la calcification de leurs parois cellulaires et devenir articulées.

L'exposé qui va suivre fera donc apparaître, en premier lieu, le degré d'évolution des structures qui seront ensuite considérées au point de vue de leur morphogenèse définie après étude et description du fonctionnement des initiales et des méristèmes. En d'autres termes, nous analyserons d'abord, après un bref rappel des notions classiques relatives à la structure des Floridées encroûtantes, la définition et le fonctionnement des initiales. Ces données anatomiques et morphogénétiques regroupées avec celles de l'ontogénie, permettront ensuite de définir les grands types de structure, leur valeur et leurs potentialités.

I. — DÉFINITIONS PRÉLIMINAIRES.

A. - RAPPEL DES NOTIONS CLASSIQUES.

Le thalle des Corallinacées est constitué par un assemblage de files cellulaires coalescentes, à disposition plus ou moins complexe.

Dans les cas les plus simples, qui sont ceux des Corallinacées parasites ou semi-parasites, cet assemblage peut être réduit à un ensemble de filaments isolés ramifiés (*Choreonema*, protonéma des *Amphiroa*), ou prendre par coalescence de plusieurs éléments, l'aspect d'une structure organisée (*Schmitziella*).

Toutes les autres Corallinacées ont une structure plus complexe, différenciée en tissus ayant des rôles morphogénétiques particuliers

et que Oltmanns (1904) classe parmi les structures de type multiaxial ("Springbrunnentypus"). Leur schéma constitutif de base est représenté par un thalle encroûtant, plus ou moins développé, où l'on distingue :

— une nappe de filaments rampants étalés sur le substrat, appelée hypothalle (Solms-Laubach, 1881); elle assure l'expansion du thalle et, par là même, elle est toujours présente ; sa croissance est, en principe, indéfinie. Cet hypothalle est composé d'une seule strate de filaments horizontaux dans les formes les plus simples, de plusieurs dans les cas plus complexes ;

— produits par la ramification des files cellulaires horizontales, des filaments qui, se redressant à la verticale, forment un tissu recouvrant l'hypothalle et que l'on nomme *périthalle* (Rothpletz, 1891). Celui-ci peut être, parfois, réduit ou même absent (*Lithoporella*, certains *Fosliella*). Il est habituellement recouvert d'une ou plusieurs assises de petites cellules protectrices dont l'ensemble est appelé *épithalle*.

Dans les formes branchues, on distingue, habituellement, par comparaison avec la disposition anatomique des croûtes, un tissu médullaire entouré d'un périthalle. La valeur et la genèse de ces formations seront discutées plus loin.

A partir de ces définitions, qui se sont trouvées précisées peu à peu vers la fin du siècle dernier, Mme Lemoine (1911 a) a réalisé une étude détaillée des différents types de structure et proposé leur application à la systématique. On lui doit (1910 a) la distinction, très importante du point de vue morphogénétique, entre les formes à hypothalle pluristratifié et celles à hypothalle unistratifié, les premières étant désignées provisoirement sous le nom de *Lithothamniées*, terme impropre dans ce cas et dont l'acceptation fut rapidement remaniée par l'auteur. Par la suite, Mme Lemoine s'est intéressée, dans un but taxinomique, plus particulièrement aux structures du premier groupe, les plus nombreuses et les plus diversifiées.

J.H. Johnson a cherché, à son tour, à préciser la structure de ces thalles. L'auteur considère, en paléontologue, non pas l'organisation fondamentale, filamentuse, des cellules, mais leur disposition en rangées successives plus ou moins régulières, telle qu'elle apparaît sur les coupes. Il distingue ainsi (Johnson, 1961) trois types principaux d'hypothalles pluristratifiés :

— l'hypothalle simple, ou « *simple hypothallus* », formé d'un petit nombre de strates de cellules qui se recouvrent graduellement ;

— l'hypothalle coaxial ou « *coaxial hypothallus* », où les couches de cellules apparaissent, en section longitudinale, formées d'arcs de cercles successifs ;

— l'hypothalle plumeux ou « *plumose hypothallus* », où les couches de cellules partent du centre et s'incurvent vers le haut et vers le bas du thalle, donnant aux coupes de l'hypothalle un aspect presque penné.

Cette classification, purement morphologique, ne tient pas compte des filiations cellulaires véritables et ne peut faire ressortir la nature réelle des structures telle qu'elle résulte du fonctionnement des points végétatifs.

Chadefaud (1960) a proposé une interprétation morphogénétique des structures chez les Corallinacées et a cherché à reconnaître une éventuelle hiérarchisation des tissus. Il distingue ainsi :

— des structures simples, qualifiées de protothalliennes puis de nématothalliennes (Chadefaud, 1968), représentées par certaines

formes à hypothalle unistratifié (*Fosliella*) qu'il assimile à un ensemble de filaments rampants et dressés sans hiérarchisation (pas de différenciation morphologique nette entre hypothalle et périthalle) ;

— des structures multiaxiales hiérarchisées, qualifiées de cladomienues, qui correspondent aux formes à hypothalle développé. Ce dernier est, en effet, assimilé à un cladome multiaxial couché, portant sur sa face supérieure un cortex pleuridien constitué par le périthalle.

Nous verrons, en conclusion de ce travail, après avoir étudié les différents aspects morphogénétiques des structures, quel est leur degré de hiérarchisation et l'interprétation que l'on peut leur accorder. Chadefaud (1968) semble cependant apporter lui-même quelques restrictions à l'interprétation des structures chez les Floridées encroûtantes.

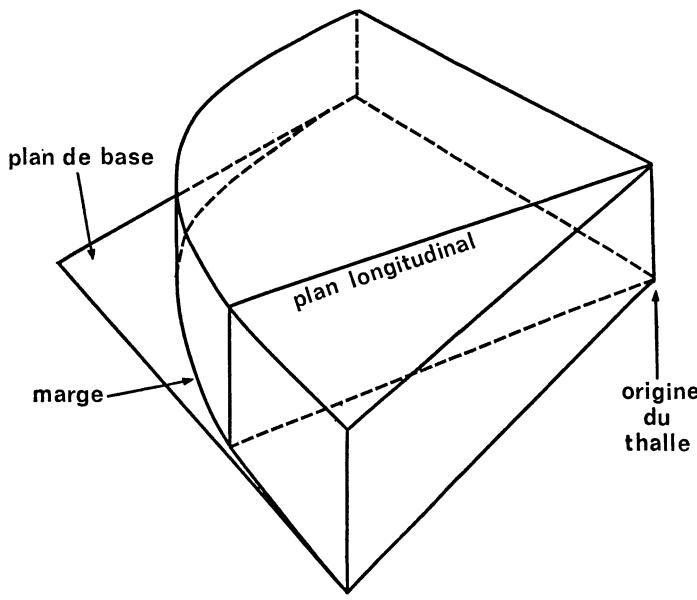


FIG. 10

Représentation schématique des plans d'observation chez les Floridées encroûtantes (d'après Denizot, 1968).

tantes et qualifie de « paracladomienne » la structure des *Peyssonnelia*.

Denizot (1968) a étudié la structure des Floridées encroûtantes à l'exclusion des Corallinacées et reconnu l'existence de formes protothaliennes (*Cruoria*, *Hildenbrandia*, *Petrocelis*) et de formes cladomienues (*Peyssonnelia*, *Polystrata*). Pour plus de simplicité et pour permettre d'éventuelles comparaisons des structures dans l'ensemble des Floridées encroûtantes, je reprendrai les définitions données par cet auteur, relatives aux plans de coupe et d'observation des thalles. Dans le cas général, lorsque l'on décrit une structure encroûtante, il s'agit toujours d'une coupe longitudinale radiale. Pour les besoins de l'exposé, on parlera quelquefois d'observations effectuées dans le plan de base ou de coupes tangentialles (Fig. 10). Les structures ont toutes été étudiées selon les techniques de l'histologie classique déjà définies (J. Cabioch, 1971 b). Quelques observations de morphologie externe

ont été effectuées, lorsque le matériel s'y prêtait, notamment sur les thalles articulés (multiplication végétative, phénomènes de régénération).

B. - INITIALES ET MÉRISTÈMES.

Chacune des files cellulaires coalescentes composant le thalle des Corallinacées s'accroît par le jeu d'une initiale apicale, généralement terminale, à cloisonnement transversal. Les cellules issues de ce cloisonnement ne subissent plus de recouplements transversaux ultérieurs ;

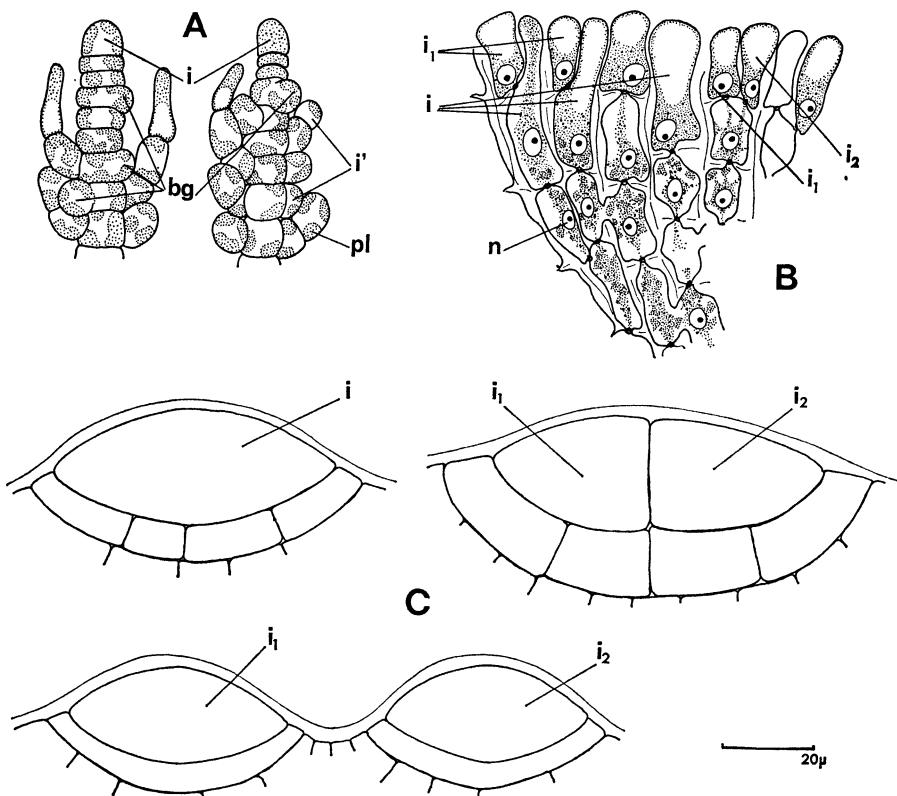


FIG. 11
Exemples de ramifications sous-apicale et apicale chez les Algues.

A. - *Atractophora hypnoides*, ramification naissant par bourgeonnement latéral sous-apical ; B. - *Corallina officinalis*, ramification apicale et pseudodichotome des files hypothalliques (face inférieure d'une thalle encroûtant) ; C. - *Dictyota dichotoma*, ramification apicale, dichotome pour comparaison.
bg : bourgeon latéral ; i : initiale ; i_1 et i_2 : initiales-filles ; i' : initiale de rameau latéral née par bourgeonnement sous-apical ; n : noyau ; pl : plaste.

l'observation des synapses primaires permet de reconstituer leur filiation, en l'absence de phénomènes mitotiques. Les initiales sont des cellules généralement remarquables par leur grande taille, leur gros noyau et leur contenu indifférencié, à cytoplasme peu ou pas vacuolisé (Fig. 11, B). Leur forme est le plus souvent cylindrique allongée.

Les plus grandes se rencontrent chez les Corallinacées, à l'extrémité des filaments médullaires où elles atteignent 200 μ de long dans le cas des initiales des articulations ; les plus petites, souvent difficiles à distinguer, sont les initiales périthalliennes de certains *Lithothamnium*. Le synchronisme de la division et de la croissance des initiales fait qu'elles sont, le plus souvent, disposées sur un même niveau. La multiplication cellulaire de croissance s'effectue ainsi chez les Corallinacées comme chez la plupart des autres Floridées multiaxiales, en des régions localisées des thalles et que l'on peut qualifier de méristèmes.

Nous analyserons trois des principaux caractères des initiales ayant un rôle primordial dans la morphogenèse : leur situation dans le thalle, les modalités de leur fonctionnement, leur rôle dans la ramification.

1. - Situation des initiales dans le thalle.

Quels que soient leur origine et leur mode d'apparition, on peut distinguer, chez les Corallinacées, deux sortes d'initiales, d'après leur position dans le thalle adulte, sans présumer de la nature hypothallienne ou périthallienne des tissus qu'elles engendrent.

— Les *initiales terminales* sont situées à l'extrémité des files cellulaires. C'est le cas général des initiales hypothalliennes marginales des thalles encroûtants ou des initiales apicales dans le cas de certains thalles dressés (Corallinées). Elles ont une paroi généralement incomplètement calcifiée à leur pôle distal (J. Cabioch, 1971 b) et engendrent des cellules-filles à leur pôle proximal, par des cloisonnements transversaux (Fig. 31, 1). L'ensemble des initiales constitue donc un *méristème, marginal* ou *apical*, selon les cas (Fig. 30 et 31).

— Les *initiales intercalaires* sont situées près de l'extrémité des filaments cellulaires, terminés ici par une file de cellules protectrices qui s'usent, disparaissent au sommet et se renouvellent à la base par le cloisonnement transversal de l'initiale. Celle-ci peut donc produire des cellules-filles à la fois par son pôle distal et son pôle proximal. Sa paroi est, en outre, complètement calcifiée. L'ensemble de ces initiales constitue un *méristème intercalaire* (Adey, 1964 ; Johnson et Adey, 1965). Ce type de méristème est généralement à l'origine des tissus périthalliens.

2. - Rythme de fonctionnement des initiales.

Les deux types de méristèmes définis ci-dessus manifestent des potentialités bien distinctes :

— les *méristèmes terminaux*, qu'ils soient marginaux ou apicaux, se maintiennent toujours identiques et ne se transforment en principe jamais en méristèmes intercalaires. Ils ont un fonctionnement en général indéfini qui peut être affecté de quelques variations plus ou moins périodiques. Ainsi, les méristèmes hypothalliens des thalles encroûtants, qu'ils soient composés d'une ou de plusieurs strates d'initiales, produisent en permanence des files de cellules hypothal-

liennes ; les méristèmes apicaux des *Corallina* ont un fonctionnement alternatif et produisent des cellules médullaires de deux types. Dans les cas peu évolués (thalles encroûtants à caractères juvéniles), les méristèmes terminaux ne peuvent être régénérés à partir de leurs cellules-filles. Cette potentialité de régénération se manifeste par contre chez les formes les plus évoluées (thalles articulés dressés des Corallinées, par exemple) ;

— les *méristèmes intercalaires* ont un fonctionnement en principe défini qui cesse lorsque les files cellulaires — généralement péri-thallien — qu'ils engendrent ont atteint le développement caractéristique de l'espèce. De même que précédemment, ils ne peuvent le plus souvent, en cas de traumatismes, être régénérés à partir de leurs cellules-filles. Par contre, ils peuvent retrouver périodiquement une activité fonctionnelle avec deux variantes principales :

a) demeurant à l'état de méristèmes intercalaires, ils peuvent engendrer des formations secondaires ; leur fonctionnement rappelle alors celui du méristème cortical de certaines autres Floridées multiaxiales, et que J. Feldmann (1966) a proposé de qualifier de méristoderme. D'après cet auteur (communication orale), la position intercalaire des méristèmes homologues chez les Corallinacées ne permet pas de les désigner sous le nom de méristoderme, contrairement à ce qui avait été précédemment suggéré (J. Cabioch, 1964, 1969 d) ;

b) localement, une partie de leurs cellules peut acquérir les caractères et le fonctionnement d'initiales terminales et se transformer en un méristème terminal de cicatrisation. Cette modification peut être parfois normale et définitive ; ainsi les initiales apicales des Corallinées résultent d'une modification locale du fonctionnement du méristème intercalaire de leur croûte basale.

Il convient de noter ici l'importance des phénomènes de régénération, c'est-à-dire de reconstitution des méristèmes. Ces phénomènes sont souvent difficiles à observer chez les Corallinacées. Leurs modalités nous fourniront d'importantes informations pour la comparaison des structures, de leurs tissus et de leurs potentialités. Extrêmement diverses en apparence, elles sont liées, en fait, aux différenciations et aux corrélations cellulaires et nous les décrirons dans le cas particulier de chaque type de structure, dont elles constituent un caractère complémentaire important.

3. - Rôle des initiales dans la ramification des files cellulaires.

Deux phénomènes essentiels conditionnent la ramification des files cellulaires chez les Algues à croissance apicale et, plus particulièrement, les Floridées cladomiques uni- ou multiaxiales dont la structure peut toujours être ramenée à un type filamentueux. Il convient de distinguer, en effet :

- le mode d'apparition des initiales de filaments-fils ;
- l'aspect final de la ramification, qui dépend non seulement de ce premier phénomène mais aussi du fonctionnement ultérieur des initiales et du développement plus ou moins important des filaments-fils.

Quel que soit l'aspect final de la ramification, l'apparition d'une initiale de filament-fils peut être apicale ou sous-apicale, avec parfois quelques variantes ; il en résulte deux modalités bien différentes.

Dans le cas d'une ramification sous-apicale (Fig. 11, A), la cellule initiale terminale du filament-père, demeure hors de cause ; elle ne peut subir que des cloisonnements transversaux. La ramification naît d'une excroissance latérale d'une cellule-fille sous-jacente ; cette excroissance, après une division nucléaire, se sépare de la cellule et constitue dès lors une initiale de filament-fils. Ce mode de formation n'est pas particulier aux Corallinacées ; il est fréquent chez les Floridées uniaxiales où il a été souvent étudié. A partir de là, l'aspect final de la ramification dépend du développement ultérieur à la fois du filament-père et du filament-fils. Elle peut être :

- a) monopodiale si le filament-père demeure toujours prédominant et si la ramification latérale n'engendre qu'un filament latéral court ;
- b) faussement dichotome si le filament-fils acquiert rapidement le même développement que le filament-père. On parlera alors de ramification sous-apicale faussement dichotome ;
- c) sympodiale, si le filament-père cesse de s'accroître, devient latéral et se trouve remplacé par le filament-fils.

Dans le cas d'une *ramification apicale* — que je propose de désigner par le terme général de *dichotomie* — c'est au contraire de la division de la cellule apicale elle-même que dérive la ramification (Fig. 11, B et C) et jamais d'une cellule-fille sous-jacente. L'initiale apicale engendre deux cellules-filles, soit par un cloisonnement unique, soit par deux cloisonnements successifs. La dichotomie peut donc être :

- simultanée dans le cas où un seul cloisonnement longitudinal partage intégralement l'initiale en deux initiales filles. Il s'agit alors d'une *dichotomie vraie* dont l'exemple classiquement cité est représenté par le *Dictyota* (Fig. 11, C) ;
- successive lorsque deux cloisonnements successifs sont nécessaires pour que s'isolent, au pôle distal de l'initiale, deux cellules-filles généralement d'égale importance au début. Cette division qui n'intéresse qu'une partie de l'initiale, est souvent qualifiée de *division pseudodichotomique*. Un exemple en a été classiquement décrit chez le *Furcellaria* (Oltmanns, 1904). Dans une cellule initiale, généralement de forme cylindrique, un premier cloisonnement oblique isole (Fig. 11, B) au pôle distal, une première cellule-fille. Un second cloisonnement, transversal, souvent légèrement oblique et parallèle au bord externe de l'initiale, isole une seconde cellule-fille de même importance que la première.

Dans les deux cas, de dichotomie vraie et de pseudodichotomie, l'aspect final de la ramification dépend du développement relatif des deux rameaux-fils. La ramification peut être :

- inégale si les cellules-filles ont des développements différents, l'une d'entre elles étant souvent plus développée. Quelle que soit son origine, dichotome ou pseudodichotome, la ramification inégale peut alors être monopodiale ou sympodiale ;
- égale si les deux initiales-filles ont un même développement.

On parle alors de ramification dichotome égale ou de ramification pseudodichotome égale.

Chez les Corallinacées, les deux types de ramification, apical et sous-apical, peuvent se trouver réalisés simultanément dans un même thalle, le plus souvent dans des plans différents, et leur combinaison détermine alors en grande partie les différents types de croissance observables. Chadefaud (1952) pense, d'après l'exemple actuel des Sphacélariacées, que l'évolution se serait faite, chez les Algues à structure filamenteuse, dans le sens d'une apicalisation de la ramification latérale. Il semble qu'il en soit de même chez les Corallinacées où :

— la ramification sous-apicale est encore présente dans les formes peu évoluées, simples ou à caractères juvéniles, qu'elles aient une valeur de nématothalle ou de cladome. Elle coexiste généralement avec la ramification apicale, parfois dans un même plan. Elle peut être monopodiale (formation des rameaux latéraux du *Schmitziella*, formation du périthalle dans les formes simples, à hypothalle unistratifié) ou faussement dichotome (ramification de certaines formes filamenteuses de *Fosliella*, protonéma des *Amphiroa*) ;

— la ramification apicale, pseudodichotome, est la plus généralement répandue. Seule présente dans les formes les plus évoluées, elle assure à la fois la ramification des filaments à croissance indéfinie (pseudodichotomie égale), ainsi que la formation des initiales de filaments latéraux à croissance définie.

La définition des différents tissus (hypothalle, périthalle, cortex, épithalle) était jusqu'ici purement morphologique et topologique. Nous la préciserons lors de la description de chaque type de structure, en tenant compte du fonctionnement des initiales et des méristèmes, ainsi que de leurs potentialités de régénération, et nous verrons, dans la conclusion de ce travail, quels remaniements il convient de lui apporter.

C. - VALEUR, CLASSEMENT ET PRINCIPAUX TYPES DE STRUCTURES.

La comparaison des caractères morphogénétiques et ontogénétiques des Corallinacées actuelles permet de regrouper les structures d'une manière naturelle, indépendamment de la position systématique qui leur était autrefois reconnue. Pour un meilleur exposé de la morphogenèse, je réunirai donc des structures apparemment très éloignées mais présentant, par leur ontogenèse et leur croissance (nature et fonctionnement des méristèmes), des caractères communs. Les parentés anatomiques, morphogénétiques et ontogénétiques étant souvent plus étroites entre certains thalles articulés et inarticulés qu'entre thalles articulés, je serai donc amenée à ne plus tenir compte de cette distinction très ancienne. Je distinguerai chez les Corallinacées actuelles :

1 - des structures toujours simples, dont les études ontogénétiques révèlent qu'elles sont, en fait, caractérisées par une persistance des caractères juvéniles. Toutes possèdent un cycle reproducteur propre, mais certaines seraient des formes néoténiques de genres à structure plus complexe. Il semble, en outre, qu'elles soient le résultat d'une

adaptation soit géographique (limite froide de genres à structure plus complexe) soit biologique (adaptation à des milieux et des supports très divers) et que cette adaptation se soit manifestée à la fois par une croissance rapide des thalles et par une accélération de la fréquence des phénomènes reproducteurs ;

2 - des structures relativement complexes, à évolution et développement lents, où les caractères juvéniles persistent un temps plus ou moins long. Elles possèdent toutes, à un moment donné de leur cycle, une structure de type *Lithophyllum* et je les désignerai par le terme de *structures lithophylloïdes*. Leur thalle est toujours dépourvu de méristème terminal pluristratifié ; en outre, certaines d'entre elles conservent parfois très longtemps leurs caractères juvéniles et la structure complexe n'est atteinte que par une véritable métamorphose ;

3 - des structures plus complexes, parfois très évoluées, où les caractères juvéniles n'apparaissent pas ou disparaissent précocement. Elles possèdent toutes, au cours de leur cycle, une structure voisine de celle des *Lithothamnium* et je les désignerai sous le terme de *structures lithothamnioides*. Les plus simples sont des croûtes s'accroissant, au contraire des précédentes, par un méristème *terminal pluristratifié*. Différents degrés d'évolution ont conduit de ces croûtes à des thalles dressés parfois articulés. Ce sont des formes peu adaptables, souvent caractérisées par la faible fréquence des phénomènes reproducteurs, alors remplacés soit par des multiplications végétatives soit par des cas d'apoméiose ou même d'aposporie.

II. — STRUCTURES SIMPLES, A CARACTÈRES JUVÉNILES PERSISTANTS.

A. - CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

L'étude ontogénétique comparée des principaux genres de Corallinacées des côtes européennes permet de considérer comme juvéniles les formes à thalle mince dont la structure peut être parfois réduite à la seule strate hypothallienne. Ces formes possèdent en commun un certain nombre de caractères.

I. - Caractères ontogénétiques.

Les premiers stades du développement de ces formes appartiennent au type *Dumontia* et sont toujours caractérisés par une simplification du massif germinatif. Le découpage de la spore est souvent réduit à quelques cloisonnements (*Fostiella*). Les phénomènes reproducteurs, fréquents, assurent le renouvellement des thalles et la propagation des espèces. Le cycle peut être accéléré, dans certains cas, par la production de spores apoméiotiques assurant la stabilisation de ces formes simplifiées dont certaines ne sont alors que des formes néoténiques (*Dermatolithon*), apparentées à des genres à structure plus complexe, à croissance lente.

2. - Caractères morphogénétiques.

Les thalles, encroûtants ou foliacés, ont toujours une structure simple. Ils s'accroissent par le jeu d'un méristème terminal unistratifié, directement issu de la transformation en initiales des cellules marginales du massif germinatif. Le mode de ramification des files cellulaires n'est généralement pas le même dans tous les plans du thalle. La ramification des files à croissance indéfinie (le plus souvent hypothallienes) est généralement apicale et pseudodichotome. Elle assure l'étalement de l'Algue dans le plan de base. L'apparition des rameaux latéraux à croissance définie s'effectue à partir des files

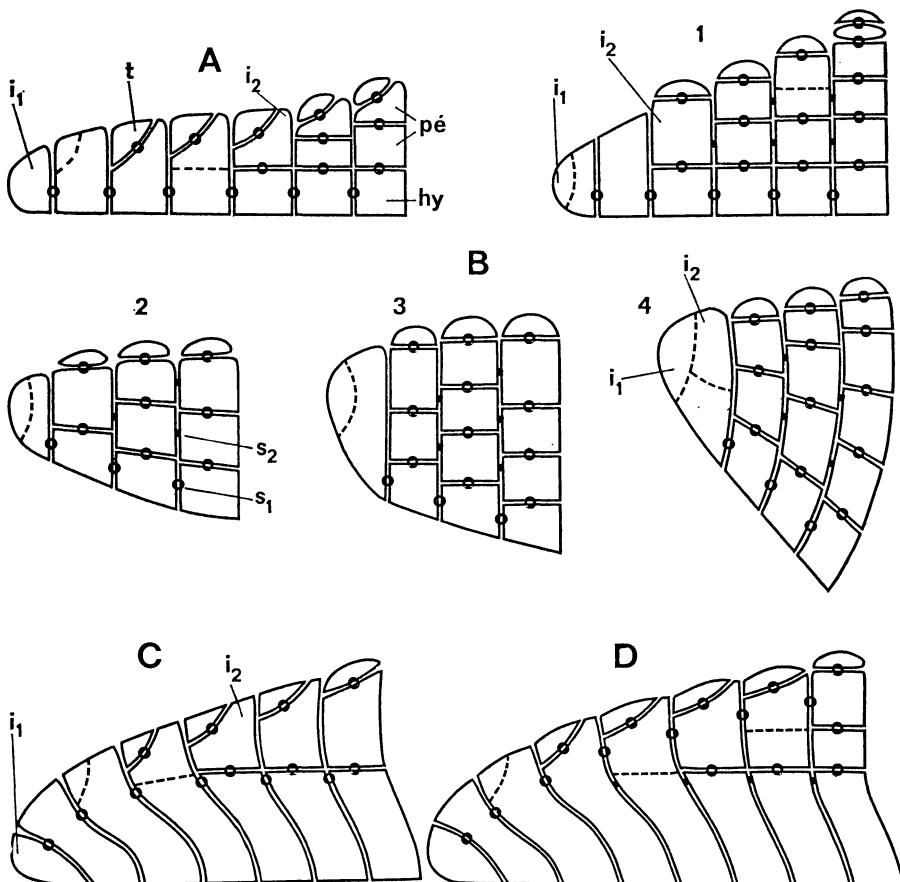


FIG. 12
Caractères généraux des structures simples. Coupes longitudinales radiales schématiques.

A. - genres *Melobesia* et *Fosliella* ; B. - genre *Pseudolithophyllum*. Différents aspects du méristème marginal. Redressement progressif d'une initiale hypothallienne dont le cloisonnement dans le plan radiaire est d'abord transversal (1), puis devient oblique et pseudodichotomique (2, 3, 4) ; C. - structures simples à ramification pseudodichotome imparfaite dans les plans radiaires (genres *Dermatolithon*, *Lithoporella*, *Mastophora*) ; D. - interprétation particulière de ce genre de structure en fonction de la disposition des synapses secondaires dans le genre *Dermatolithon*. hy : hypothalle ; i₁ : initiale hypothallienne ; i₂ : initiale périthallienne ; pé : périthalle ; s₁ : synapse primaire ; s₂ : synapse secondaire ; t : cellule tectale.

cellulaires basales dans un plan vertical radiaire, perpendiculaire au premier, selon diverses modalités que l'on peut classer par ordre de diversité croissante. Je distinguerai, à cet égard :

— les méristèmes marginaux à ramification sous-apicale, constants chez les *Fosliella* et les *Melobesia*. Ils sont également présents chez les *Pseudolithophyllum* mais, en cas d'accélération localisée du développement, la ramification peut déjà devenir provisoirement apicale et pseudodichotome ;

— les méristèmes marginaux à ramification apicale pseudodichotome imparfaite. Ils caractérisent les genres *Dermatolithon*, *Lithoporella* et *Mastophora*. Chaque cellule initiale, située en position marginale, subit dans le plan vertical (Fig. 12, C) une pseudodichotomie. Le premier cloisonnement, oblique, donne naissance à une nouvelle initiale du filament principal. Le second cloisonnement engendre une cellule qui n'évolue pas davantage et devient une simple cellule tectale. La cellule sous-jacente à ces deux cellules-filles donne ensuite, par bourgeonnement latéral, donc sous-apical, la première initiale du rameau latéral. La pseudodichotomie apicale est donc ici imparfaite. On peut dire également que l'apicalisation de la ramification ne s'est pas encore pleinement réalisée.

Nous verrons, dans le cas particulier de chaque type de structure, comment peuvent être interprétés les tissus, généralement peu différenciés, engendrés par ces méristèmes.

B. - FORMES CROISSANT PAR UN MÉRISTÈME MARGINAL A RAMIFICATION SOUS-APICALE.

I - *Melobesia*

Principales références : Crouan, 1867 ; Esper, 1786 ; Foslie, 1898c, 1900, 1905a ; Hamel et Lemoine, 1953 ; van Heurck, 1908 ; Heydrich, 1897b ; Howe, 1920 ; Kylin, 1928, 1956 ; Lamouroux, 1812, 1816 ; Rosanoff, 1866 ; Rosenvinge, 1917 ; Solms-Laubach, 1881 ; Suneson, 1937, 1943.

Le genre *Melobesia* fut créé par Lamouroux (1812) pour regrouper, sans description précise, les thalles encroûtants minces, épiphytes sur d'autres Algues. L'auteur y incorporait trois espèces : le *Corallina membranacea* Esper et deux espèces nouvelles, le *Melobesia verrucata* et le *M. orbiculata*, dont il ne donne pas de description. Le *M. membranacea* (Esper) Lamouroux devenait donc l'espèce-type de ce genre. Foslie (1898c) le rapproche avec juste raison des Lithothamniées et en fait un sous-genre de *Lithothamnium*. Heydrich (1897b) décide alors de créer un nouveau genre, *Epilithon* avec, comme espèce-type, *E. membranaceum* (Esper) Heydrich, tout en maintenant le genre *Melobesia*, avec une signification différente. Les deux genres, dans cette acceptation, sont encore utilisés de nos jours par certains auteurs, mais si l'on suit les règles de la nomenclature et pour des raisons d'antériorité, le genre *Melobesia*, avec, pour espèce-type, le *M. membranacea* (Esper) Lamouroux, doit retrouver sa signification première. Howe (1920) a proposé d'attribuer aux *Melobesia* de Heydrich le nom de *Fosliella*.

Le genre *Melobesia*, ainsi redéfini, est caractérisé, au point de vue de la systématique, par la possession de conceptacles asexués multipores et la présence d'anastomoses latérales sous la forme de fusions entre cellules de files voisines. Il appartient alors à la tribu des Lithothamniées, dont il représenterait une forme simplifiée (J. Cabioch, 1971a). Il comporte un petit nombre d'espèces (cinq d'après Kylin, 1956), dont la plus connue, largement répandue, est le *Melobesia membranacea*, à laquelle il faut ajouter, sur nos côtes, le *Melobesia van heurckii*.

Le thalle du *M. membranacea*, extrêmement mince, est translucide et épiphyte sur d'autres Algues. Toujours fertile, il se reproduit et croît très rapidement. Sa structure a été figurée par Kylin (1928), puis Suneson (1937, 1943), à l'occasion de leurs études sur le développement des conceptacles. Cette structure a souvent été qualifiée de structure à hypothalle et périthalle non différenciés. Nous allons voir que ces deux tissus sont, en fait, morphogénétiquement bien définis.

Le massif germinatif issu du cloisonnement de la spore représente un développement de type *Lithothamnium* simplifié. Le découpage externe demeure simple et régulier, bien que composé de nombreuses

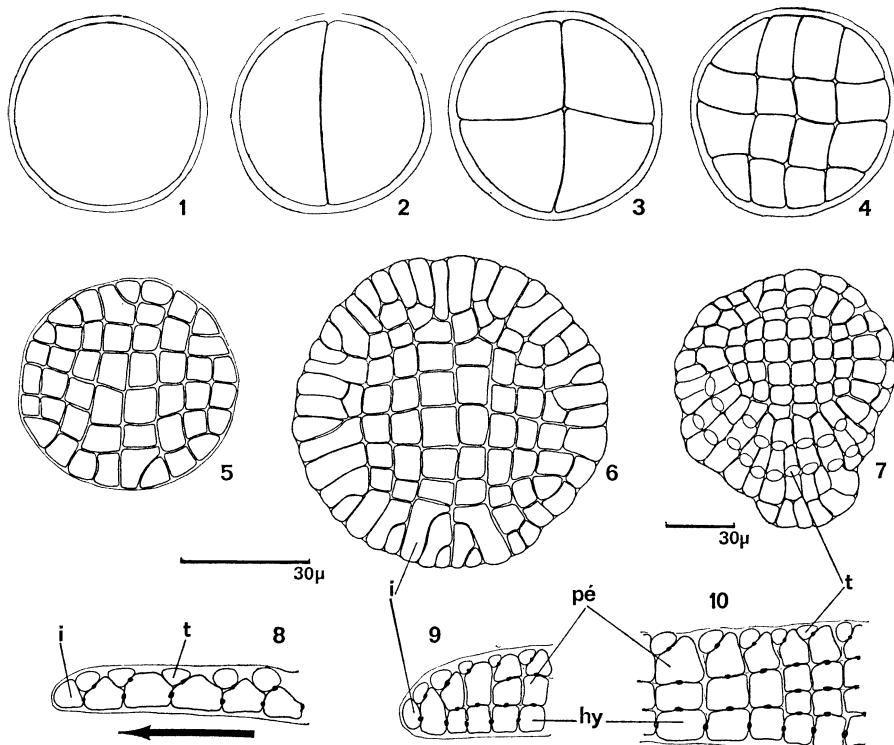


FIG. 13
Melobesia membranacea.

1 à 7 : étapes du développement, vue superficielle ; 8, 9 et 10 : coupe longitudinale radiale du thalle adulte à différents niveaux (hématoxyline-fuchsine acide). hy : hypothalle ; i : initiale ; pé : périthalle ; t : cellule tectale.

petites cellules (planche II, 4 et 5). Une seule strate d'initiales marginales se trouve formée. Le thalle s'accroît ainsi, dans le plan de base, par le jeu d'un méristème marginal unistratifié (Fig. 13, 7 et 8), dont les initiales engendrent, par cloisonnement transversal, des files de cellules correspondant à la définition classique d'un hypothalle. Des pseudodichotomies apicales assurent, à partir de ces initiales, la ramifications des files hypothalliques. Dans le plan radiaire, les cellules sous-apicales de ces files se divisent d'une manière particulière. Une première cloison oblique isole latéralement une petite cellule qui

n'évolue pas. Une seconde cloison, longitudinale par rapport à l'axe du filament, produit, vers le haut, l'initiale d'une ramification latérale courte. Cette ramification est donc sous-apicale (Fig. 13, 9). La petite cellule ou cellule tectale, issue du découpage oblique, va coiffer en permanence cette initiale latérale. L'ensemble des initiales de rameaux courts dressés constitue alors un méristème intercalaire dont le fonctionnement cesse rapidement après avoir produit trois à quatre strates de cellules constituant un périthalle réduit. L'ensemble des cellules tectales est généralement appelé épithalle. Le jeune thalle demeure réduit à son hypothalle pendant un temps assez long et le méristème intercalaire périthallien apparaît tardivement. Le thalle possède, en outre, peu de différenciations cytologiques secondaires en dehors des fusions latérales, d'ailleurs tardives et peu fréquentes.

Je n'ai pas observé de phénomènes de régénération chez cette espèce. Lorsque certaines files hypothalliques se trouvent détruites, les files voisines se multiplient par pseudodichotomie et assurent simplement leur remplacement.

Le *Melobesia van heurckii*, bien que correspondant à la définition du genre, représente par rapport à l'espèce précédente, un terme de réduction du thalle encore plus accentué. Cette réduction se manifeste par l'absence totale de calcification des parois cellulaires, la subsistance seule de l'hypothalle et le découpage simplifié de la spore.

Le thalle forme des lames plus ou moins circulaires, non calcifiées, de petite taille (0,5 à 1 mm de diamètre), à la surface des Hydriaires, au niveau des très basses mers. Sa structure est réduite à un hypothalle unistratifié s'accroissant par un méristème marginal terminal. Chaque cellule hypothallienne porte cependant encore une cellule tectale. Ce n'est qu'au moment de la formation des conceptacles asexués (seuls connus) que le thalle s'épaissit. Les conceptacles sont formés par la coalescence de filaments dressés, pigmentés, qui sont des touffes périthalliques locales, entre lesquelles se forment les dispores, vraisemblablement apoméiotiques. Les orifices des bisporocystes correspondent aux pores multiples de ce conceptacle dont la genèse rappelle celle des némathécies de certains *Rhodophysema*. Il n'y a pas apparition d'un méristème intercalaire périthallien, ni de phénomènes cytologiques secondaires (trichocytes ou anastomoses latérales). La présence et la disposition des cellules tectales rappellent cependant encore les caractères des Corallinacées (Fig. 14, C). La segmentation de la spore aboutit à la formation d'un massif germinatif réduit à six cellules, qui engendrent chacune une initiale hypothallienne (Fig. 14, B).

2 - *Fosliella*

Principales références : Adey, 1970 ; Balakrishnan, 1947 ; Bressan, 1970 ; Crouan, 1859, 1867 ; Foslie, 1898c, 1899b, 1900, 1904a, 1905b, 1906, 1908a, 1908b, 1909 ; Ganesan, 1963 ; Hamel et Lemoine, 1953 ; Hauck, 1885 ; Heydrich, 1897a, 1897b ; Howe, 1920 ; Lamouroux, 1812, 1816 ; Mason, 1953 ; Rosanoff, 1866 ; Rosenvinge, 1917 ; Suneson, 1937, 1943.

Le genre *Fosliella* (Fig. 15) dont la structure végétative rappelle celle des *Melobesia*, est caractérisé par ses conceptacles asexués unipores et l'existence de remaniements cytologiques secondaires importants sous la forme de trichocytes et de fusions cellulaires latérales rapides et fréquentes.

La structure du thalle a été souvent décrite notamment par Suneson (1937). Le *Fosliella farinosa* en est un exemple de moyenne complexité. Un méristème marginal terminal assure l'accroissement du thalle. Il se forme à partir de la marge du massif germinatif issu

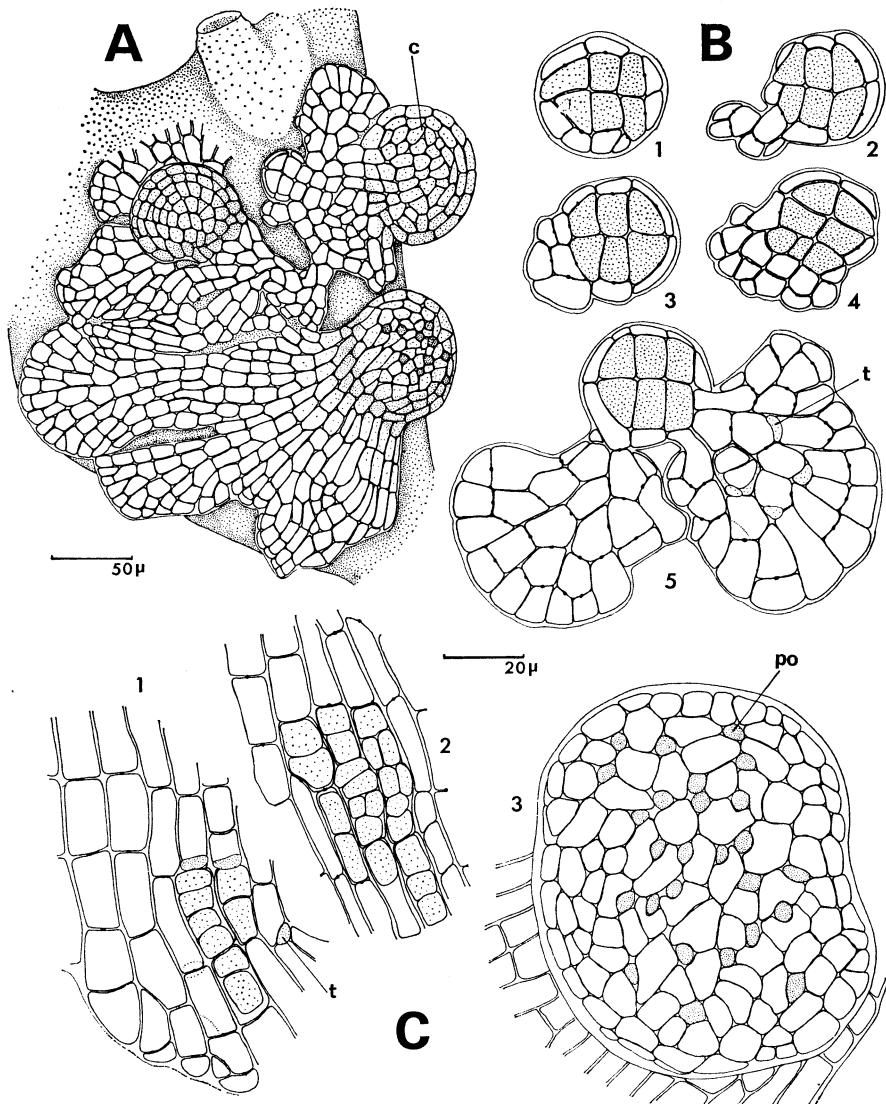


FIG. 14
Melobesia van heurckii.

A. - aspect d'ensemble d'un thalle fertile ; B. - développement des dispores ; C. - étapes de la formation des conceptacles asexués, vue superficielle (1 à 3).
c : conceptacle ; po : pore ; t : cellule tectale.

du découpage de la spore et engendre un hypothalle unistratifié à cellules généralement isodiamétriques. Chaque cellule hypothallienne découpe obliquement, vers le haut, une cellule tectale non calcifiée.

Des rameaux courts, périthalliens, apparaissent lors de la formation des conceptacles. Il s'accroissent par des initiales issues du cloisonnement longitudinal de cellules hypothalliennes. Les phénomènes de régénération sont rares ou inexistant dans ce type de structure simple. Lorsque le méristème hypothallien se trouve localement détruit, les initiales hypothalliennes voisines se dichotomisent et assurent son

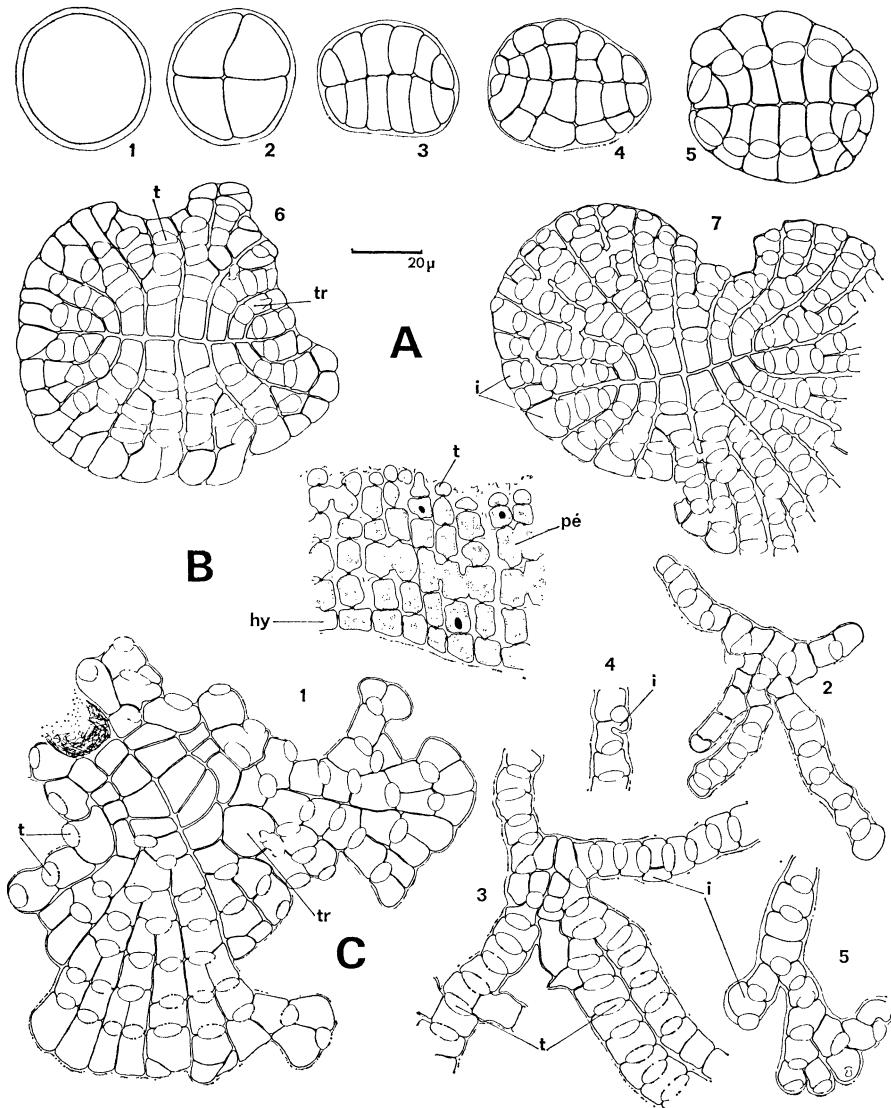


FIG. 15
Genre *Fosliella*.

A. - *Fosliella lejolisii*, étapes du développement (1 à 7); B. - *Fosliella* (sous-genre *Heteroderma*) *zonalis*, coupe longitudinale du thalle, hématoxyline-éosine; C. - *Fosliella farinosa*, aspect d'un thalle jeune (1); quelques aspects de la f. *solmsiana* montrant la coexistence de ramifications sous-apicales et de ramifications apicales (2, 3, 4, 5).

hy : hypothalle ; i : initiale ; pé : périthalle ; t : cellule tectale ; tr : trichocyte.

remplacement. A partir de ce type de moyenne complexité, on observe divers degrés de variation de la structure.

Une simplification caractérise la var. *solmsiana* du *F. farinosa*. Le thalle est formé de files lâches, quelquefois coalescentes localement. La ramification de ces files n'est plus assurée exclusivement par les dichotomies des initiales terminales. Des bourgeonnements latéraux (Fig. 15, C) peuvent intervenir, dans le plan de base, à partir de cellules hypothalliques âgées. Ils découpent de nouvelles initiales hypothalliques qui engendrent des filaments indépendants, orientés, dans le plan de base, perpendiculairement aux premiers. La f. *solmsiana* est également caractérisée par le découpage simplifié de la spore (Fig. 15, C) qui est réduit aux deux premiers cloisonnements.

Dans la f. *lacunosa* du *Fosliella minutula*, de tels filaments indépendants apparaissent fréquemment à la surface des thalles normaux, également par bourgeonnement latéral à partir de cellules hypothalliques âgées, et circulent ainsi, librement, dans un plan parallèle au plan de base. Certains thalles, cultivés sur lames de verre et maintenus en eau non renouvelée, ont produit de tels filaments sur leurs deux faces, inférieure et supérieure. En outre, ces filaments, toujours pourvus de cellules tectales, se sont progressivement décollés du plan horizontal et orientés perpendiculairement à lui, prenant l'allure d'une Rhodophycée filamentuse.

Une seconde simplification de la structure des *Fosliella* apparaît chez quelques espèces, dont le thalle est simplement constitué par une couche de cellules hypothalliques dépourvues de cellules tectales et que l'on regroupe habituellement dans le genre *Litholepis*. Je n'ai pu étudier aucun exemple de ce genre dont les caractères cytologiques demeurent mal connus. Cependant Mme Lemoine (communication orale) n'y a pas observé de synapses secondaires. Il me paraît juste de ranger provisoirement ces espèces au voisinage du genre *Fosliella* (ainsi que l'a déjà fait Adey, 1970 d), dont le nom de *Litholepis* représenterait un sous-genre.

Une complication de la structure des *Fosliella* caractérise un certain nombre d'espèces que les auteurs regroupent parfois dans le genre *Heteroderma*.

Le genre *Heteroderma*, créé par Foslie (1898c), a subi de nombreux changements de définition (Foslie, 1900, 1905b, 1909), dont Mason (1953) a retracé l'histoire. Actuellement, on tend à le considérer, ainsi que *Pliostroma* (Foslie, 1908a), son synonyme, comme un sous-genre de *Fosliella*, dont il se distinguerait par l'absence de trichocytes ; mais ce caractère, difficile à étudier sur des échantillons d'herbier, est actuellement mal connu. Il est possible que lorsque les espèces seront étudiées avec de meilleures techniques histologiques, le nom de genre *Heteroderma*, plus ancien, doive remplacer celui de *Fosliella*. C'est la solution que semble avoir adoptée Adey (1970 d).

Le genre est représenté sur nos côtes par l'*Heteroderma zonalis* (Foslie, 1900) qui forme, sur les coquilles ou les cailloux de l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral, des croûtes minces d'un rose clair. La croissance marginale du thalle est identique à celle des *Fosliella* mais le thalle s'épaissit rapidement par la formation d'un périthalle développé (Fig. 15, B), né par ramification latérale sous-apicale à partir des cellules hypothalliques. Des trichocytes étant présents à la surface du thalle, la valeur de ce sous-genre n'est plus justifiée que par le développement du périthalle.

3 - *Pseudolithophyllum*

Principales références : Adey, 1966a ; Foslie, 1894, 1897, 1900, 1905a, 1929 ; Hamel et Lemoine, 1953 ; Hauck, 1885 ; Lemoine, 1913b, 1928a, 1965 ; Papenfuss, 1966 ; Pilger, 1908 ; Rosenvinge, 1917 ; Solms-Laubach, 1881 ; Suneson, 1937, 1943.

Le genre fut créé par Mme Lemoine (1913) pour regrouper certaines formes aberrantes de *Lithophyllum* caractérisées par un hypothalle unistratifié et un périthalle dépourvu de rangées transversales. Les études de morphogenèse nous montrent que la disposition des cellules périthaliennes ne saurait conserver une valeur générique suffisante et je propose de regrouper dans le genre *Pseudolithophyllum* la totalité des espèces de *Lithophyllum* à hypothalle unistratifié, quels que soient les caractères de leur périthalle. Le genre se caractérise également par ses conceptacles asexués unipores et la présence d'anastomoses latérales, exclusivement sous la forme de synapses secondaires. Un certain nombre de particularités morphogénétiques importantes permettent d'améliorer sa définition et je les décrirai, tout d'abord, sur deux exemples abondamment représentés sur nos côtes : *P. expansum* et *P. orbiculatum*.

a - *Pseudolithophyllum expansum*

Les thalles du *P. expansum* forment des lames foliacées développées, plus ou moins libres et enchevêtrées ; ils constituent une partie importante du concrétionnement calcaire des fonds coralligènes de Méditerranée.

Marge végétative et structure normale du thalle

Le thalle s'accroît en longueur par le jeu d'un méristème marginal terminal unistratifié, directement formé à la périphérie du massif germinatif. Ses initiales engendrent, par cloisonnement transversal, une couche basale de filaments horizontaux, habituellement qualifiée d'hypothalle. Dans le plan de base, ces files hypothaliennes se multiplient par division pseudodichotomique des initiales. Dans les plans perpendiculaires radiaires, la ramifications est, au contraire, sous-apicale (Fig. 16, 1) et monopodiale. Elle donne naissance aux rameaux latéraux dressés qui constitueront le périthalle. Les files périthaliennes se développent ainsi perpendiculairement à l'hypothalle par cloisonnement transversal de leurs initiales. Le point végétatif présente, sur les coupes, un aspect en biseau caractéristique et rappelle celui de certains *Peyssonnelia* (planche III, 2). Au bout de quelques divisions, les initiales périthaliennes deviennent intercalaires après avoir découpé à leur pôle distal une première cellule tectale ou épithallienne (Fig. 16, 1 et 2). Le thalle s'accroît ainsi en épaisseur par le jeu d'un méristème intercalaire dont le fonctionnement se ralentit au bout d'un certain temps puis cesse, et les initiales, perdant alors leurs caractères cytologiques distinctifs, se confondent avec les cellules végétatives. Leurs divisions n'étant pas synchrones, les cellules périthaliennes ont une disposition irrégulière et ne forment pas de rangées transversales, parallèles au substrat. Des liaisons synaptiques secondaires interviennent rapidement entre cellules voisines. Ces synapses secondaires sont semblables aux synapses primaires ce qui, dans les thalles âgés, rend difficile l'observation des filiations cellulaires et la distinction des tissus, que la forme souvent isodiamétrique des cellules ne contribue pas à éclaircir.

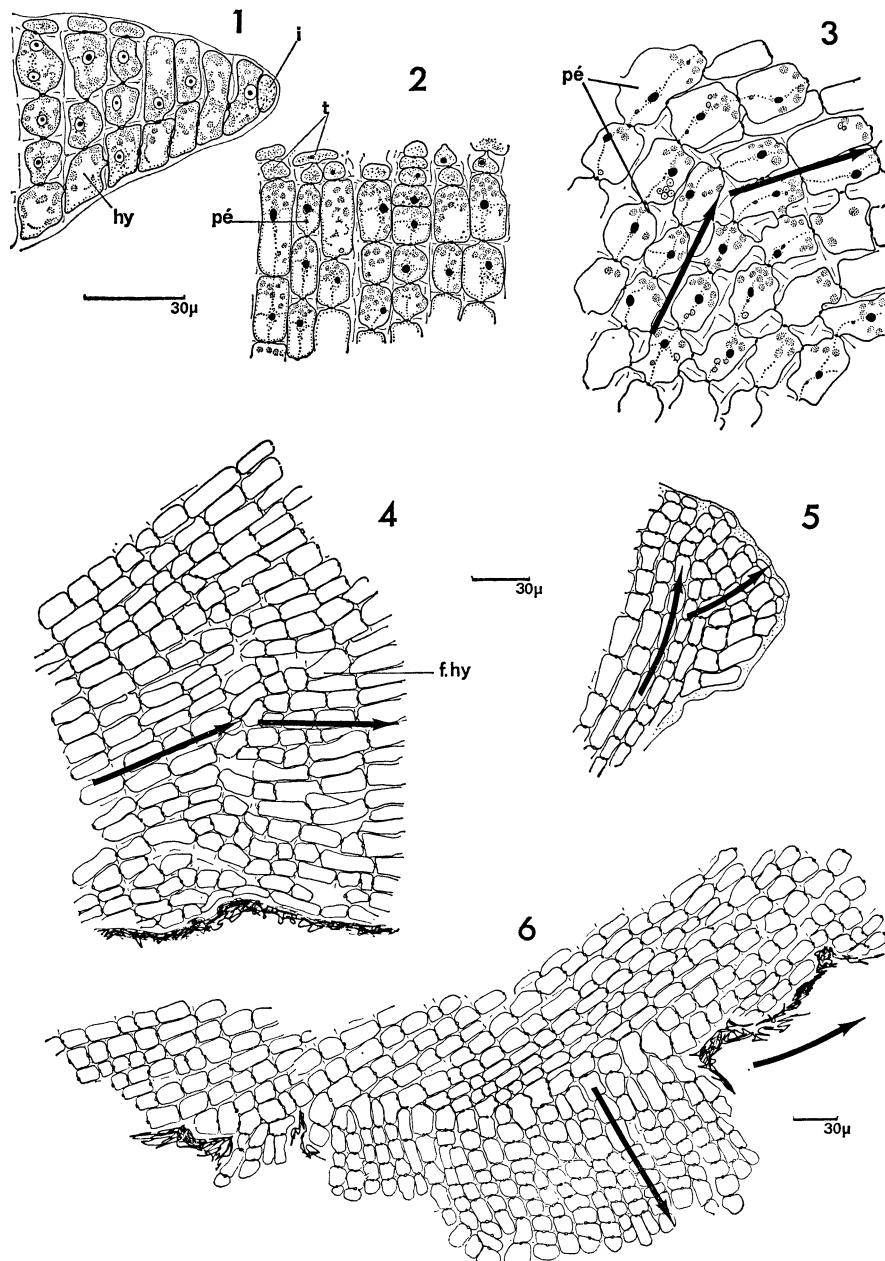


FIG. 16
Pseudolithophyllum expansum.

Coupes longitudinales radiales.

1 : marge du thalle et méristème hypothallien unistratifié ; 2 : aspect du méristème périthallien intercalaire ; 3 : détail d'une régénération marginale ; 4 : thalle à faux-hypothalle développé résultant d'une métamorphose ; 5 : marge de ce même thalle et formation de cette métamorphose ; 6 : formation de repousses inférieures à partir de l'hypothalle unistratifié d'un thalle à structure classique.
f. hy : faux-hypothalle ; hy : hypothalle ; i : initiale ; pé : périthalle ; t : cellule tectale.
(1 et 2 : hématoxyline-éosine ; 3 à 6 : hématoxyline-fuchsine acide).

Formations secondaires et phénomènes de régénération.

Les initiales du méristème intercalaire périthallien ne semblent pas capables de former des tissus secondaires ou d'assurer la cicatrisation du thalle. Par contre, j'ai pu observer quatre sortes de phénomènes remarquables.

Irrégularités de la croissance et dichotomies compensatrices. Dans le schéma structural qui vient d'être décrit, les files périthaliennes s'accroissent perpendiculairement à l'hypothalle sans se ramifier. Des discontinuités peuvent apparaître dans cette structure lorsque la croissance du périthalle se trouve être plus rapide que celle de l'hypothalle. Les filaments demeurant coalescents, les files hypothaliennes, entraînées par la croissance du périthalle, tendent à se relever et à devenir verticales. Le fonctionnement du méristème marginal se modifie. Dans les plans radiaires, perpendiculaires au plan de base (Fig. 12, B), les initiales marginales cessent de se diviser transversalement et acquièrent un découpage pseudodichotomique assurant elles-mêmes la formation des initiales périthaliennes. Ces dichotomies compensatrices sont localisées à certaines régions du thalle. Elles se succèdent régulièrement (Planche III, 3) pendant un certain temps et cessent lorsque l'hypothalle a retrouvé une position horizontale. Les initiales retrouvent alors leur mode de fonctionnement originel et la formation des initiales périthaliennes redevient sous-apicale. Ces deux processus alternent souvent et l'on observe, à la marge des thalles, une croissance par paliers très caractéristique et quelquefois difficile à reconstituer dans le détail.

Formation de repousses inférieures à partir de l'hypothalle. — L'étude d'échantillons de *P. expansum* récoltés à Banyuls montre que de nouvelles lames peuvent parfois se former à la face inférieure des anciennes (Planche III, 7 et 8). Leur formation débute, non pas à la marge du thalle, mais en certaines de ses régions âgées. Une ramifications latérale locale des cellules hypothaliennes engendre un faisceau de filaments d'abord cylindrique, qui s'accroît par le jeu d'initiales terminales au début. Les cellules de ces filaments, d'abord encore peu différenciées, constituent un véritable périthalle inférieur (Fig. 16, 6) et, au bout d'un certain temps, l'ensemble des initiales se transforme en un méristème intercalaire typique. Le rythme d'accroissement s'accélérant vers la périphérie, le faisceau prend rapidement une forme de cupule. Le fonctionnement des initiales situées en son centre se ralentit puis cesse tandis que celles qui se trouvent sur le bord de la coupe demeurent les seules initiales fonctionnelles et redonnent un méristème marginal terminal unistratifié. Celui-ci fonctionne alors à la manière d'un méristème hypothallien, parallèlement à celui du thalle-père. Des pseudodichotomies compensatrices interviennent, permettant au jeune thalle de rattraper l'avance importante de croissance prise par le faisceau périthallien originel. Une croissance par paliers caractérise donc, là encore, les bords de la jeune lame.

Cicatrisation du thalle après disparition de la marge végétative. — Lorsque la marge d'une lame de *P. expansum* se trouve sectionnée, les initiales du méristème intercalaire périthallien sont incapables de régénérer un nouvel hypothalle comme c'est le cas chez certaines

structures lithothamnioïdes où le phénomène a été fréquemment mentionné.

Les cellules périthallienne que la cassure du thalle place en position externe, sont des cellules différenciées, remplies d'amidon floridéen, dont le noyau n'est plus colorable, et que l'on considérait habituellement comme des cellules mortes. En réalité, leur position nouvelle réveille en elles des potentialités latentes, car elles engendrent, à partir de ce moment, des initiales de files cellulaires perpendiculairement à leur sens d'accroissement originel (Fig. 16, 3 ; planche III, 9 et 10) soit par pseudodichotomie, soit par cloisonnement transversal. Un faisceau de filaments se trouve ainsi formé dans cette nouvelle direction. Les files les plus éloignées de la surface s'accroissent plus rapidement et le faisceau, se redressant peu à peu, retrouve une direction de croissance parallèle à celle du tissu lésé. L'ensemble prend l'allure d'un tissu périthallien à méristème intercalaire. Les cellules terminales des files les plus externes se transforment en initiales hypothallienne et reconstituent un méristème marginal. Des dichotomies compensatrices interviennent également à la marge et assurent la consolidation de cette structure qui retrouve progressivement un fonctionnement normal.

Apparition de métamorphoses locales. — Certains thalles de *P. expansum* récoltés dans la région de Marseille par C.F. Boudouresque présentent, à leur face inférieure, des épaissements concentriques souvent importants, formant une sorte de striation de croissance. Des coupes radiales effectuées dans ces thalles révèlent une structure très différente de la structure habituelle. On n'observe plus que très localement la présence d'un hypothalle unistratifié. Le thalle apparaît composé de nappes successives de filaments obliques (Fig. 16, 4 et 5 ; planche III, 5 et 6) s'accroissant par un méristème intercalaire. Cette structure rappelle celle des *Lithophyllum* vrais. Toutes ces files cellulaires sont, en fait, des files périthallienne à disposition plus ou moins oblique, dont les cellules manifestent localement des potentialités qui, normalement, n'apparaissent que lors des lésions. Le phénomène rappelle, en effet, celui qui vient d'être décrit et peut être observé à la marge du thalle. Le méristème hypothallien habituel, marginal et unistratifié, semble avoir complètement disparu et le thalle se termine, sur les coupes, par un faisceau de filaments périthalliens. A un moment donné, les cellules terminales de ces files périthallienne se divisent dans une direction perpendiculaire à celle de leur axe principal et engendrent, comme précédemment, un nouveau faisceau de filaments qui deviennent à leur tour périthalliens et différencient un méristème intercalaire. Les files s'accroissent un certain temps en position horizontale, offrant l'aspect d'un hypothalle plusristratifié, puis se redressent et, à leur extrémité marginale, le phénomène se renouvelle. Ce processus, qui n'était qu'accidentel dans l'exemple précédent, devient ici rythmique et tend à remplacer définitivement, semble-t-il, la croissance normale du thalle. Il y a apparition de structures nouvelles plus complexes. Ce passage d'un type morphogénétique à un autre peut être qualifié de métamorphose.

Comparaison avec la croissance des Peyssonnelia.

La structure anatomique des *Peyssonnelia* est en de nombreux points semblable à celle du *Pseudolithophyllum expansum* et l'étude

a) Croissance du thalle.

Le thalle s'accroît par le jeu d'un méristème marginal unistratifié, dont les initiales ont un découpage pseudodichotomique à la fois dans le plan de base, assurant l'expansion des filaments hypothalliens, et dans le plan perpendiculaire radiaire (Fig. 20, A₂ et B). Dans ce plan vertical, chaque découpage résultant de deux cloisonnements obliques successifs engendre, vers le bas, une cellule à paroi oblique et, vers

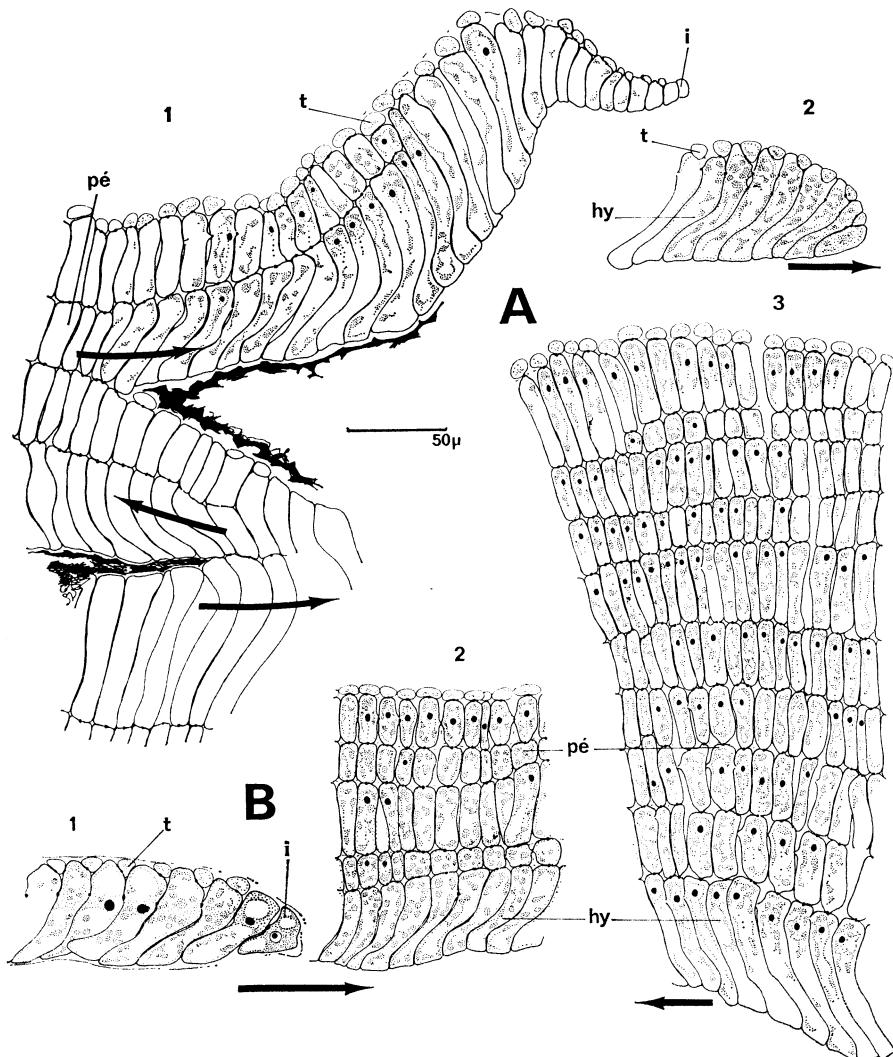


FIG. 20
Genre *Dermatolithon*.

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-éosine.
A. - *D. cystoseirae*, régénérations périthalliales successives (1); méristème marginal et fonctionnement d'une initiale hypothallienne (2); aspect d'un thalle à périthalle développé (3); B. - *D. pustulatum*, méristème marginal et aspect de la pseudodichotomie imparfaite (1); aspect d'un thalle adulte à périthalle développé (2).
hy : hypothalle ; i : initiale ; pé : périthalle ; t : cellule tectale.

unistratifié, assure par division transversale des initiales, la formation d'une strate horizontale de filaments hypothalliens à cellules isodiamétriques. Les files périthaliennes, orientées perpendiculairement à l'hypothalle, apparaissent par ramification sous-apicale. Il n'y a pas de différenciation d'un méristème intercalaire ni formation de liaisons synaptiques secondaires. En outre, les cellules hypothallennes découpent, vers le bas, une cellule qui s'allonge et devient un rhizoïde peut-être équivalent d'une formation périthallienne inférieure. L'ensemble offre l'aspect régulier de la structure classique du *P. rubra* (Newton, 1931 ; Denizot, 1968). En certains points, cependant, le mode de croissance de cette forme de profondeur se complique par l'apparition localisée de pseudodichotomies compensatrices. Le phénomène se renouvelant, il en résulte une croissance par paliers.

Le *P. atropurpurea* (Fig. 17, A) de la zone médiolittorale, peut atteindre 10 cm de diamètre. Il présente une structure complexe où la croissance, s'effectuant toujours par paliers rappelle celle de certains thalles âgés du *Pseudolithophyllum expansum*.

b - *Pseudolithophyllum orbiculatum*

Le *P. orbiculatum* est une espèce en forme de croûtes adhérentes minces, largement répandue sur nos côtes, où elle coexiste habituellement avec le *Lithophyllum inscrustans*, qui la recouvre fréquemment. Sa structure a été figurée par Suneson (1943). Elle est composée d'une couche de cellules hypothallienes portant des files périthaliennes orientées perpendiculairement à elles. Le périthalle s'accroît en épaisseur par le jeu d'un méristème intercalaire. Les liaisons synaptiques secondaires sont nombreuses entre cellules de files voisines.

A la marge du thalle, on observe deux modes de croissance :

le plus rare et le plus simple (Fig. 18, 1) correspond à celui des thalles jeunes du *P. expansum*. Un méristème marginal unistratifié engendre, par découpage transversal de ses initiales, des files de cellules hypothallienes. Les files périthaliennes naissent par découpage sous-apical ;

le plus souvent, on observe, en fait, une croissance par paliers par le jeu d'une succession de pseudodichotomies compensatrices, résultant d'une apicalisation de la ramification (Fig. 18, 1 à 7). Le phénomène apparaît lorsque la croissance du périthalle est supérieure à celle de l'hypothalle et il peut alors se dérouler selon deux modalités.

Dans le cas général, la croissance par paliers est analogue à celle que l'on observe chez le *P. expansum* : à un moment donné, l'initiale hypothallienne marginale, à cloisonnement transversal, acquiert, dans une direction perpendiculaire à la direction habituelle d'accroissement un mode de découpage pseudodichotome. Chaque division engendre alors, régulièrement, une initiale hypothallienne et une initiale périthallienne (Fig. 18, 4 et 5). Lorsque l'initiale hypothallienne atteint le niveau de la face supérieure du thalle, c'est-à-dire, en fait, lorsqu'elle retrouve une position marginale prépondérante, son fonctionnement se modifie à nouveau (Fig. 18, 6 et 7) : son découpage redevient transversal, et la croissance reprend dans la direction première (Fig. 18, 7). Le phénomène se renouvelant un certain nombre de fois, on observe une croissance par paliers (planche IV, 2).

Dans d'autres cas, certaines régions du périthalle du *P. orbiculatum* sont marquées par la présence de ramifications dichotomes successives et localisées, offrant l'aspect de chevrons. La formation de ces chevrons, observée à la marge du thalle, apparaît comme une

modalité particulière où les dichotomies compensatrices ne sont plus assurées par l'initiale terminale qui demeure en attente (Fig. 18, 8), mais par une initiale périthallienne ayant elle-même acquis un mode

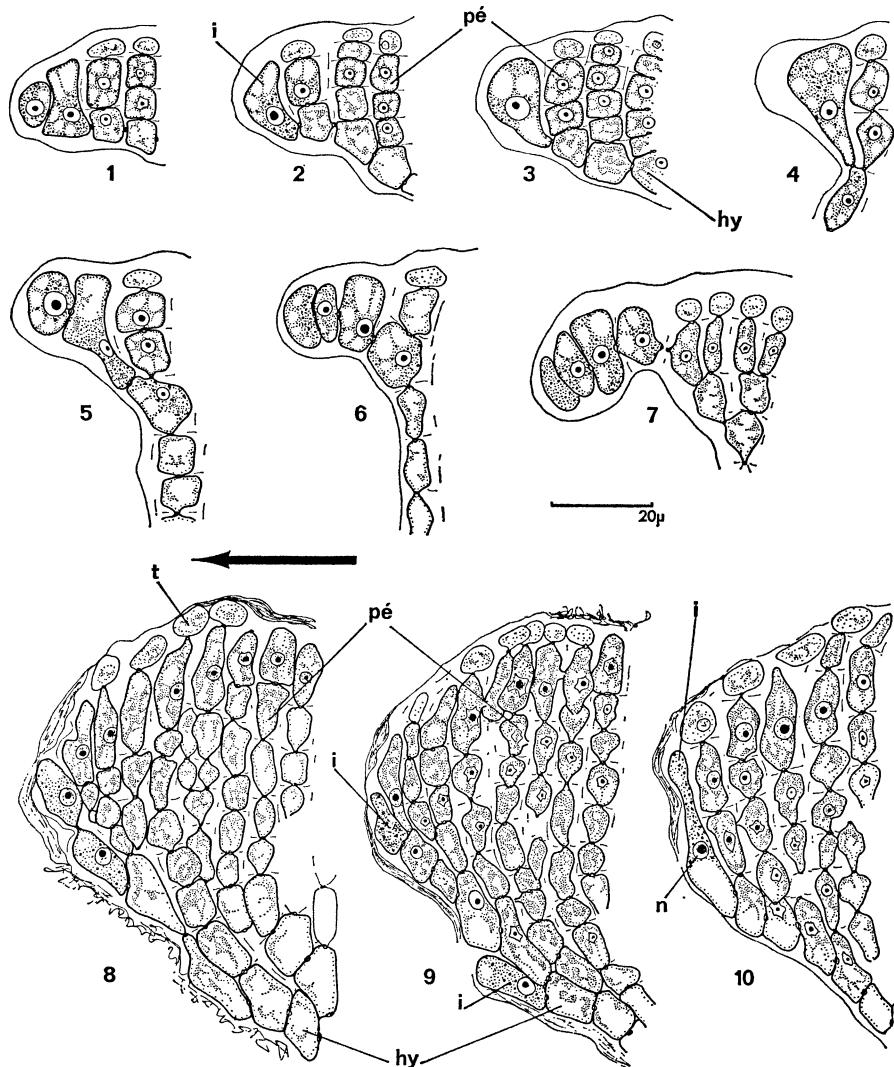


FIG. 18
Pseudolithophyllum orbiculatum.

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-éosine.

1 à 3 : ramification sous-apicale et développement prédominant du périthalle ; 4 et 5 : découpage pseudodichotomique de l'initiale marginale ; 6 et 7 : retour à la ramification sous-apicale ; 8 et 10 : aspects fréquents des marges en voie de croissance ; 9 : initiale hypothallienne d'attente, aspect d'une dichotomie localisée et formation d'un chevron.
hy : hypothalle ; i : initiale ; n : noyau ; pé : périthalle ; t : cellule tectale.

de découpage pseudodichotome. En effet, à un moment donné, une division pseudodichotome de l'initiale terminale engendre une initiale hypothallienne d'attente (Fig. 18, 9) et une initiale périthallienne,

qui subit des dichotomies successives et engendre localement un bouquet de files périthaliennes abondamment ramifiées. Lorsque son fonctionnement cesse, l'initiale hypothallienne d'attente reprend un fonctionnement normal.

Potentialités de régénération.

Des fractionnements expérimentaux de marges en voie de croissance m'ont permis d'observer un mode de régénération analogue à celui du *P. expansum*. Lorsque la marge végétative est supprimée, des files périthaliennes souvent très développées se trouvent amenées en position externe (Fig. 19, 3). Leurs cellules acquièrent alors une nouvelle polarité : elles engendrent, comme chez le *P. expansum*, un faisceau de filaments de nature périthallienne, orienté perpendiculairement à elles, et qui différencie à son sommet un méristème intercalaire. Les files inférieures de ce faisceau s'accroissent plus rapidement que celles situées dans sa partie superficielle ; progressivement, l'ensemble se redresse et les cellules situées en position marginale deviennent les nouvelles initiales hypothalliennes.

Métamorphoses locales ou définitives

Comme chez le *P. expansum*, des métamorphoses locales peuvent intervenir. On observe, par endroits (planche IV, 3 et 4), une inclinaison des files périthaliennes qui tendent à devenir horizontales. Le méristème hypothallien cesse de fonctionner ou disparaît. Certaines cellules périthaliennes se divisent alors perpendiculairement à leur direction primitive d'accroissement, engendrant un faisceau de filaments horizontaux qui se redresse pour devenir périthallien. Le phénomène peut être simplement occasionnel et, comme dans les cas des régénéérations, les cellules terminales les plus externes de ce faisceau deviennent les initiales marginales d'un nouveau méristème hypothallien unistratifié. Il peut aussi devenir définitif et engendrer une structure de type *Lithophyllum* qui est visiblement d'origine entièrement périthallienne. Cette structure s'accroît uniquement par le jeu d'un méristème intercalaire dont les divisions peuvent devenir synchrones, entraînant une disposition des cellules en rangées régulières. Les observations que j'ai effectuées, tant dans la région de Roscoff qu'en Méditerranée, montrent, en effet, que certains thalles stériles à structure de *P. orbiculatum* ne sont que des stades juvéniles du *L. incrustans* (J. Cabioch, 1969a). Cela nous amène à penser que le *P. orbiculatum*, dont on connaît, par ailleurs, le cycle sexué, pourrait être une forme juvénile et néoténique du *L. incrustans*.

Conclusion : définition et variation du genre Pseudolithophyllum.

Les exemples du *Pseudolithophyllum expansum* et du *P. orbiculatum* qui viennent d'être étudiés possèdent en commun un certain nombre de particularités morphogénétiques qui permettent de donner une définition plus précise du genre *Pseudolithophyllum* avec une acceptation plus large.

Le thalle, encroûtant, est donc caractérisé, outre ses conceptacles asexués unipores et la présence de synapses secondaires comme seules anastomoses latérales, par sa structure simple, à hypothalle unistratifié, s'accroissant par un méristème marginal terminal. Les initiales périthaliennes naissent normalement, dans les plans radiaires, par ramification latérale sous-apicale à partir de cellules hypothalliennes. Lorsque la crois-

sance du périthalle devient plus rapide que celle de l'hypothalle, les initiales hypothalliques acquièrent provisoirement dans les plans radiaires, un découpage pseudodichotomique et engendrent elles-mêmes directement les initiales périthalliques jusqu'à ce qu'elles aient retrouvé leur place prépondérante à la marge du thalle. Il en résulte des discontinuités de croissance.

D'après les variations secondaires que l'on observe dans ces structures, il semble que l'évolution ait porté sur deux points essentiels :

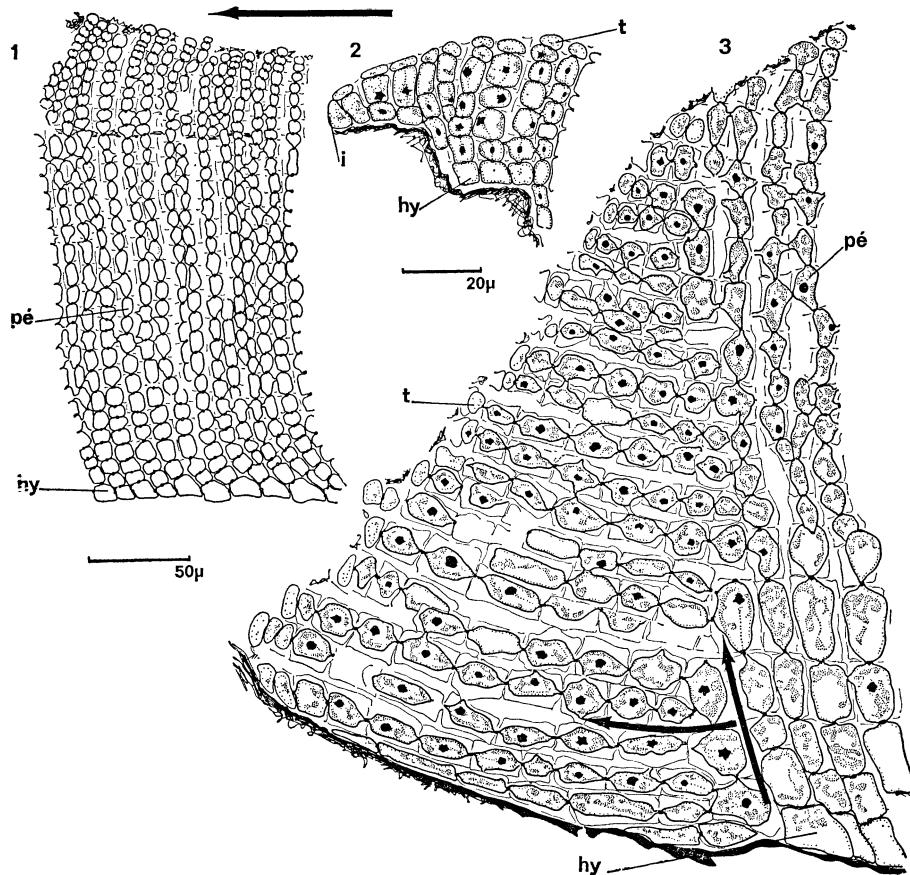


FIG. 19
Pseudolithophyllum orbiculatum.

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-éosine.
1 : aspect d'ensemble d'un thalle ; 2 : marge et aspect de la croissance par paliers ;
3 : régénération d'une marge cassée.
hy : hypothalle ; i : initiale ; pé : périthalle ; t : cellule tectale.

— une apicalisation progressive de la ramifications, qui se serait faite par étapes ;

— une régularisation secondaire de la croissance, qui se manifesterait par le synchronisme des divisions, entraînant la disposition des cellules en rangées régulières.

A partir d'une même structure de base définie par un hypothalle unistratifié s'accroissant par un méristème marginal et un périthalle

d'origine sous-apicale, on peut distinguer plusieurs degrés d'évolution dans le type *Pseudolithophyllum* :

— des formes stables, où cette structure demeure toujours immuable, ce mode de croissance s'étant définitivement installé et stabilisé. Un synchronisme des divisions apparaît progressivement au cours du développement, dans le fonctionnement du méristème périthallien intercalaire. C'est le cas des formes actuellement rangées dans la catégorie des *Lithophyllum* à hypothalle unistratifié, que je propose de réunir dans ce premier groupe de *Pseudolithophyllum*. Un exemple en est fourni (Planche III, 11) par une espèce de la rade de Brest que je rapporte provisoirement au *Lithophyllum vickersiae* ;

— des formes instables, telles que le *P. expansum*, dont la structure de base peut subir d'importantes variations sous la forme de potentialités régénératrices diverses ou de métamorphoses locales, non définitives, donnant parfois au thalle une structure plus complexe, rappelant celle des *Lithophyllum* ;

— des formes néoténiques, où la structure de base représente un stade juvénile susceptible de se métamorphoser définitivement en une structure de type *Lithophyllum*, mais pouvant cependant encore se multiplier sous sa forme simple.

Il semble, en outre, d'après ces exemples, que l'existence de synapses secondaires ait quelque importance dans l'établissement de corrélations cellulaires éventuelles. Lorsque, après destruction locale du thalle, ces corrélations sont partiellement levées, les cellules acquièrent une nouvelle polarité (influence d'un flux trophique ?) dont la direction coïncide avec la disposition des synapses secondaires. Les *Peyssonnelia*, qui ne possèdent pas de liaisons cellulaires secondaires, n'ont pas les mêmes potentialités de régénération et n'ont qu'une partie des caractères morphogénétiques (croissance par paliers) des *Pseudolithophyllum*.

C. - FORMES CROISSANT PAR UN MÉRISTÈME MARGINAL A RAMIFICATION APICALE, PSEUDODICHTOME IMPARFAITE.

I - *Dermatolithon*

Principales références : Dawson, 1955 ; Foslie, 1898c, 1904a, 1909, 1929 ; Ganesan, 1962 ; Hamel et Lemoine, 1953 ; H. Huvé, 1962 ; Johnson et Adey, 1965 ; Lamouroux, 1816 ; Lemoine, 1971b ; Masaki et Tokida, 1960a, 1960b, 1963 ; Suneson, 1937, 1943, 1950a, 1950b ; Tokida et Masaki, 1959.

Les espèces appartenant au genre *Dermatolithon*, communes sur les côtes européennes, sont représentées par des thalles minces, de faible diamètre, presque toujours fertiles. Elles sont le plus souvent épiphytes sur d'autres Algues et forment parfois, à leur surface, des concrételements importants (*D. cystoseirae* sur le *C. officinalis* f. *compacta* des milieux battus dans la Manche). La structure du genre est classiquement constituée (Hamel et Lemoine, 1953) par un hypothalle monostromatique dont les cellules ont des parois obliques, et par un périthalle formé de cellules rectangulaires, avec des synapses secondaires nombreuses. La marge, toujours monostromatique, a été figurée par Suneson (1943).

a) Croissance du thalle.

Le thalle s'accroît par le jeu d'un méristème marginal unistratifié, dont les initiales ont un découpage pseudodichotomique à la fois dans le plan de base, assurant l'expansion des filaments hypothalliens, et dans le plan perpendiculaire radiaire (Fig. 20, A₂ et B). Dans ce plan vertical, chaque découpage résultant de deux cloisonnements obliques successifs engendre, vers le bas, une cellule à paroi oblique et, vers

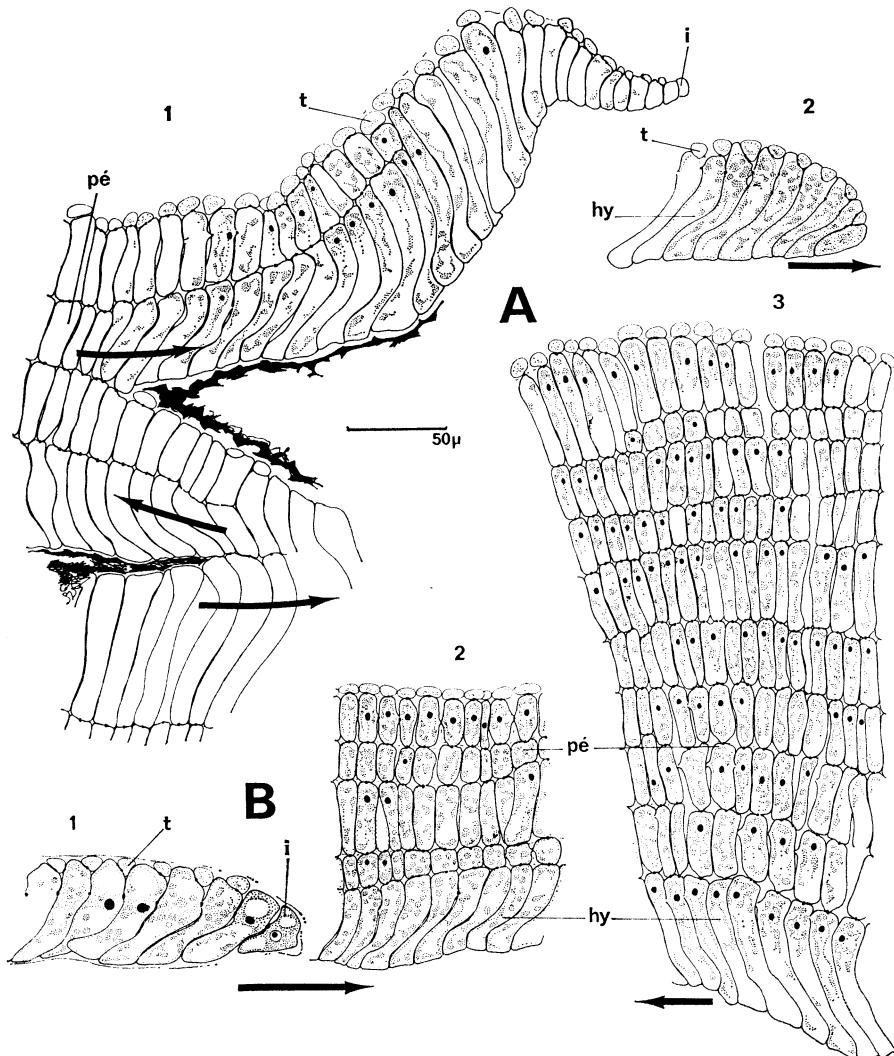


FIG. 20
Genre *Dermatolithon*.

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-éosine.

A. - *D. cystoseirae*, régénérations périthalliennes successives (1); méristème marginal et fonctionnement d'une initiale hypothallienne (2); aspect d'un thalle à périthalle développé (3); B. - *D. pustulatum*, méristème marginal et aspect de la pseudodichotomie imparfaite (1); aspect d'un thalle adulte à périthalle développé (2).

hy : hypothalle ; i : initiale ; pé : périthalle ; t : cellule tectale.

le haut, une cellule tectale qui n'évolue pas. On observe sur les coupes longitudinales, à ce stade très simple, une suite de cellules, disposées obliquement sur le substrat et surmontées par les cellules tectales. Chacune de ces cellules obliques va, par la suite, se découper parallèlement au plan de base, pour donner naissance, vers le haut, à une initiale habituellement considérée comme « périthallienne » et, vers le bas, à une cellule « hypothallienne » par sa position. Mais il est à remarquer que cette division se produit généralement après que des synapses secondaires aient fait leur apparition au-dessous des synapses primaires. Le cloisonnement prend place entre les deux types de synapses, si bien que les cellules « hypothallienes » ne sont réunies que par des synapses secondaires, alors que la série des « initiales périthallienes », reliées entre elles par les synapses primaires a, de ce fait, la valeur d'un hypothalle qui se serait séparé du substrat en donnant naissance à une couche de cellules vers le bas (Fig. 12, D). Le mécanisme se renouvelant, le vrai hypothalle se surélève de plus en plus, en engendrant vers le bas des files de cellules le plus souvent rectangulaires, disposées en rangées régulières. Pendant ce temps, de nouvelles cellules tectales ont fait leur apparition vers le haut et l'hypothalle vrai s'estompe et se transforme en un méristème périthallien intercalaire. Bien qu'il résulte de ces phénomènes que la couche basale de cellules ne soit pas l'homologue exact d'un hypothalle au sens habituel, nous continuerons à la désigner sous ce nom, sans perdre de vue les particularités de sa genèse.

Le thalle peut s'épaissir considérablement dans certaines espèces (*D. cystoseirae*) ; il prend alors un aspect qui rappelle à première vue celui des *Lithophyllum* (Fig. 20, A₃ ; planche V, 5). Par endroits, les files s'accroissant davantage peuvent engendrer des protubérances ou des branches réduites.

Ces phénomènes successifs ne sont pas d'une observation aisée et l'interprétation qui vient d'en être proposée ne saurait encore être tenue comme définitive sur de seuls critères anatomiques. L'étude des potentialités de régénération va nous fournir d'autres arguments en sa faveur.

b) Potentialités de régénération.

Les thalles de *Dermatolithon* sont difficiles à maintenir en culture et se prêtent assez mal à l'expérimentation. Les coupes radiales ont permis d'observer cependant quelques phénomènes de régénération (Fig. 20, A₁ ; planche V, 3). Les thalles se présentent souvent sous la forme de lamelles superposées qui peuvent être dues à une simple superposition mais sont généralement le résultat de régénérations successives. Lorsque la marge végétative d'un thalle est détruite, les cellules périthallienes qui se trouvent amenées en position marginale, acquièrent un rôle d'initiale, selon un processus très différent de celui observé chez les *Pseudolithophyllum*. Chaque strate périthallienne est capable d'engendrer, indépendamment des autres, un nouveau méristème marginal identique au méristème hypothallien original (Fig. 20, A₁). Ces méristèmes étages peuvent apparaître simultanément ou successivement et fonctionnent avec des vitesses différentes. Ils engendrent des couches de cellules hypothallienes obliques, qui émet-

tent ensuite des files périthalliques plus ou moins développées. Sans formations intermédiaires, les cellules périthalliques sont donc capables d'engendrer de nouveaux thalles. Lorsqu'une jeune lame se forme ainsi à partir des cellules périthalliques supérieures, son périthalle se confond progressivement avec celui du thalle-père, qui poursuit son développement (Fig. 20, A₁); en d'autres termes, leurs divisions sont synchrones et les rythmes de croissance identiques. Mme Lemoine (1971 b) a observé, de même, que dans un *Dermatolithon* branchu à périthalle développé, le *D. stephensonii*, lors des lésions, les cellules périthalliques des branches peuvent redevenir hypothalliques et engendrer de courtes lamelles monostromatiques.

c) Formations secondaires ; apparition de structures plus complexes.

Le méristème intercalaire périthallien des *Dermatolithon* a un fonctionnement généralement bref qui cesse lorsque de deux à huit couches de cellules ont été formées. Mais il peut, dans certains cas, en produire davantage ; ainsi, en ne fonctionnant que localement, il peut engendrer de courtes branches à croissance définie, ou même des branches développées, entièrement constituées de tissu périthallien, dont la structure est alors voisine de celle des *Lithophyllum*. J'ai proposé (J. Cabioch, 1970 b) de rétablir pour ces formes rameuses, le nom générique de *Goniolithon*. Tel est le cas du *G. byssoides* (ex *Lithophyllum byssoides*). Dans d'autres circonstances le méristème périthallien de la croûte basale, tout en demeurant intercalaire, peut acquérir un fonctionnement encore plus complexe ; c'est le cas chez le *Lithothrix aspergillum*, où il se différencie localement à partir d'une croûte basale à structure de *Dermatolithon* et produit des thalles dressés articulés (Ganesan et Desikachary, 1970).

C'est ainsi que certaines des structures que j'ai qualifiées de *structures lithophylloïdes* ont pour origine des croûtes de type *Dermatolithon*, souvent éphémères, et qui sont demeurées longtemps inconnues. On peut alors considérer certains *Dermatolithon* comme des formes à caractères néoténiques dérivées de structures lithophylloïdes par le jeu d'une adaptation vraisemblablement géographique ou écologique.

2 - *Lithoporella*

Principales références : Foslie, 1909 ; Lemoine, 1970 ; Masaki, 1968 ; Weber-van Bosse, 1932.

Le genre *Lithoporella* fut créé par Foslie (1909) comme sous-genre de *Mastophora*. Il se définit par sa structure toujours simple, réduite à l'hypothalle, ses conceptacles asexués unipores et la présence, entre les différentes files hypothalliques, de très nombreuses fusions cellulaires, accompagnées de fusions nucléaires (Fig. 21).

Le thalle, encroûtant et mince, s'accroît par un méristème marginal fonctionnant comme celui des *Dermatolithon* (Fig. 21, A₁). Dans le plan vertical radiaire chaque initiale découpe, par pseudodichotomie, une cellule hypothallique à contour oblique et une cellule tectale. Le thalle ne s'épaissit qu'au moment de la formation des conceptacles. De plus, les cellules hypothalliques sont capables de former, par découpage tangentiel vers le bas (Fig. 21, A₅), des rhizoïdes unicellu-

liaires, les seuls connus chez les Corallinacées (Masaki, 1968 ; Lemoine, 1970). Dans quelques cas, l'hypothalle découpe également vers le haut une couche de cellules périthallienne, dont certaines peuvent engendrer des trichocytes (*Lithoporella pacifica*, Fig. 21, B).

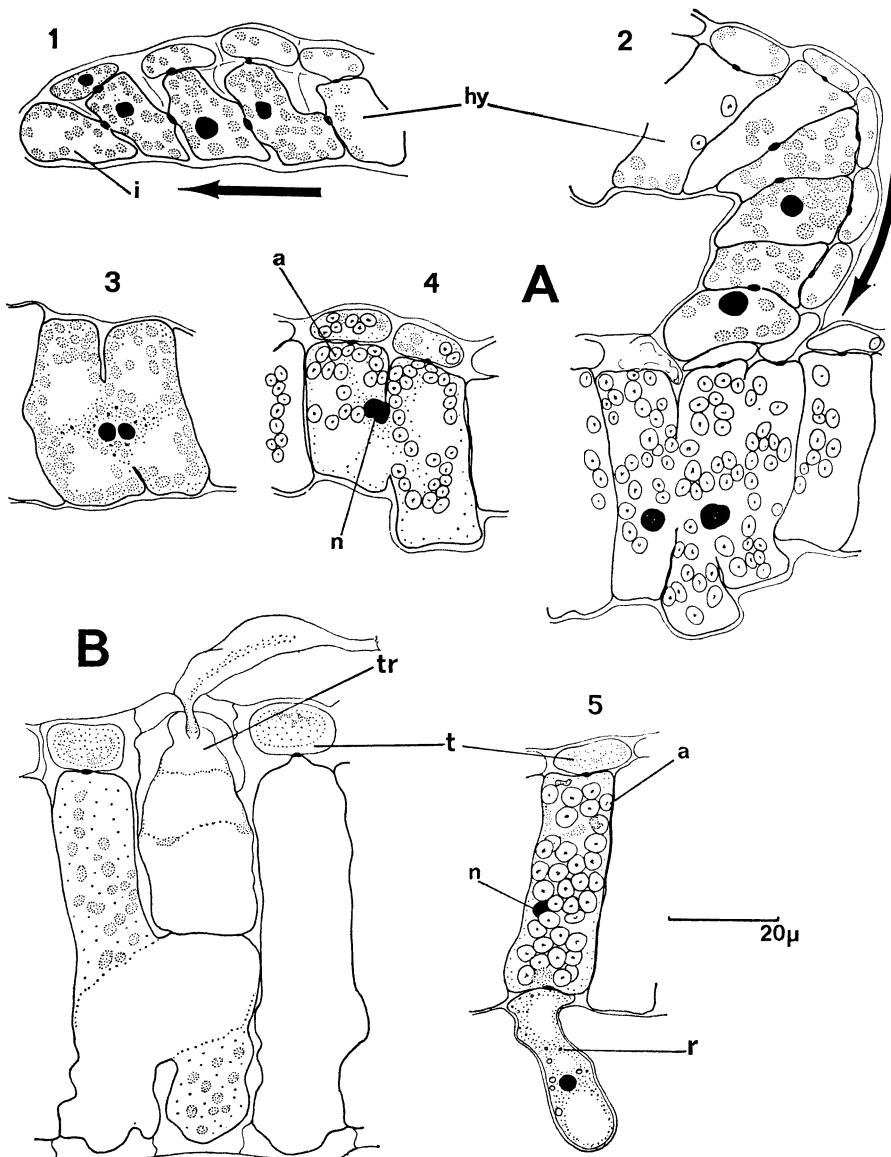


FIG. 21
Genre *Lithoporella*.

A. - *Lithoporella* sp. (Tuléar), méristème marginal et fonctionnement d'une initiale hypothallienne (1); début d'un phénomène d'autoperforation (2); formation des cénotypes hypothalliens (3 et 4); aspect d'un rhizoïde (5). B. - *Lithoporella pacifica*, détail d'un trichocyte.

a : amidon florideen ; hy : hypothalle ; i : initiale ; n : noyau ; r. : rhizoïde ; t : cellule tectale ; tr : trichocyte.
(hématoxyline-éosine ; A₂ et A₆ : coupes longitudinales radiales ; A₃, A₄ et B : coupes transversales).

Les phénomènes de régénération n'ont pas été signalés dans ce genre. Les thalles sont souvent superposés, mais on ne connaît pas le mécanisme de cette superposition. Mme Lemoine (1970) a signalé l'existence d'un processus de perforation autospécifique chez le *Lithoporella melobesioïdes*. Les coupes effectuées par l'auteur montrent que les initiales marginales de certains thalles tendent à pénétrer dans le tissu des lames sous-jacentes. J'ai retrouvé des figures analogues dans les coupes d'un *Lithoporella* sp. de Tuléar (leg. J. Vasseur). Weber-van Bosse (1932) a observé, de même, la pénétration de thalles de *Lithoporella* dans les tissus des coraux morts.

3 - *Mastophora* et *Metamastophora*

Principales références : Areschoug, 1852 ; Decaisne, 1842 ; Foslie, 1903, 1904c, 1929 ; Lemoine, 1911a ; Segawa, 1959 ; Setchell, 1943 ; Suneson, 1945.

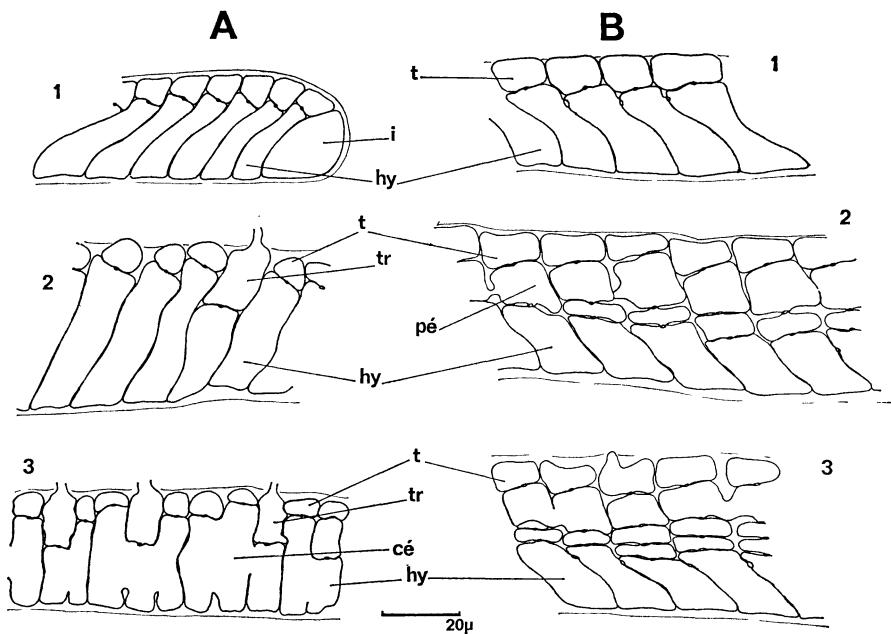


FIG. 22

A. - *Mastophora macrocarpa*.

1 et 2 : coupes longitudinales radiales ; 3 : coupe transversale montrant les fusions latérales.

B. - *Metamastophora flabellata*.

1, 2 et 3 : coupes longitudinales radiales dans des régions de plus en plus âgées. cé : cénoocyte ; hy : hypothalle ; i : initiale ; pé : périthalle ; t : cellule tectale ; tr : trichocyte.

Le genre *Mastophora*, créé par Decaisne (1842), regroupe des espèces à thalles calcifiés, foliacés, dressés et ramifiés, dont la structure rappelle celle des *Lithoporella*. Plus récemment, Setchell (1943) a, sur des critères anatomiques, subdivisé ce genre en deux nouvelles unités : le genre *Mastophora* (espèce-type : *M. rosea*) comporte des thalles toujours unistratifiés, dont la structure est encore voisine de celle des *Lithoporella* ; le genre *Metamastophora* (espèce-type : *M. flabellata*) regroupe les espèces à structure plus complexe, dérivée de la précédente, et dont Suneson (1945) a donné quelques figures dans le cas du *M. lamourouxii*.

J'ai observé, à partir d'échantillons d'herbier, la structure du *Mastophora macrocarpa* et celle du *Metamastophora flabellata* (Fig. 22).

Dans le cas le plus simple, celui du *Mastophora macrocarpa*, les marges des thalles permettent une bonne observation de la réalisation des structures. Comme chez les *Lithoporella*, un méristème terminal unistratifié assure l'allongement du thalle ; chaque découpage pseudo-dichotomique de ses initiales produit une cellule hypothallienne oblique et une cellule tectale (Fig. 22, A₁). La structure demeure toujours aussi simple sauf au niveau des conceptacles où les cellules hypothallienes découpent vers le haut une ou plusieurs cellules périthallienes. Les fusions latérales sont nombreuses entre cellules hypothallienes (Fig. 22, A₃).

Dans le cas du *Metamastophora flabellata* la structure, monostromatique à la marge, se complique dans les régions internes plus âgées et le thalle devient pluristromatique (Fig. 22, B) par formation de cellules périthallienes à partir des cellules hypothallienes. On n'observe pas la différenciation d'un méristème périthallien intercalaire et toutes les cellules périthallienes sont produites successivement par les cellules hypothallienes obliques (Suneson, 1945 et Fig. 22, B₃). Des fusions latérales nombreuses interviennent et la structure devient vite confuse.

En outre, comme chez les *Lithoporella*, les cellules périthallienes externes peuvent se transformer en des trichocytes dont la présence était demeurée inconnue jusqu'à cette date.

III. — STRUCTURES LITHOPHYLLOIDES

A. - CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Je regroupe sous le terme de *structures lithophylloïdes* un certain nombre de types morphogénétiques dont l'exemple le plus simple est représenté par la structure des *Lithophyllum* encroûtants. Ces structures adultes sont caractérisées essentiellement par le mode de croissance très particulier du thalle qui s'effectue, quelles que soient les modalités préalables de son ontogénie, uniquement par le jeu d'un *méristème intercalaire*. Elles sont donc dépourvues de méristème hypothallien vrai. Un second caractère important de ces structures est la présence constante de liaisons synaptiques secondaires, associée à des potentialités particulières de régénération des tissus. Les structures lithophylloïdes représentent, à des degrés divers, des stades morphogénétiques homologues de groupes ou de séries évolutives différentes, et j'énoncerai tout d'abord leurs caractères généraux.

I. - Caractères ontogénétiques.

Dans la plupart des cas, les structures lithophylloïdes dérivent, par un mécanisme plus ou moins complexe, de massifs germinatifs simples, caractérisés par le découpage régulier de la spore, accom-

pagné de la formation précoce de synapses secondaires, et l'apparition d'une cortication externe réduite et toujours simple, avec souvent des trichocytes qui ne se retrouvent pas dans le thalle adulte (Fig. 9). Les cellules marginales des massifs germinatifs constituent l'ébauche des méristèmes unistratifiés des thalles juvéniles. Ceux-ci ont une structure réduite et un hypothalle unistratifié. Ils peuvent se transformer rapidement pour acquérir une structure plus complexe, comme c'est le cas le plus général, ou bien persister un temps assez long (stade *Pseudolithophyllum* du *L. incrassans*, du *L. tortuosum*, stade *Dermatolithon* du *Goniolithon byssoides*) avant qu'apparaisse la structure adulte définitive.

Le développement des *Amphiroa* constitue une exception vraisemblablement liée au parasitisme des stades jeunes. Il s'effectue en trois étapes plus ou moins longues : un stade protonémien développé, parasite, né de la spore, un stade encroûtant né du protonéma et enfin la formation de pousses dressées articulées.

2. - Caractères morphogénétiques. (Fig. 23).

Le thalle adulte s'accroît toujours, en longueur comme en épaisseur, par le jeu d'un méristème intercalaire d'origine périthallienne. Dans les thalles encroûtants, le tissu basal pluristratifié, habituellement nommé « hypothalle » est, en fait, un faux hypothalle formé par inclinaison ou par ramification latérale des files périthallienes. Dans les thalles branchus, articulés ou non, le tissu médullaire est également de nature périthallienne ; il est produit par le méristème intercalaire périthallien de la croûte basale. Les divisions sont souvent synchrones dans ces méristèmes ; il en résulte alors une disposition des cellules en rangées régulières, que l'on a longtemps considérée comme caractéristique des *Lithophyllum*.

La présence de liaisons synaptiques secondaires confère aux tissus des potentialités de régénération particulières, au cours desquelles on voit réapparaître, dans certains cas, des structures juvéniles qui avaient complètement disparu après la réalisation de la structure adulte. Il y a d'ailleurs divers degrés de complexité dans ces potentialités et il est vraisemblable que les formes les plus complexes et les plus évoluées ne repassent pas par un stade embryonnaire.

Les structures lithophylloïdes caractérisent généralement des genres de mers chaudes ou tempérées chaudes qui ne seraient représentés dans les mers froides que par leurs formes néoténiques à structure simplifiée.

3. - Différents types de structures lithophylloïdes.

Dans le cas des structures lithophylloïdes, l'évolution semble s'être faite, de façon lente et progressive à partir de thalles encroûtants, vers l'apparition de formes dressées, branchues puis articulées et je distinguerai, d'après la nature de leurs stades juvéniles et les potentialités de régénération de leurs tissus :

- des formes dérivées des *Pseudolithophyllum*, où l'évolution,

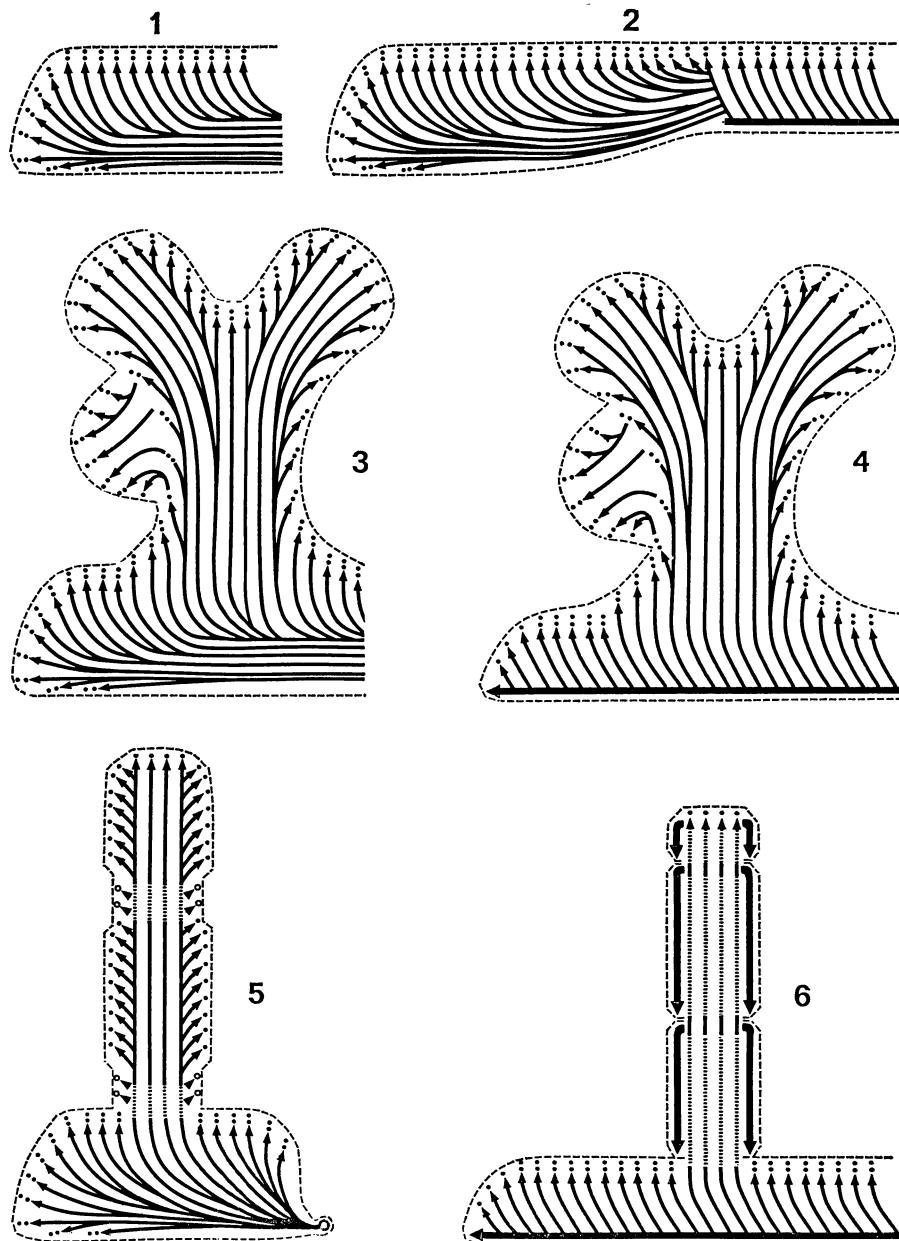


FIG. 23
Caractères morphogénétiques des structures lithophylloïdes.

Coupes longitudinales radiales schématiques.

1 : structure d'une croûte (*Lithophyllum*, *Goniolithon*) : pas d'hypothalle vrai mais un faux-hypothalle de nature périthallienne ; 2 : mode de formation de cette croûte à partir d'une structure simple à hypothalle vrai unistratifié ; 3 : formation d'une branche à partir d'une croûte à structure lithophylloïde (*Lithophyllum*, certains *Goniolithon*) ; 4 : formation d'une branche (*Lithophyllum*, *Goniolithon*) à partir d'une croûte de structure simple (*Pseudolithophyllum*, *Dermatolithon*) ; 5 : genre *Amphiroa*, formation du thalle articulé ; 6 : genre *Lithothrix*, id.

Conventions : traits continus épais : hypothalle ; traits continus fins : périthalle ; pointes des flèches : méristèmes ; points : épithalle ; traits discontinus : régions non calcifiées.

progressive, n'a pas dépassé le stade des formes branchues : ce sont les *Lithophyllum* ;

— des formes à développement lent, mais à évolution progressive plus poussée, qui possèdent un stade protonémien filamenteux puis un stade encroûtant de type *Lithophyllum*, sur lequel apparaissent des pousses dressées articulées : ce sont les *Amphiroa* ;

— des formes où l'évolution progressive a conduit de structures simples de type *Dermatolithon*, à des formes branchues à structure apparente de *Lithophyllum* (*Goniolithon*), puis vers des formes articulées dressées (*Lithothrix*).

B. — FORMES DÉRIVÉES DE CELLE DES PSEUDOLITHOPHYLLUM ; GENRE *LITHOPHYLLUM*.

Principales références : J. Cabioch, 1968a, 1969a ; Foslie, 1894, 1898b, 1899a, 1904b, 1929 ; Hamel et Lemoine, 1953 ; Heydrich, 1899 ; H. Huvé, 1957 ; Johnson et Adey, 1965 ; Lemoine, 1909a, 1910a, 1911a, 1912 ; Masaki, 1968 ; Masaki et Tokida, 1963 ; Philippi, 1837.

Le genre *Lithophyllum*, dans son acceptation actuelle (Masaki, 1968 ; Adey, 1970 d) est un ensemble hétérogène regroupant des formes très diverses par leurs caractères tant morphogénétiques que cytologiques et qui n'ont en commun que leurs conceptacles asexués unipores. Certaines ont, en fait, une structure de type lithothamnioïde et possèdent des trichocytes et des mégacytes, ainsi que des anastomoses latérales exclusivement sous la forme de fusions ; ces caractères les rapprochent du genre *Neogoniolithon* et je propose de restreindre l'acceptation du genre *Lithophyllum* aux espèces dont la structure, lithophylloïde (toujours accompagnée exclusivement de synapses secondaires), présente les caractères morphogénétiques qui vont être énoncés.

I. - Mode de formation du thalle adulte.

L'installation des structures adultes, chez les *Lithophyllum*, se fait d'une manière très progressive et le développement passe vraisemblablement toujours par un stade juvénile plus ou moins développé, de structure simple. Le découpage de la spore aboutit à la formation d'un massif régulier de cellules dont les plus externes se transforment souvent en trichocytes. A la périphérie de ce massif, les cellules marginales deviennent les initiales d'un méristème terminal unistratifié qui engendre un thalle à structure de *Pseudolithophyllum*, présentant les variations morphogénétiques caractéristiques de ce genre telles que la croissance par paliers et l'intervention de métamorphoses locales. A partir de ce stade juvénile, la structure complexe des *Lithophyllum* peut se réaliser de diverses manières. En effet, le thalle des *Lithophyllum* peut être soit simplement encroûtant, soit branchu, mais les branches, quelquefois ramifiées et libres, naissent toujours d'une croûte basale. Par ailleurs, cette croûte peut avoir une structure complexe ou simple et encore juvénile. Il en résulte trois possibilités :

a - le cas le plus simple est représenté par le *Lithophyllum racemus*, espèce à thalle rameux naissant d'une croûte basale qui possède,

en permanence, une structure de *Pseudolithophyllum*. Les branches sont entièrement constituées par du tissu périthallien formé à partir d'un méristème intercalaire issu du méristème périthallien de la croûte basale ;

b - en d'autres cas, les thalles juvéniles à structure de *Pseudolithophyllum* subissent une série de métamorphoses qui se stabilisent. A leur périphérie, se forme peu à peu un thalle encroûtant épais dont la structure de type *Lithophyllum* devient définitive. Le phénomène est particulièrement bien observable chez le *L. incrassans*. Le développement des spores, qui a été suivi sur des lames de verre maintenues en eau de mer courante, aboutit à la formation d'un thalle mince, développé, dont la structure rappelle celle du *P. orbiculatum*. Les thalles jeunes, récoltés dans la nature, sont souvent moins étendus et l'on peut suivre, sur les coupes, à leur périphérie, l'apparition de

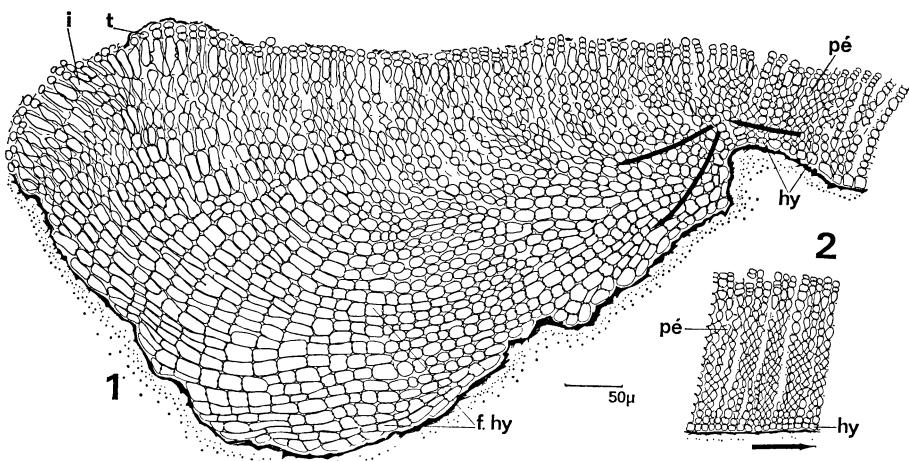


FIG. 24
Lithophyllum incrassans.

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-éosine.
1 : formation de la structure lithophylloïde à partir du thalle juvénile ; 2 : structure du thalle juvénile.
f. hy : faux-hypothalle ; hy : hypothalle ; i : initiale ; pé : périthalle ; t : cellule tectale.

la structure de type *Lithophyllum*. A un moment donné, après quelques métamorphoses locales et de courte durée (Fig. 24), le fonctionnement du méristème terminal marginal unistratifié cesse. Les files périthallienennes se dichotomisent et s'inclinent vers le substrat. Leurs initiales constituent alors un méristème intercalaire marginal unique assurant à la fois la formation d'un tissu basal important, pluristratifié, à allure d'hypothalle, et celle des files périthallienennes verticales en continuité avec lui. A cause de son origine, je qualifierai ce tissu basal de faux hypothalle. Progressivement, les divisions des initiales intercalaires marginales deviennent synchrones et les cellules du faux hypothalle apparaissent disposées en rangées régulières. La métamorphose est précoce et progressive chez le *L. tortuosum* de Méditerranée. Le développement des spores (planche II, 10 et 11)

engendre un thalle à structure de *Pseudolithophyllum*, généralement peu développé, où les métamorphoses, non encore définitives, apparaissent rapidement et se succèdent pendant un certain temps tandis que la morphologie du thalle se complique déjà par la formation de branches dressées. En coupe longitudinale, on reconnaît (Planche VII, 1 et 2) une structure de *Pseudolithophyllum* déjà en voie de métamorphose, avec réapparition locale d'un méristème marginal unistratifié. Le fonctionnement du méristème périthallien intercalaire reprenant en certains points, produit par places une montée des files périthaliennes constituant d'abord des protubérances puis les lamelles dressées caractéristiques de l'espèce. Au bout de quelque temps, la métamorphose devient définitive à la marge du thalle par inclinaison des files périthaliennes et installation d'un méristème intercalaire marginal, comme dans le cas du *L. incrustans*. Les divisions demeurant asynchrones, les cellules du faux hypothalle ne sont pas disposées en rangées. On observe, par contre, dans le périthalle, la présence de chevrons qui résultent, comme chez le *P. orbiculatum*, de ramifications successives et localisées des files périthaliennes ;

c - dans d'autres cas enfin, il semble que le phénomène de métamorphose soit très précoce. En outre, à partir du méristème périthallien d'une croûte basale à structure de *Lithophyllum* peuvent se former des branches développées devenant libres.

2. - Mode de croissance du thalle adulte.

Les thalles adultes des *Lithophyllum*, qu'ils soient branchus ou encroûtants, sont donc constitués entièrement de tissu périthallien croissant par un méristème intercalaire (Fig. 25, A₁). Ce tissu se différencie secondairement dans les branches, en un périthalle externe (souvent appelé cortex) et un périthalle interne médullaire ; dans les croûtes, ce périthalle est basal et j'ai proposé de l'appeler faux-hypothalle. La ramification des files périthaliennes peut être diffuse ou locale (chevrons) ; la croissance et la division des initiales peuvent être synchrones ou non. La combinaison de ces caractères secondaires confère aux thalles de *Lithophyllum*, à partir d'un même schéma structural, certaines particularités anatomiques qui ont conduit à distinguer un certain nombre de sections dans ce genre (Lemoine, 1911 a) ; Hamel et Lemoine, 1953), permettant ainsi une meilleure définition des espèces.

3. - Formations secondaires.

La croissance du périthalle externe est, en principe, définie et cesse lorsque le thalle a atteint l'épaisseur caractéristique de l'espèce. Celle du périthalle interne (faux-hypothalle des croûtes, tissu médullaire des branches) est, au contraire, indéfinie. Plusieurs sortes de remaniements secondaires peuvent, en fait, intervenir :

— la croissance indéfinie peut se trouver modifiée. Elle peut cesser lorsque deux croûtes arrivent en contact. Elle peut également se poursuivre lorsque les deux méristèmes se rebroussent et fusion-

ment, puis progressent à la verticale, provoquant ainsi la formation de crêtes et de fausses branches chez le *L. incrassans*. De même, les branches du *L. fasciculatum* fusionnent ;

— la croissance définie peut reprendre après s'être ralentie et le méristème intercalaire du périthalle externe engendre alors, à son

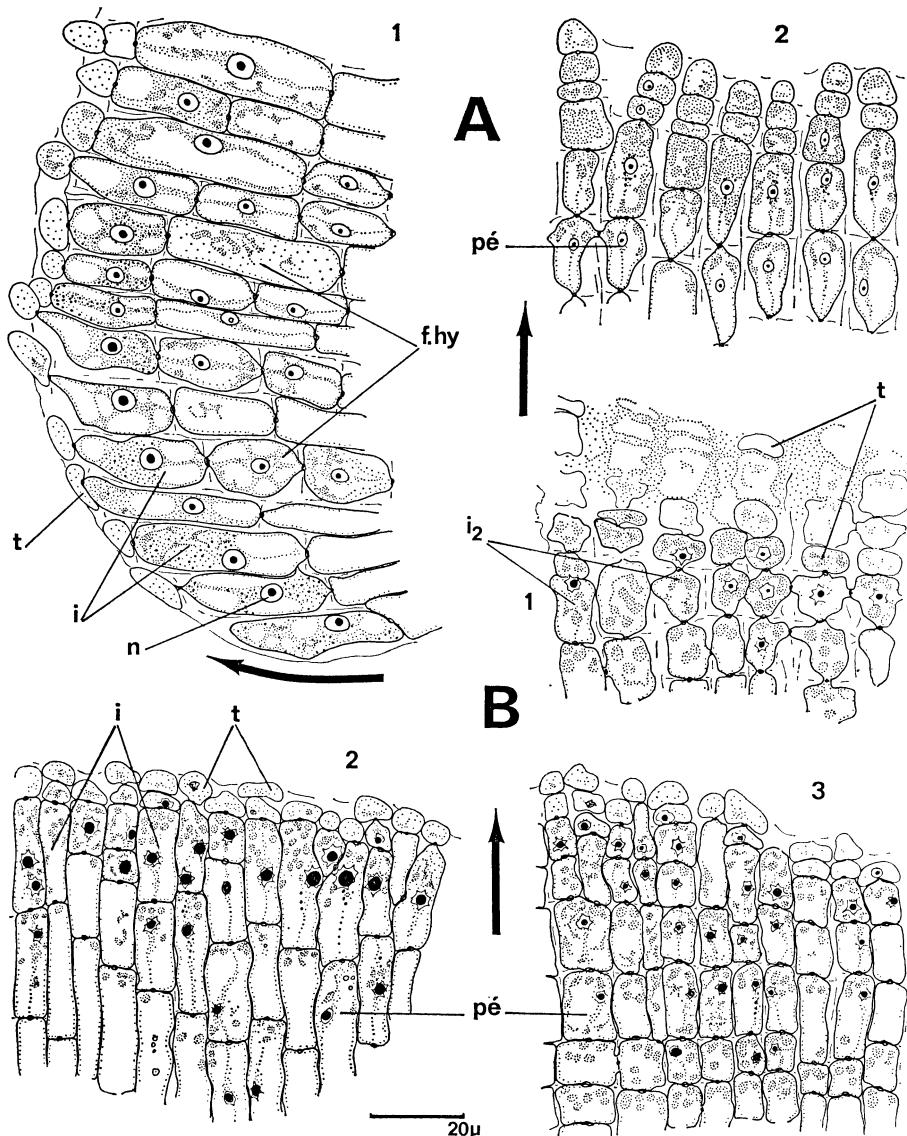


FIG. 25
Genre *Lithophyllum*.

Coupes longitudinales radiales ou axiales ; hématoxyline-fuchsine acide.
A. - *L. incrassans*, structure adulte, méristème marginal intercalaire pluristratifié et formation du faux-hypothalle (1); méristème intercalaire du périthalle externe (2); B. - *L. fasciculatum*, délamination et régénération du périthalle d'une branche (1); sommet d'une branche, aspect du méristème apical intercalaire (2); formation du périthalle externe (3).
f. hy : faux-hypothalle ; i : initiale ; n : noyau ; c : cellule tectale.

tour, de nouvelles structures (lames ou branches), différenciées en un périthalle interne et un périthalle externe. La ramification des branches s'effectue soit par division du méristème du périthalle médullaire en deux méristèmes-fils (planche VII, 5), soit latéralement, à partir du périthalle externe (Fig. 23, 3).

4. - Modalités de la régénération.

Deux modes de régénération peuvent être observés.

a) **Régénération directe du périthalle externe à partir de ses cellules sous-jacentes.**

Dans les croûtes, comme dans les branches, le méristème intercalaire du périthalle externe peut être régénéré par des cellules sous-jacentes, tout au moins lorsque celles-ci sont encore jeunes et se trouvent amenées en position superficielle. C'est le cas chez le *L. fasciculatum* où l'on observe couramment, sur les coupes, des desquamations plus ou moins profondes du périthalle, qui se traduisent macroscopiquement en surface par un aspect poudreux du thalle. Lorsque le méristème du périthalle externe se trouve ainsi supprimé localement, le noyau des cellules sous-jacentes redevient colorable, s'accroît en volume et retrouve une activité mitotique. La strate la plus externe de cellules non lésées se divise transversalement sur les deux faces, distale et proximale, et se transforme (Fig. 25, B₁) en un nouveau méristème intercalaire.

b) **Régénérations par réapparition de structures juvéniles.**

Elles s'effectuent par formation d'un thalle monostromatique à structure de *Pseudolithophyllum* à partir des cellules périthaliennes intactes. Les initiales périthaliennes qui entourent la région lésée se transforment en un méristème hypothallien unistratifié (planche VII, 10 et 11). Le thalle juvénile ainsi formé enrobe progressivement la région morte. La structure lithophylloïde réapparaît ensuite peu à peu, après un certain nombre de métamorphoses successives. Ces régénérations indirectes s'observent :

— dans le périthalle externe, soit lorsque celui-ci est détruit sur une grande épaisseur, soit lorsque la lésion, plus ou moins profonde, s'étend sur une faible surface et que, dans les deux cas, les cellules périthaliennes internes sont recouvertes par une épaisse couche de tissu mort calcifié ;

— lorsque la marge végétative se trouve détruite, la régénération s'effectuant alors, soit à partir des files du faux hypothalle si un petit nombre au moins d'entre elles demeurent intactes (planche VII, 12), soit à partir des initiales du périthalle externe qui se trouvent au bord de la blessure (planche VII, 11).

En outre, le fait que le mode de régénération du faux hypothalle, identique à celui du périthalle externe, est également identique à celui du périthalle des *Pseudolithophyllum*, confirme la nature périthalienne de ce faux hypothalle.

C - LE GENRE AMPHIROA.

Principales références : J. Cabioch, 1969c ; Dawson, 1952, 1963 ; Hamel et Lemoine, 1953 ; Johansen, 1968, 1969a, 1969b ; Lamouroux, 1812 ; Manza, 1937c, 1940 ; Segawa, 1940a, 1940b ; Solms-Laubach, 1881 ; Suneson, 1937 ; Weber-van Bosse, 1904 ; Yendo, 1904.

Le genre *Amphiroa* regroupe des espèces à thalle articulé caractérisées, outre leurs conceptacles asexués unipores, par leurs articulations multi-zonées, c'est-à-dire formées de plusieurs couches de cellules, et la présence de synapses secondaires, à l'exclusion de toute autre forme d'anastomose latérale. Il présente une structure de type lithophylloïde, modifiée par des phénomènes rythmiques de décalcification. Les modalités de sa morphogénèse l'éloignent du genre *Lithothrix*, dont certains auteurs le jugeaient voisin, et le rapprochent, au contraire, des *Lithophyllum*.

En plus des exemplaires vivants des espèces présentes sur les côtes de France : *A. rigida*, *A. cryptarthrodia*, *A. beauvoisi*, *A. verruculosa*, j'ai étudié des récoltes d'*A. anceps* et d'*A. fragilissima* provenant du Sénégal (leg. Bodard) ainsi que deux *Amphiroa* sp., l'un de Colombie, l'autre de Hawaï.

1. - Croissance et formation du thalle adulte.

La première ébauche de structure lithophylloïde se constitue à partir des filaments protonémiens endophytes issus du développement de la spore, sur lesquels se forme un bouquet de filaments dressés coalescents (Fig. 2, 3 et 4), qui se ramifie pseudodichotomiquement. Ce faisceau de filaments peut être considéré comme l'équivalent d'un tissu périthallien né d'un hypothalle unistratifié dissocié. Très rapidement, ses initiales deviennent intercalaires et leurs divisions synchrones. A la surface du thalle-hôte, le faisceau périthallien s'étale en une croûte à structure de *Lithophyllum*, composée d'un faux hypothalle à cellules disposées en rangées régulières et d'un périthalle externe généralement réduit. Les initiales intercalaires de ce périthalle externe produisent, en certains points, les premières pousses dressées.

Le développement relatif du thalle encroûtant et des rameaux dressés est variable. Dawson (1963) a décrit des Galapagos, sous le nom d'*Amphiroa crustiformis*, une espèce représentée essentiellement par sa forme encroûtante et dont les rameaux sont réduits à deux ou trois articles. En outre, dans l'état actuel de nos connaissances, il est encore difficile d'affirmer que tous les *Amphiroa* ont des stades jeunes semi-endophytes. La découverte récente de ce phénomène montre combien est importante et nécessaire l'étude, trop souvent négligée, des régions basales à partir de leurs toutes premières étapes.

Les rameaux dressés des *Amphiroa* ont également une structure lithophylloïde (Fig. 26, A₁ et A₂). Ils s'accroissent, à leur sommet, par un méristème intercalaire à divisions synchrones (planche VIII, 1 et 2), entouré d'un périthalle externe ou cortical. Toutes les cellules sont réunies par de nombreuses synapses secondaires, disposées en un ou deux verticilles. Au sommet, les cellules jeunes sont toutes de même taille. Elles poursuivent leur accroissement dans la région sous-apicale, avec une intensité différente selon les strates. Il en résulte

une alternance rythmique de couches cellulaires plus ou moins allongées, qui constitue un caractère spécifique.

Le méristème intercalaire du péritalle externe des branches a un fonctionnement défini qui se poursuit durant un certain temps et cesse après avoir engendré un cortex plus ou moins épais. Pendant le même temps, se forment les articulations par une décalcification

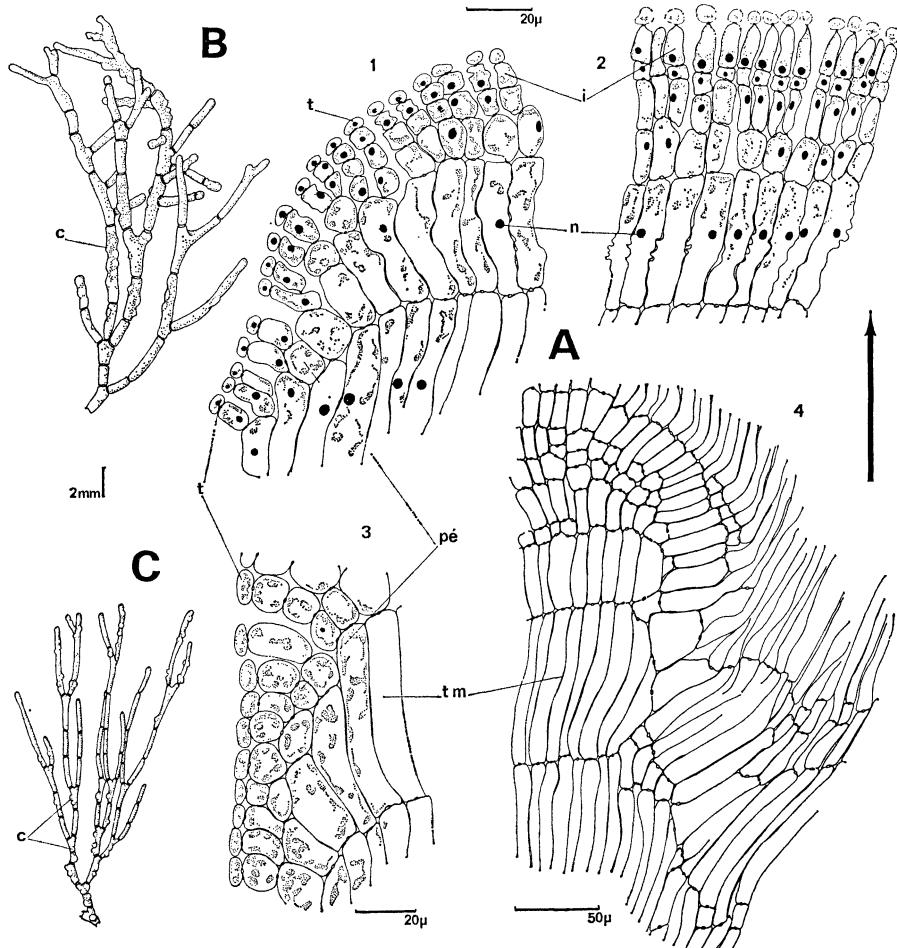


FIG. 26

Genre *Amphiroa*.

A. - *A. anceps*, apex d'un article, méristème apical intercalaire (2) et formation du péritalle externe (1 et 3) ; régénération du tissu médullaire (4) ; B. - *A. rigida*, aspect de la ramifications ; C. - *A. fragilissima*, ramifications d'allure dichotome. c : conceptacles ; i : initiale ; n : noyau ; pé : péritalle ; t : cellule tectale ; t.m. : tissu médullaire. (A₁, A₂ et A₃, coupes longitudinales axiales ; hématoxyline-éosine).

locale des tissus. Cette décalcification intervient plus ou moins précoce-
nement et Johansen (1969 b) y a distingué deux modes. Le type I caractérise la plupart des espèces d'*Amphiroa*, à l'exception de l'*A. ephedraea*. La décalcification intéresse le tissu médullaire, à l'exclu-

sion du périthalle externe qui se rompt. Le type II est représenté par l'exemple de l'*A. ephedraea*. La décalcification affecte l'ensemble du tissu médullaire et du tissu cortical, souvent développé, donnant à l'articulation une plus grande solidité. J'ai observé le type I (planche VIII, 6) chez l'*A. rigida*, *A. verruculosa*, *A. cryptarthrodia* et *A. fragilissima* et le type II chez l'*A. anceps* (planche VIII, 5).

Les synapses secondaires, formées antérieurement à la décalcification, demeurent présentes dans les articulations qui montrent, en outre, des recloisonnements internes des cellules médullaires — recloisonnements qui n'affectent pas, semble-t-il, la paroi externe des cellules.

2. - Formations secondaires et régénération.

La ramifications des branches articulées s'effectue, comme chez les *Lithophyllum*, soit au sommet, par dichotomie du méristème médullaire, soit, latéralement, à partir du méristème périthallien externe d'un article. La combinaison de ces deux processus constitue, dans certains cas, un caractère systématique complémentaire pour la définition des espèces.

Je n'ai pu obtenir, expérimentalement, la régénération des rameaux dressés. Elle semble cependant possible, tout au moins lorsqu'une partie seulement des tissus est lésée. Le processus rappelle un peu celui que l'on observe chez les *Pseudolithophyllum*. La figure 26, A₄, montre une figure de régénération chez l'*A. anceps*. Les cellules médullaires qui se trouvent au bord de la région lésée, se divisent latéralement et engendrent des files de cellules perpendiculairement à leur direction primitive d'accroissement. Ces files se redressent et se transforment aussitôt en cellules médullaires analogues à celles du tissu et reprennent le même rythme de croissance et de division après avoir établi de nouvelles liaisons synaptiques secondaires.

D. - LES FORMES DÉRIVÉES DE CELLE DES DERMATOLITHON.

Je regroupe sous cette rubrique un certain nombre de genres, souvent absents des côtes de France, présentant à l'état adulte une structure lithophylloïde dont les caractères morphogénétiques sont dérivés de ceux des *Dermatolithon*. Je n'ai pu suivre le développement de leurs spores, mais la nature de leurs stades juvéniles, parfois connus ou plus ou moins persistants, ainsi que les modalités de leurs régénéérations, font toujours apparaître une structure de *Dermatolithon*.

I - *Tenarea*

Principales références : Bory, 1832 ; Hariot 1895 ; H. Huvé, 1957 ; P. Huvé, 1954, 1956.

Le genre *Tenarea*, étudié et redéfini par H. Huvé (1957) est l'exemple le plus simple de cette série. Il présente une structure lithophylloïde dont

le méristème intercalaire marginal n'est qu'ébauché et ne parvient pas à sa réalisation complète. Les caractères des *Dermatolithon* prédominent et persistent, avec quelques variantes, dans la morphogenèse normale du thalle adulte.

a) Mode de croissance du thalle adulte.

Un thalle de *Tenarea undulosa* est représenté par une croûte basale portant des proliférations verticales lamellaires anastomosées. La structure de la croûte basale (H. Huvé, 1957) est celle d'un *Dermatolithon*. Elle comporte un hypothalle monostromatique formé d'une couche de grandes cellules obliques et d'un périthalle généralement constitué par une strate de cellules hautes et rectangulaires, à synapses secondaires nombreuses, surmontées d'une couche de cellules tectales. La croissance de l'ensemble est donc assurée par un méristème marginal à ramification apicale imparfaite. Les branches ou lames dressées paraissent résulter de l'accolement vertical de deux thalles monostromatiques de type *Dermatolithon*, identiques à ceux de la croûte, thalles peu adhérents d'après H. Huvé et qui se séparaient aisément lors de la décalcification. Chaque branche s'accroît ainsi par un méristème marginal bistratifié (planche V, 7).

b) Formations secondaires.

Dans les thalles que j'ai étudiés (leg. J. Ernst) on ne retrouve, en fait, la structure de *Dermatolithon* que sous son aspect le plus simple réduit à l'hypothalle recouvert d'une couche de cellules tectales. Les coupes montrent bien la structure des branches et leurs caractères morphogénétiques. Leur mode d'apparition à partir de la croûte basale n'est pas connu actuellement avec certitude mais il s'effectue vraisemblablement de la même manière que celui des branches secondaires. A la surface des lamelles, le périthalle, généralement absent, n'apparaît, localement, que lors de la formation des conceptacles. Il se manifeste également, en certains points, sous la forme d'un faisceau monostromatique vertical de cellules dont la taille augmente rapidement de la périphérie vers le centre, constituant ainsi l'amorce d'une branche de structure lithophylloïde ; mais le phénomène ne se complète pas par la formation d'un méristème intercalaire périthallien. De cette inégalité de croissance naît la différenciation de deux strates d'initiales apicales privilégiées qui sont à l'origine d'une nouvelle lame (planche V, 6). Les cellules « périthaliennes » (avec les restrictions précédemment énoncées dans le cas des *Dermatolithon*, p. 194), nées par cloisonnement longitudinal des cellules hypothaliennes, se transforment donc directement en initiales hypothaliennes.

Un autre phénomène secondaire remarquable est la formation des anastomoses lamellaires qui semble se faire, dans certains cas tout au moins, par un mécanisme de perforation autospécifique analogue à celui décrit par Mme Lemoine (1970) chez les *Lithoporella*. Lorsque la marge végétative d'une lame entre en contact avec la surface d'une autre lame, elle peut simplement cesser de fonctionner. On assiste alors à un léger décollement des deux strates du méristème apical (planche V, 7). On voit, également, par endroits, sur les coupes, ce méristème apical bistratifié traverser progressivement la lame

obstacle en s'immisçant entre ses cellules, par un mécanisme dont le détail cytologique n'a pu être suivi sur les échantillons d'herbier (planche V, 10 et 11).

c) Régénérations.

Les régénérations se font, comme chez les *Dermatolithon*, par formation directe de nouvelles croûtes à partir de cellules âgées, péri-thallienes ou non.

Dans les lames non lésées, les cellules hypothallienes découpent parfois, vers le haut, une strate de cellules péri-thallienes, dont les plus externes se cloisonnent perpendiculairement à leur sens normal d'accroissement et deviennent directement (planche V, 9) les initiales d'une croûte à structure de *Dermatolithon*. Lorsque la marge végétative d'une lame se trouve détruite, les cellules hypothallienes sous-jacentes découpent, vers l'extérieur, des cellules qui deviennent de nouvelles initiales marginales et redonnent rapidement une croûte de type *Dermatolithon* enrobant la région lésée.

2. - *Goniolithon*

Principales références : J. Cabioch, 1970b ; Foslie, 1898a, 1898c, 1900, 1904c, 1909 ; H. Huvé, 1962 ; Raineri, 1920 ; Setchell et Mason, 1943.

Le genre fut créé par Foslie (1898a) avec comme espèce-type le *G. papillosum*. L'auteur lui a, par la suite, attribué une signification différente et, après de nombreux remaniements (Foslie, 1900, 1904c, 1909 ; Setchell et Mason, 1943) le genre fut progressivement abandonné. Les nouvelles bases systématiques que je propose (J. Cabioch, 1971a), reposant sur les caractères cytologiques, morphogénétiques et phylogénétiques, conduisent à rétablir le genre *Goniolithon* dans sa signification première (Foslie, 1898a), en conservant comme espèce-type le *G. papillosum* actuellement classé parmi les *Lithophyllum* s.l.

Le genre *Goniolithon*, ainsi rétabli, est caractérisé par un thalle adulte à structure de type *Lithophyllum*, entièrement composé d'un tissu péri-thallien (médullaire dans les branches ou à valeur de faux hypothalle dans les croûtes), pourvu de nombreuses synapses secondaires et s'accroissant par un méristème intercalaire dont les divisions sont le plus souvent synchrones. Les stades juvéniles du développement, plus ou moins persistants, ainsi que les phénomènes de régénération, sont du type *Dermatolithon*. Le genre est représenté, sur nos côtes, par deux espèces méditerranéennes, *G. papillosum* et *G. byssoides*.

a - *Goniolithon byssoides*

Le thalle du *G. byssoides* est constitué par une croûte basale portant de nombreuses branches cylindriques ramifiées, de 0,5 à 1 cm de haut. La croûte basale a été figurée par Raineri (1920). Elle possède une structure de *Dermatolithon*, avec un hypothalle monostromatique composé de cellules obliques, et un périthalle pluristratifié. Les branches ont une structure de *Lithophyllum*. Leur tissu médullaire, composé de cellules très allongées disposées en rangées régulières, s'accroît par un méristème apical intercalaire né du méristème péri-thallien de la croûte. La ramifications des branches s'effectue, comme chez les *Lithophyllum* (planche VI, 1), soit par la dichotomie du méristème médullaire, soit latéralement à partir du méristème péri-thallien d'une branche.

Régénérations

Les coupes longitudinales axiales de branches montrent quelques cas de cicatrisations internes au niveau des cellules médullaires, dont chaque strate est capable d'engendrer, après lésion, une croûte à structure de *Dermatolithon* (planche VI, 3). Le périthalle de cette croûte juvénile engendre de nouvelles strates de cellules médullaires et rétablit la structure primitive.

Le thalle du *G. papillosum* est constitué par une croûte basale développée, portant des branches courtes. Il a été étudié par H. Huvé (1962) qui a montré, avec juste raison, que sa structure ressemble à celle des *Lithophyllum*. Cependant, ses caractères morphogénétiques laissent à penser que les stades juvéniles, encore inconnus, ont une structure de *Dermatolithon*. Le thalle encroûtant est formé d'un tissu basal important, à allure de faux hypothalle, composé de strates de cellules allongées, disposées en rangées régulières (planche VI, 4). A la marge, on observe, le plus souvent, un méristème intercalaire et la structure rappelle, dans ce cas, celle des *Lithophyllum*. Les branches se forment par montée des files périthalliques externes ; elles se différencient en un tissu médullaire présentant les caractères du tissu basal et un périthalle externe.

Formations secondaires et régénérations

Le mode de croissance de la croûte basale est, en fait, variable. En certains endroits, les files cellulaires du faux hypothalle se redressent ; le méristème intercalaire marginal et pluristratifié cesse de fonctionner au bout d'un certain temps dans cette position nouvelle, limitant ainsi la croissance vers le haut. Chaque strate de cellules du faux hypothalle devient alors capable d'engendrer latéralement, vers le bas (planche VI, 5), un méristème unistratifié et une lame de type *Dermatolithon*. La strate supérieure, prépondérante, redonne un thalle encroûtant simple, plus ou moins étendu (planche VI, 6), tandis que les strates sous-jacentes ont un développement toujours réduit. Le déroulement du phénomène rappelle celui du retour au type unistratifié lors des métamorphoses incomplètes que nous avons observé à propos des *Pseudolithophyllum*. Il n'est pas exagéré de supposer que, inversement, la structure lithophylloïde adulte du *G. papillosum* résulte de la métamorphose définitive d'une lame à structure de *Dermatolithon*.

De même que dans le *G. byssoides*, les strates cellulaires du périthalle médullaire des branches (planche VI, 7 et 8) sont capables de régénérations identiques par néoformation de lames à structure de *Dermatolithon*.

Valeur relative des genres *Dermatolithon* et *Goniolithon*

Ces observations laissent supposer que certains *Goniolithon*, Algues de mers chaudes ou tempérées chaudes, pourraient n'être représentés, dans les régions plus froides, que par leur seule forme *Dermatolithon* qui aurait alors la valeur d'une forme néoténique. Le problème se pose, en particulier, dans le cas du couple d'espèces *G. papillosum*-*D. cystoseirae* dont il serait indispensable de suivre les variations géographiques réciproques.

3 - *Lithothrix*

Principales références : Dawson, 1952 ; Ganesan et Desikachary, 1970 ; Gray, 1867 ; Johansen, 1969a ; Manza, 1940 ; Segawa, 1947 ; Weber-van Bosse, 1904 ; Yendo, 1904, 1905b.

Le genre *Lithothrix* est représenté par une seule espèce (*L. aspergillum*) dont la distribution géographique est limitée à la côte Ouest de l'Amérique du Nord. Je n'ai pu en étudier que des échantillons d'herbier. Récemment, Ganesan et Desikachary (1970) ont effectué une mise au point sur les aspects morphologiques et reproducteurs de cette Algue. Le mode de fonctionnement des points végétatifs, ainsi que la nature de la croûte basale, classent le genre parmi les structures lithophylloïdes articulées, dérivées des *Dermatolithon* et font apparaître ses caractères morphogénétiques.

a) Mode de croissance du thalle.

La croûte basale a une structure de *Dermatolithon*. Ganesan et Desikachary (1970) la décrivent, en effet, comme composée d'un hypothalle unistratifié, à cellules obliques, et d'un périthalle à cellules disposées en rangées, recouvert d'une couche de cellules tectales. Toutes les cellules, hypothalliques et périthalliques, sont pourvues de nombreuses synapses secondaires. Les pousses dressées sont engendrées par le méristème périthallien ; leurs premières ébauches apparaissent sous la forme d'une couche de cellules très allongées, à paroi non calcifiée, intensément colorable, et qui représentent une première articulation.

Les branches dressées, articulées, ont une structure particulière, dont l'interprétation a été fréquemment remise en question (Yendo, 1904, 1905 b ; Weber-van Bosse, 1904 ; Manza, 1940 ; Segawa, 1947). A l'apex, le thalle s'accroît par un méristème intercalaire recouvert d'une couche de cellules tectales et dérivé du méristème périthallien de la croûte basale. Les initiales, à divisions synchrones, engendrent, vers le bas (Fig. 27, 1), deux sortes de cellules médullaires disposées en rangées régulières alternantes : les unes sont allongées et dépourvues de ramifications latérales corticales, les autres sont courtes et donnent naissance latéralement à un cortex d'un type particulier. Les plus externes d'entre elles constituent un méristème unistratifié (Fig. 27, 2) qui se développe à la manière de celui des *Dermatolithon*, engendre un thalle qui descend le long des cellules médullaires allongées et les enrobe peu à peu en un manchon continu. Pendant ce temps, les parois des grandes cellules se décalcifient et leur allongement se poursuit jusqu'à atteindre 550 à 600 μ de long, tandis que le cortex descendant continue sa croissance. Il y a donc indépendance totale entre ce cortex et les cellules médullaires qu'il enrobe et, sur les coupes, les deux tissus apparaissent fréquemment dissociés. Le cortex, réduit dans les régions jeunes à une couche de cellules hypothalliques obliques surmontée d'une couche de cellules tectales, se développe, dans les régions âgées, par apparition d'un certain nombre de strates périthalliques.

En coupe longitudinale, le thalle dressé apparaît donc composé d'une succession d'articles et d'articulations (planche VIII, 9). Ces dernières, de beaucoup les plus développées, sont constituées par une couche de grandes cellules allongées, de 600 μ de long, à paroi non

calcifiée. Les articles sont réduits à une couche de cellules courtes, de $15\ \mu$ de long, à paroi calcifiée. Du point de vue de la morphologie externe, les articulations apparaissent masquées et consolidées par le développement d'un cortex calcifié, né des articles, formant autour

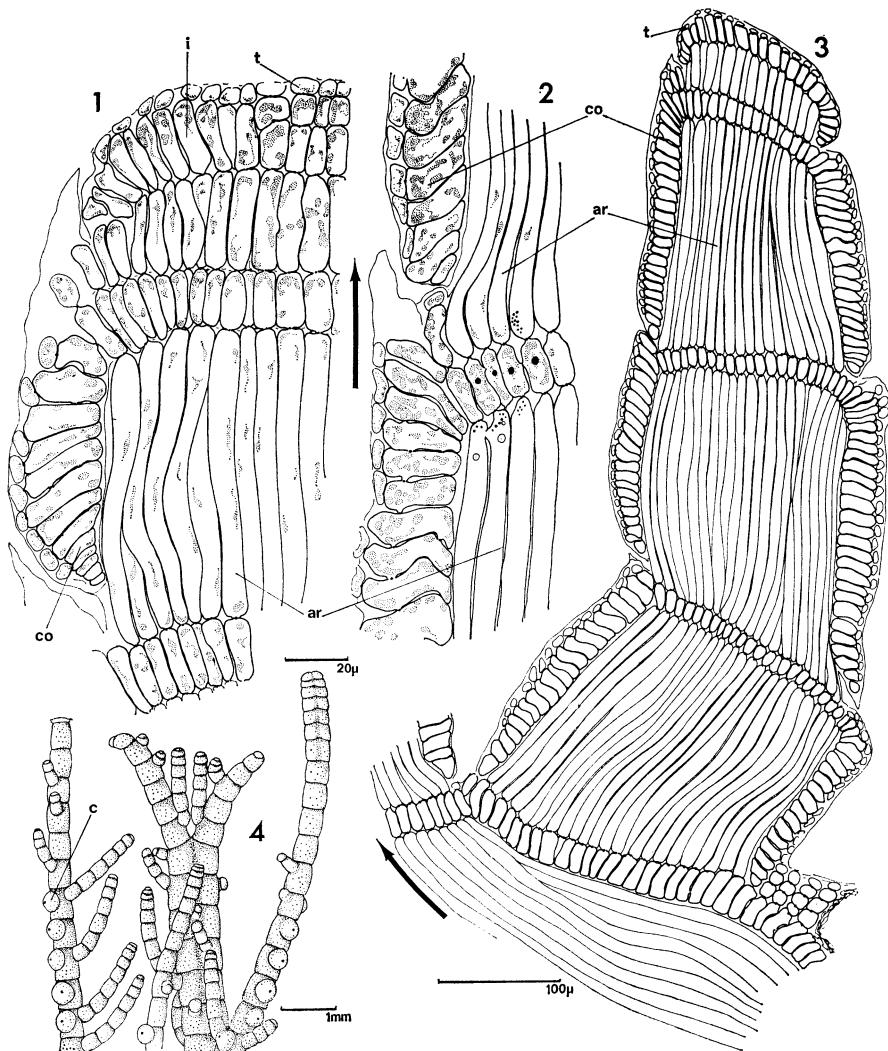


FIG. 27
Lithothrix aspergillum.

1 : extrémité du rameau dressé, méristème intercalaire apical et formation du cortex descendant ; 2 : détail d'un article et de la formation du cortex à structure de *Dermatolithon* ; 3 : formation d'un rameau secondaire à partir du cortex d'un rameau principal ; 4 : aspect de la ramifications du thalle dressé.
ar : articulation ; c : conceptacle ; co : cortex ; i : initiale ; t : cellule tectale.
(1, 2 et 3 : coupes longitudinale axiale ; hématoxyline-éosine).

d'elles un manchon protecteur. Elles ne sont donc perceptibles de l'extérieur qu'au niveau de la jonction entre les cortex successifs (Fig. 27, 2 et 4).

b) Formations secondaires.

Le thalle dressé, articulé, comprend généralement des rameaux principaux longs et épais et des rameaux latéraux courts, disposés comme les dents d'un peigne. La ramification s'effectue à partir du cortex descendant, né des articles, par transformation de son méristème périthallien en méristème médullaire de branche (Fig. 27, 3) et la première strate de cellules formées est toujours une articulation. C'est également à partir du périthalle du cortex que se forment les conceptacles.

Je n'ai pas observé de phénomènes de régénération dans ce genre, mais les étapes de la morphogenèse du thalle (croûte basale, formation du cortex des branches) montrent bien que sa structure, de type lithophylloïde déjà considérablement modifié, est dérivée de celle des *Dermatolithon*. Cette forme très particulière de structure articulée est un exemple unique chez les Corallinacées.

IV. — STRUCTURES LITHOTHAMNIOIDES

Je qualifie ainsi un ensemble de types morphogénétiques plus ou moins complexes, dérivés d'un type fondamental de base voisin de la structure des *Lithothamnium* encroûtants qui en est l'exemple le plus simple. Quelle que soit la forme des thalles, leur développement passe en effet, toujours, par un stade encroûtant plus ou moins développé, caractérisé par un hypothalle vrai, né de la spore, s'accroissant par un méristème terminal *pluristratifié*. La ramification des filaments cellulaires est toujours apicale, pseudodichotomique. De plus, ces structures possèdent toutes, à l'exception du genre *Sporolithon*, des anastomoses latérales exclusivement sous la forme de fusions cellulaires accompagnées ou non de fusions nucléaires. Les structures lithothamnioïdes caractérisent un certain nombre de genres souvent très différents tant par la morphologie de leur thalle que par celle de leurs organes reproducteurs. Elles apparaissent comme des stades morphogénétiques équivalents de lignées évolutives différentes.

A. - CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

I. - Caractères ontogénétiques.

Les structures lithothamnioïdes dont j'ai suivi la formation à partir de la spore, ont un développement de type *Dumontia* ; toutefois, les observations n'ayant pu être étendues à certains genres (*Porolithon*, *Metagoniolithon*), on ne peut pas affirmer que ce caractère est général. En outre, les stades jeunes encore inconnus du genre *Polyporolithon* semi-parasite, pourraient être analogues à ceux des *Amphiroa*. Dans le cas des espèces de nos côtes, le massif germinatif issu de la segmentation de la spore est toujours épais, composé de

plusieurs strates de cellules qui se transforment sur la marge (Fig. 6 et 8) en nappes d'initiales, superposées, peu nombreuses au début. Cette transformation progressive se fait de la base au sommet du massif, la première strate apparaissant directement au contact du substrat. L'ensemble de ces initiales constitue l'ébauche du méristème marginal du thalle juvénile. L'aspect final du massif germinatif est variable. On y remarque, dès ce stade, l'apparition des phénomènes cytologiques secondaires, caractéristiques de la sous-famille ou du genre (trichocytes et fusions latérales).

2. - Caractères morphogénétiques. (Fig. 28).

a) Les thalles encroûtants.

La structure lithothamnioïde est la plus classiquement connue et la plus généralement représentée comme exemple de Corallinacée ou de Floridée encroûtante. Elle peut être décrite à partir d'une croûte de *Lithothamnium*. Un tissu basal, habituellement nommé hypothalle, composé de plusieurs couches de filaments horizontaux, s'accroît par le jeu du méristème terminal pluristratifié, formé à la marge du massif germinatif. Les initiales, en se cloisonnant transversalement, assurent l'allongement de ces files hypothalliques ; elles se divisent également par pseudodichotomie, à la fois dans le plan de base, assurant ainsi l'étalement de l'hypothalle et dans les plans verticaux radiaires où elles engendrent, vers le haut, les initiales périthalliques qui se forment donc toujours par ramification apicale. Les files périthalliques s'accroissent par cloisonnement transversal de leurs initiales, d'abord terminales et superficielles ; elles se redressent à la verticale tandis que leurs initiales, ayant engendré, sur leur face distale, un certain nombre de cellules tectales ou épithalliques, deviennent progressivement intercalaires. Elles peuvent également se ramifier par pseudodichotomie. La croissance du périthalle est donc assurée, dans le thalle adulte, par un méristème intercalaire surmonté d'un épithalle composé de deux à trois strates de cellules tectales. Cette croissance est lente et les initiales, à divisions peu fréquentes, sont difficiles à distinguer. Elles ont, dans le cas des thalles encroûtants, un fonctionnement défini, et leur activité cesse lorsque le périthalle a atteint son épaisseur maximale. La région la plus externe du périthalle, pigmentée et assimilatrice, est quelquefois qualifiée de cortex. On remarque enfin, le plus souvent, sur les coupes bien orientées, quelques files périthalliques plus ou moins réduites, qui prennent naissance vers le bas. Lors de la croissance des différents tissus, des phénomènes cytologiques secondaires complètent l'anatomie des thalles (fusions latérales, formation de trichocytes, de mégacytes).

Les structures lithothamnioïdes diffèrent donc des structures lithophylloïdes et de leurs formes néoténiques :

- par une plus grande complexité morphogénétique qui apparaît dès la spore (hypothalle pluristratifié, etc.) ;
- par l'apicalisation complète des ramifications qui sont définitivement apicales et pseudodichotomes ;
- par la spécialisation différente des anastomoses latérales.

b) Les thalles dressés.

Le fonctionnement du méristème périthallien intercalaire n'est pas toujours défini. Il peut reprendre localement et engendrer des formations secondaires plus ou moins développées (lames, branches, articulées ou non) et devenir un méristème de cicatrisation ou de croissance. Les branches s'accroissent ainsi, généralement, par un méristème intercalaire né du méristème périthallien. Leur tissu médullaire est donc d'origine et de nature périthallienne. Dans le cas, semble-t-il plus évolué, des Corallinées articulées, les thalles

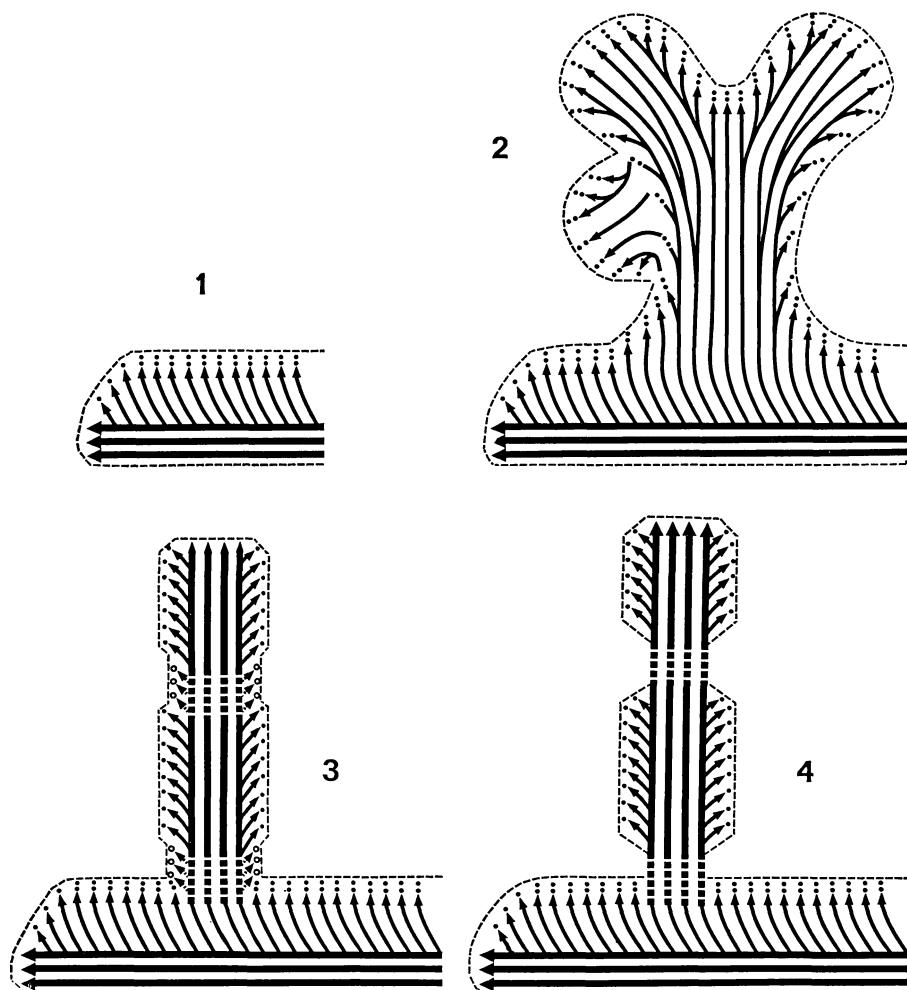


FIG. 28

Caractères morphogénétiques des structures lithothamnioïdes.
Coupes longitudinales radiales schématiques.

1 : structure d'une croûte ; 2 : formation d'une branche et mode de ramifications ;
3 : genre *Metagoniolithon*, mode de formation (hypothétique) du thalle articulé ;
4 : formation du thalle articulé chez les Corallinées.

Conventions : traits continus épais : hypothalle ; traits continus fins : périthalle ;
pointes de flèches : méristèmes ; points : épithalle ; traits discontinus : régions non
calcifiées.

dressés s'accroissent par un véritable méristème terminal qui engendre un tissu médullaire à cellules allongées, rappelant les cellules hypothallienes de la croûte basale.

En outre, comme dans les cas précédents, les structures simples qui viennent d'être décrites peuvent se compliquer ; c'est ainsi qu'un synchronisme des divisions peut apparaître dans le méristème hypothallien terminal comme dans le méristème périthallien intercalaire, entraînant une disposition des cellules en rangées régulières. C'est pourquoi certaines structures lithothamnioïdes ont été longtemps classées parmi les *Lithophyllum*.

3. - Différents types de structures lithothamnioïdes.

La comparaison des différents exemples de structures lithothamnioïdes fait apparaître plusieurs degrés de complexité que l'on peut classer en ordre croissant. Il semble, en effet, que leur évolution ait été progressive et se soit faite à partir d'Algues encroûtantes vers des formes dressées, d'abord simplement branchues, puis articulées. Je distinguerai, dans cette hypothèse, d'après leur degré de complexité et leur appartenance à des séries évolutives différentes :

- deux groupes de formes peu évoluées, ne dépassant pas le stade des formes branchues : ce sont les *Sporolithon* et les *Lithothamnium* et genres voisins ;
- un groupe de formes moyennement évoluées, possédant en commun certaines particularités cytologiques, où les stades encroûtants et branchus sont encore les mieux représentés bien qu'un stade articulé soit déjà réalisé : ce sont les Néogoniolithées ;
- un groupe de formes évoluées, où les stades encroûtants sont souvent réduits, parfois même peu visibles, tandis que la phase dressée, articulée, est très développée et parfois accompagnée d'une différenciation des rameaux : ce sont les Corallinées articulées.

B. - LES FORMES PEU ÉVOLUÉES, NE DÉPASSANT PAS LE STADE DES FORMES BRANCHUES.

1 - *Sporolithon*

Principales références : Adey, 1970d ; J. Cabioch, 1970c ; Dawson, 1960a ; Denizot, 1968 ; Foslie, 1929 ; Heydrich, 1897a, 1897b ; Howe, 1918, 1920 ; Johansen, 1969a ; Johnson, 1956, 1963 ; Lemoine, 1911a, 1961 ; Rothpletz, 1891, 1893 ; Segonzac, 1965, 1967.

Le genre *Sporolithon* est un genre de mers chaudes ou tempérées chaudes, représenté soit par des thalles encroûtants simples, soit par des arbuscules libres nés à partir de croûtes. A l'exception d'un échantillon encroûtant d'un *Sporolithon* sp. envoyé de Tuléar par P. Vasseur, les seuls exemplaires dont j'ai pu disposer ont été prélevés, soit dans l'herbier Thuret (*S. erythraeum*) soit dans l'herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle (*S. mediterraneum*). Après réhydratation prolongée par le formol à 4 p. 100, ils ont permis notamment de reconnaître les particularités cytologiques de ce genre, ainsi que certains aspects de l'évolution des sporocystes.

Mode de croissance du thalle adulte.

La structure du thalle encroûtant comporte (planche IX, 1) :

— un hypothalle pluristratifié, peu développé, composé de files de cellules à croissance non synchrone, s'accroissant par le jeu d'un méristème terminal et marginal ;

— un périthalle généralement développé, s'accroissant par un méristème intercalaire surmonté d'un épithalle souvent réduit (une ou deux strates de cellules). Les initiales périthallliennes ont des vitesses de croissance et de division synchrones et leurs cellules-filles ont souvent une disposition en rangées régulières. Le méristème périthallien possède plusieurs potentialités ; il peut engendrer des tissus périthalliens secondaires dont les cellules se distinguent par leur forme différente ; c'est le cas, en particulier, lorsque le thalle est très attaqué par sa base. La formation des branches se fait également par une reprise localisée de son activité. Les cellules périthallliennes possèdent, en outre, la particularité de pouvoir établir, entre éléments de files différentes, des anastomoses latérales (planche IX, 2) de deux sortes (fusions et synapses secondaires), dont le caractère archaïque a déjà été évoqué (J. Cabioch, 1970 c, 1971 b).

Remarque sur la formation et l'évolution des tétrasporocystes.

La seconde particularité de ce genre réside dans la disposition des tétrasporocystes qui ne sont pas réunis dans des conceptacles, mais simplement disséminés dans le tissu périthallien. L'ensemble est communément qualifié de sore fertile. Chaque sporocyste résulte de la transformation d'une cellule périthallienne, selon des modalités qui sont actuellement très controversées. Les deux points suivants semblent cependant élucidés.

Mode de division des sporocystes

Pour certains auteurs, les tétraspores des *Sporolithon* auraient une disposition zonée, alors que pour d'autres (Heydrich, Denizot), elles seraient cruciées. J'ai observé des tétraspores zonées chez le *S. howei* mais, par contre, le *Sporolithon* sp. de Tuléar possède à la fois des tétraspores zonées et des tétraspores cruciées indubitables (planche IX, 3, 4 et 5). Il est alors permis de penser que les deux modes coexistent chez les *Sporolithon*, l'un d'eux pouvant se trouver plus exclusivement représenté chez certaines espèces. Il en est de même pour les anastomoses latérales : synapses secondaires ou fusions peuvent parfois dominer complètement en certaines régions des thalles. Il s'agit là, vraisemblablement, de caractères archaïques encore instables.

Mode de cicatrisation des sporocystes

G. Segonzac (1965, 1967) a décrit, chez les *Sporolithon* fossiles, des figures reproductrices complexes qu'elle a comparées à des polyspores. J'ai retrouvé, sur les échantillons actuels, des images analogues (Fig. 29, A) qui sont, en fait, le résultat de la cicatrisation des sporocystes après l'émission des spores. La cellule sous-jacente à chaque sporocyste vide y pénètre et s'y divise irrégulièrement. De tels phénomènes s'observent également chez les autres Floridées ; ils ont été décrits par Westbrook (1928) chez le *Rhodymenia palmata* où

la cellule-support de chaque sporocyste (Fig. 29, B), émet un prolongement à son intérieur et s'y divise pour redonner une cellule à allure de cellule corticale qui se comporterait, dans certains cas, comme une nouvelle cellule-mère de sporocyste.

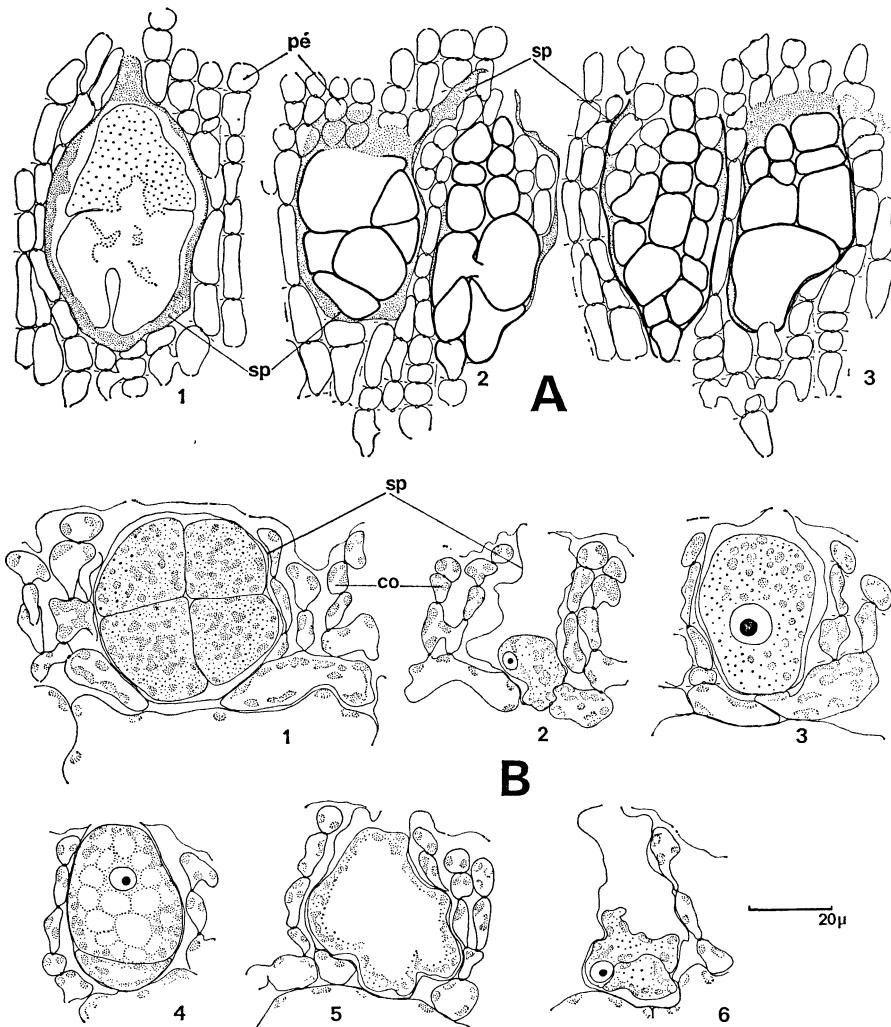


FIG. 29
Cicatrisation des térasporocystes chez le *Sporolithon erythraeum*
et le *Rhodymenia palmata*.

A. - *Sporolithon erythraeum*, aspect d'un térasporocyste enfoui dans le périthalle (1); différentes étapes de la cicatrisation (2 et 3); B. - *Rhodymenia palmata*, aspect d'un térasporocyste (1); étapes de la cicatrisation (2 à 6).

co : cortex ; pé : périthalle ; sp : sporocyste.
(Coupes longitudinales ; A : hématoxyline-fuchsine acide ; B : hématoxyline-éosine).

Selon les règles actuelles de la nomenclature, c'est le nom de *Sporolithon* qui doit être retenu pour réunir les espèces qui présentent les caractères redéfinis ci-dessus. Un premier terme, *Archaeolithothamnium*, a d'abord été créé par Rothpletz (1891, 1893) pour des formes fossiles

alors rattachées au genre *Lithothamnium*, mais l'auteur ne lui a pas reconnu de valeur générique. Quelques années plus tard et sans tenir compte des travaux précédents, Heydrich (1897 a et b) a redécouvert et décrit ce genre sous le nom de *Sporolithon*. C'est donc ce dernier qui doit être retenu (Denizot, 1968 ; Johansen, 1969a) bien que de nombreux auteurs (Lemoine 1911a, 1961 ; Howe, 1920 ; Foslie, 1929 ; Johnson, 1963 ; Adey, 1970d) considèrent souvent que le terme *Archaeolithothamnium*, plus ancien, doit bénéficier de l'antériorité.

On peut maintenant proposer pour le genre *Sporolithon* la définition suivante :

Thalle encroûtant simple ou portant des branches ramifiées pouvant devenir libres. Croûte composée d'un hypothalle pluristratifié, à croissance terminale non synchrone. Périthalle généralement bien développé, à croissance intercalaire synchrone, présentant à la fois des fusions latérales de cellules et des synapses secondaires. Pas de conceptacles asexués, mais des sporocystes disposés en sores dans le périthalle. Branches d'origine périthallienne secondaire, avec possibilité d'une stratification de croissance. Tétraspores à division zonée ou cruciée.

2. - Le genre *Lithothamnium* et les genres voisins.

a - *Lithothamnium*

Principales références : Adey, 1964, 1965, 1966b, 1966c, 1968, 1969, 1970c, 1971 ; Adey et Mac Kibbin, 1970 ; Bauch, 1937 ; J. Cabioch, 1964, 1966b, 1969d, 1970d ; Dawson, 1960b ; Foslie, 1929 ; Hamel et Lemoine, 1953 ; Heydrich, 1911 ; H. Huvé, 1956 ; Jacquotte, 1962 ; Johnson, 1962 ; Lemoine, 1909a, 1909b, 1910a, 1910b, 1911a ; Masaki, 1968 ; Masaki et Tokida, 1961b, 1963 ; Philippi, 1837 ; Suneson, 1937, 1943, 1958.

Le genre *Lithothamnium*, actuellement bien défini, regroupe les thalles encroûtants ou dressés possédant des conceptacles asexués multipores. Leurs stades encroûtants présentent toujours la structure précédemment décrite, avec quelques variantes qui font que l'on a quelquefois distingué des sous-genres, auxquels certains auteurs veulent attribuer une valeur générique qui ne me semble pas justifiée, étant donnée la grande homogénéité morphogénétique de ces formes.

Mode de croissance du thalle adulte.

Les thalles encroûtants sont composés d'un hypothalle pluristratifié (Planche IX, 7), d'épaisseur variable, s'accroissant par un méristème marginal terminal. Ses initiales, généralement de forme rectangulaire allongée, subissent des divisions pseudodichotomiques assurant, dans la région médiane, la ramifications des files hypothallienes et, dans la région externe, la formation des initiales périthallienes (Fig. 30, 1). Les initiales hypothallienes apparaissent, sur les coupes, disposées en éventail et lorsque le thalle n'est pas attaqué à sa base par des agents perforants, on observe très souvent un épanouissement des files hypothallienes vers le bas. Du fait de la formation d'un épithalle, les initiales périthallienes deviennent progressivement intercalaires lorsqu'elles s'éloignent du point végétatif. Le développement, variable, de l'épithalle a été utilisé pour la définition de certains sous-genres. On distingue souvent, dans le périthalle, une région externe ou corticale, assimilatrice et pigmentée, et une région interne où les plastes sont réduits et l'amidon floridéen abondant. Les initiales hypothallienes et périthallienes des thalles encroûtants ont des

divisions non synchrones et leurs cellules sont généralement disposées sans ordre. De plus, les fusions latérales sont fréquentes entre éléments de files voisines.

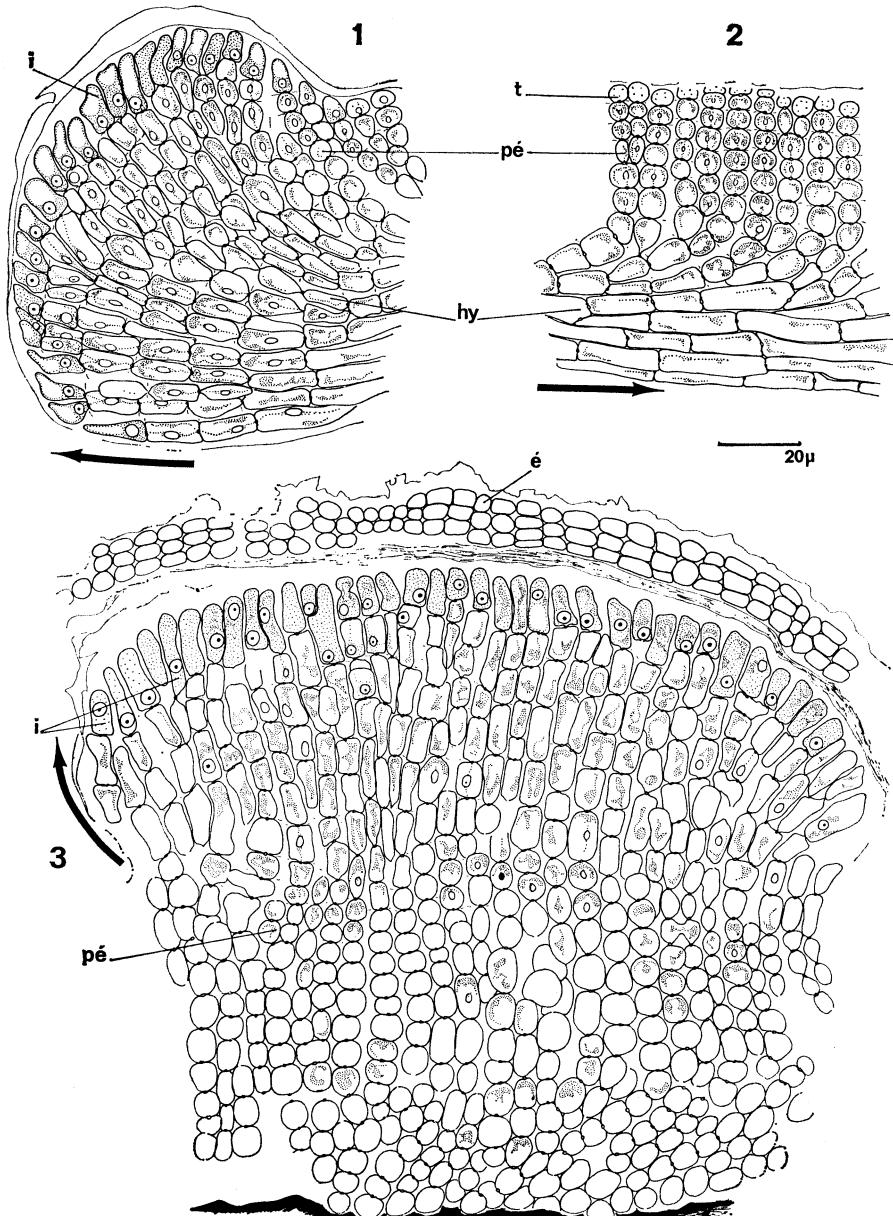


FIG. 30
Lithothamnium lenormandii.

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-éosine.
 1 : méristème hypothallien pluristratifié ; 2 : région moyenne d'un thalle ; 3 : formation d'une lamelle superficielle et transformation du méristème intercalaire périthallien en méristème terminal.
 é : épithalle ; hy : hypothalle ; i : initiale ; pé : périthalle ; t : cellule tectale.

Formations secondaires.

Le fonctionnement du méristème hypothallien est constant et indéfini, celui du méristème intercalaire périthallien, en principe défini, peut en fait reprendre et produire :

— soit simplement un périthalle secondaire étendu, superposé au périthalle primaire et différent de celui-ci par ses caractères cyto-logiques (forme des cellules, fréquence des fusions latérales) ; il en résulte souvent des stratifications de croissance, marquées par des zones de colorations différentes dans les tissus ;

— soit des branches ou des protubérances d'origine et de nature périthallienne et plus ou moins développées (Fig. 30, 3). De même que chez les *Lithophyllum*, on distingue dans ces branches un périthalle médullaire et un périthalle externe ou cortical souvent plus pigmenté, l'ensemble s'accroissant par un méristème intercalaire apical, né du méristème périthallien de la croûte. Dans le cas le plus simple (*L. calcareum*), le périthalle médullaire est analogue à celui de la croûte, qu'il prolonge (planche IX, 9). En d'autres cas (*L. coralloides*), on observe une différenciation des cellules qui tendent à prendre l'aspect de cellules hypothallien. Cette tendance peut se manifester de façon rythmique, et il en résulte alors une stratification de croissance (planche IX, 10). Elle peut également, semble-t-il, devenir permanente dans les thalles à croissance rapide.

Comme chez les *Lithophyllum*, la ramification des branches s'effectue, soit par dichotomie du méristème intercalaire apical, soit, latéralement, à partir du méristème périthallien externe.

Régénérations.

Deux modes de régénération sont possibles.

Régénérations du périthalle.

Lorsqu'une région périthallienne se trouve lésée, la croissance ne reprend pas à partir des cellules sous-jacentes. Les initiales périthallien qui entourent la blessure se transforment en initiales hypothallien, et celles-ci engendrent une croûte juvénile de cicatrisation qu'on voit se refermer progressivement. Il en est de même lorsqu'une branche se trouve sectionnée : une croûte de cicatrisation se forme dont l'extension est limitée à la surface de la région lésée ; très rapidement ensuite, son méristème périthallien assure la poursuite de la croissance de la branche. La réapparition d'une structure juvénile est donc de courte durée. Enfin, il y a également régénération après l'émission des spores : les cellules sous-jacentes aux conceptacles peuvent proliférer à l'intérieur de ceux-ci et les remplir d'un tissu de cicatrisation.

Régénérations de l'hypothalle.

Des fragmentations expérimentales de marges végétatives ont été tentées chez le *Lithothamnium lenormandii* (planche IX, 6). Il semble que le méristème hypothallien puisse être reconstitué par la division des initiales hypothallien voisines, demeurées intactes. Il est toutefois encore impossible d'affirmer qu'il puisse être régénéré par les cellules hypothallien âgées, amenées du fait de la cassure en position marginale externe, comme c'est le cas dans les espèces à

hypothalle épais appartenant aux genres *Mesophyllum*, *Neogoniolithon* et *Porolithon*, ainsi que nous le verrons plus loin.

A partir de la structure de base qui vient d'être décrite et de ses caractères morphogénétiques, quelques variantes peuvent se rencontrer. Certaines d'une valeur simplement spécifique, concernent l'épaisseur plus ou moins grande de l'hypothalle et du périthalle, la forme et la dimension des cellules, la fréquence des fusions cellulaires. D'autres, considérées comme plus importantes par certains auteurs, se manifestent dans le développement de l'épithalle, l'insertion des conceptacles, plus ou moins enfouis dans le périthalle, et la présence dans l'hypothalle, de files dirigées vers le bas. Ces caractères ont été utilisés pour la définition de trois sous-genres dont la valeur n'est pas acceptée par la plupart des auteurs, et que je rappellerai brièvement.

— Le sous-genre *Phymatolithon* (Foslie, 1898b ; Adey, 1964 emend.) est caractérisé par un épithalle mince, des conceptacles immersés, des cellules fertiles naissant à partir de cellules périthalliques internes et non à partir du méristème périthallien, des organes mâles disposés en bouquets dendroides.

— Le sous-genre *Clathromorphum* (Foslie, 1898b ; Adey, 1965 emend.) est caractérisé par un épithalle épais, photosynthétique, des conceptacles immersés et des cellules fertiles naissant à partir du méristème périthallien.

— Le sous-genre *Leptophytum* (Adey, 1966b), enfin, est caractérisé par un épithalle mince, réduit à quelques cellules non assimilatrices et un méristème périthallien superficiel à petites cellules, à partir duquel se forment les cellules fertiles.

Tous ces caractères sont en fait très fluctuants. Lorsque l'hypothalle est bien conservé, on observe, presque toujours, sur les coupes, des files dirigées vers le bas. Tous les stades peuvent être observés dans le degré d'immersion des conceptacles. Chez le *Lithothamnium* (*Phymatolithon*) *polymorphum* de nos côtes, on peut constater que leurs primordia se forment très superficiellement et s'enfoncent progressivement ensuite, lors de la croissance du périthalle, ce qui leur donne l'apparence d'une origine interne. Seul, le mode de formation des organes mâles pourrait constituer un caractère distinctif important, mais les informations dont on dispose à leur sujet sont encore trop succinctes pour être généralisables.

Remarque sur les affinités des *Lithothamnium*.

Les *Lithothamnium* sont très proches des *Sporolithon* par la morphologie de leur thalle dont la complexité ne dépasse pas le stade des formes branchues, mais aussi par leurs conceptacles asexués multipores qui semblent encore très voisins des sores des sporocystes des *Sporolithon* ; j'ai d'ailleurs observé, chez le *L. lenormandi* un cas anormal, où les tétrasporocystes étaient dispersés dans le tissu périthallien. En outre, les dispores binucléées de certaines espèces (*L. polymorphum*) sont, en fait, des tétraspores cruciées inachevées (Bauch, 1937, fig. 9).

b - *Mesophyllum*

Principales références : Adey, 1970d; J. Cabioch, 1969d, 1971b ; Hamel et Lemoine, 1953 ; Heydrich, 1909a, 1909b ; Johnson, 1961 ; Lemoine, 1928b.

Je maintiendrai, au voisinage du genre *Lithothamnium*, la distinction du genre *Mesophyllum* décrit par Mme Lemoine (1928b) avec comme espèce-type le *M. lichenoides*, mais je préciserais sa définition en restreignant quelque peu son acceptation.

Ce genre a été créé sur des critères purement morphologiques, fournis par la présence, dans l'anatomie de certains *Lithothamnium*, de cellules disposées en rangées concentriques. Le choix de ce critère a entraîné le rapprochement assez artificiel de deux tissus d'origine et de nature morphogénétiques pourtant bien différentes, à savoir l'hypothalle de certains thalles encroûtants et le tissu médullaire d'origine périthallienne de certaines espèces branchues, possédant par ailleurs une croûte basale à structure caractéristique de *Lithothamnium*. C'est ainsi que se sont trouvés confondus d'une part, certains *Lithothamnium* ramifiés, dont les branches ont un tissu

médullaire à cellules disposées en rangées, mais s'accroissant par un méristème intercalaire et d'autre part, les *Mesophyllum* vrais, dont je vais redéfinir les caractères morphogénétiques sur l'exemple du *M. lichenoides*.

Mode de croissance du thalle adulte.

Les thalles du *M. lichenoides* offrent l'aspect de lamelles circulaires de 1 à 2 cm de diamètre, généralement non adhérentes, épiphytes sur les *Corallina*. Une forme saxicole, plus développée, se récolte également sur les côtes de la Manche, dans les milieux battus. Le thalle, en

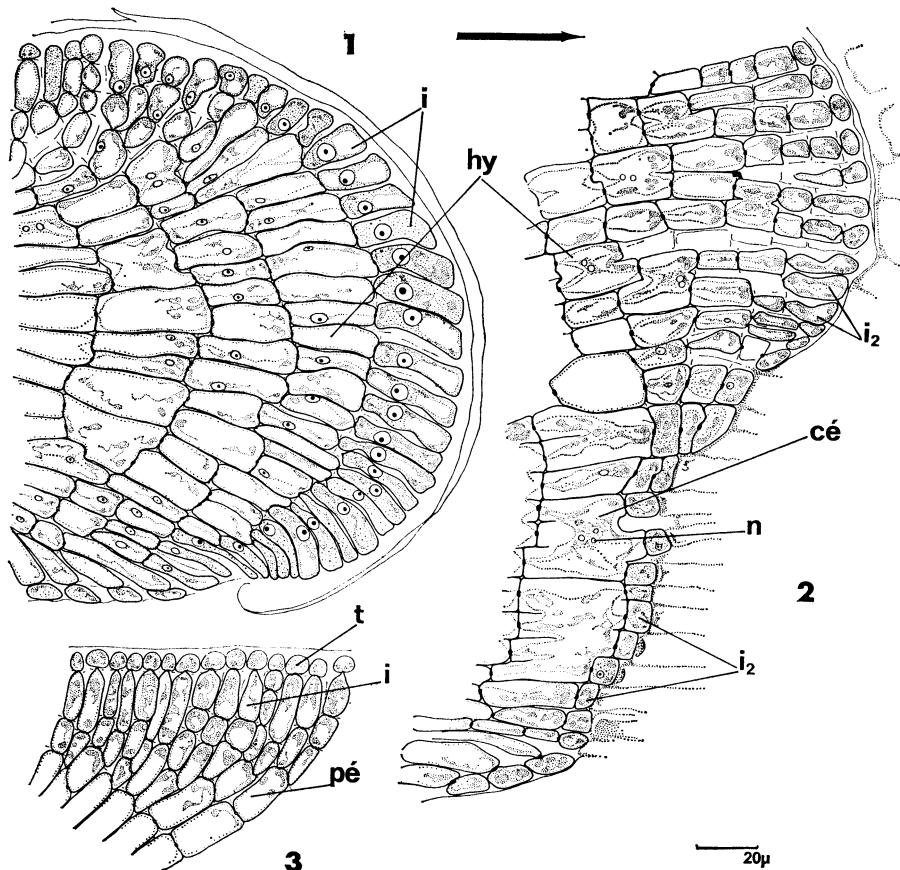


FIG. 31
Mesophyllum lichenoides.

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-éosine.
1 : méristème hypothallien pluristratifié ; 2 : régénération de ce méristème à partir des cellules hypothalliales âgées ; 3 : méristème périthallien.
cé : cénoocyte ; hy : hypothalle ; i : initiale ; i₂ : initiale hypothallienne de régénération ; n : noyau ; pé : périthalle ; t : cellule tectale.

coupe longitudinale (Fig. 31, 1), apparaît composé d'un hypothalle épais, s'accroissant par un méristème marginal terminal et pluristratifié. Les initiales ont des vitesses de croissance et de division synchrones et leurs cellules-filles sont disposées en rangées régulières caractéristiques qui ont fait classer autrefois cette espèce parmi les *Lithophyllum*. Un tel hypothalle correspond au type « coaxial » de

H. Johnson (1961). Les initiales périthalliques, nées par pseudodichotomie des initiales hypothalliques, sont généralement allongées et surmontées d'une seule couche de cellules tectales. Le périthalle est d'ordinaire peu développé, sauf dans une forme encroûtante de Méditerranée, associée aux fonds coralligènes. Vers le bas, les files hypothalliques s'incurvent mais ne forment pas un véritable périthalle inférieur. Elles s'allongent parfois et produisent, à la face inférieure des thalles, un pédoncule de fixation (planche X, 5) qui enserre les rameaux de la Coralline - support. En outre, de nombreuses résorptions membranaires interviennent entre cellules de files voisines et aboutissent à la formation de grands cénoocytes plurinucléés, dont les noyaux demeurent très longtemps individualisés (J. Cabioch, 1971b).

Formations secondaires.

Les initiales du méristème périthallien peuvent, indépendamment de tout phénomène de cicatrisation, se transformer normalement en initiales hypothalliques pour redonner des lames secondaires superposées aux premières. Le phénomène débute par l'apparition d'une protubérance périthallienne où se manifeste, au bout d'un certain temps, une inégalité de croissance. Sur l'un des côtés, les initiales s'allongent, se divisent plus rapidement et se transforment en initiales hypothalliques tandis que leur cellule tectale disparaît. Sur le côté opposé, le méristème intercalaire périthallien persiste. Cette transformation est généralement irréversible et la jeune lame ainsi apparue s'accroît pour devenir identique et parallèle à la première.

Il arrive que, dans certains cas, deux protubérances voisines tendent à se développer l'une vers l'autre. La rencontre précoce des jeunes ébauches hypothalliques encore inachevées (planche X, 4) stoppe alors le phénomène. Les méristèmes périthalliens fusionnent et poursuivent pendant quelque temps leur fonctionnement, en produisant une protubérance entièrement constituée par du périthalle.

Régénération.

Chez le *Mesophyllum lichenoides*, j'ai observé deux sortes de phénomènes de régénération.

Régénérations du périthalle.

La destruction du périthalle sur une plus ou moins grande étendue entraîne l'apparition d'une lame secondaire de cicatrisation, formée à partir des initiales périthalliques demeurées intactes. Cette lame est parfois amenée à s'étendre dans une direction exactement inverse de la direction primitive d'accroissement du thalle.

Régénérations de l'hypothalle (planche X, 2 et 3, Fig. 31, 2).

On peut obtenir expérimentalement la régénération de l'hypothalle en sectionnant les points végétatifs. Plusieurs observations ont été effectuées.

α) Les fractions antérieures ou marginales, maintenues en culture, ont poursuivi leur croissance normale à partir du point végétatif conservé. Aucune régénération n'est apparue à leur pôle postérieur sectionné.

β) Les fractions postérieures, c'est-à-dire les thalles proprement dits amputés de leurs points végétatifs, ont montré, au bout de 15 jours, une régénération presque totale de leur marge. Le phéno-

mène est rapide et peut être reconstitué à partir de coupes longitudinales radiales.

Les tissus hypothallien et périthallien qui se trouvent au bord de la cassure meurent sur une plus ou moins grande épaisseur (cinq à dix strates de cellules) et sont éliminés. Les éléments vivants qui se trouvent amenés en position externe sont des syncytiums plurinucléés, résultant des fusions cellulaires habituelles et fréquentes chez le *M. lichenoides*. Il semble que, sans division nucléaire préalable, certains noyaux s'isolent au pôle supérieur de chacune des cellules composant les syncytiums (Fig. 31, 2). Qu'il y ait alors division nucléaire ou non, un cloisonnement s'effectue à ce pôle, isolant une cellule qui devient une nouvelle initiale hypothallienne. Ainsi se reforme, directement à partir de ces syncytiums hypothalliens âgés, un méristème terminal pluristratifié qui fonctionne d'emblée pour engendrer des cellules hypothalliques, entre lesquelles de nouvelles anastomoses latérales apparaissent. Un nouveau périthalle se trouve également formé latéralement. Il se confond avec le périthalle primitif. Il en résulte que, très rapidement, on ne retrouve plus, sur les coupes, la trace de cette cicatrisation, marquée simplement par une légère discontinuité en surface et par la présence de vestiges membranaires au-dessus des initiales. Quelquefois, la dégénérescence consécutive à la cassure, affecte de façon inégale les cellules hypothalliques et l'on observe une croissance plus active sur le bord inférieur ou supérieur de la lame. Dans tous les cas, le thalle régénéré retrouve rapidement l'aspect du thalle primitif.

δ) Des sections parallèles à la marge, aussi étroites que possible ont été tentées afin de chercher à obtenir, en l'absence du point végétatif, la régénération des cellules hypothalliques dans un sens opposé à la direction primitive d'accroissement. Comme dans le cas précédent, des régénérations du méristème marginal hypothallien sont apparues au bout de quelques jours au pôle distal, mais le pôle proximal est demeuré inchangé. Il semble donc que la polarité acquise par les cellules ne se modifie pas après ablation de l'apex des filaments.

γ) Dans certains cas, lorsque pour une raison quelconque (attaque par des organismes perforants, dégénérescence d'une trop grande épaisseur de cellules, qui ne sont pas éliminées), l'hypothalle ne peut régénérer, une nouvelle lame se forme à partir du méristème périthallien et remplace progressivement la première.

Redéfinition du genre Mesophyllum

Je propose de restreindre l'acception du genre *Mesophyllum* aux espèces dont le thalle encroûtant possède un hypothalle développé, croissant par un méristème marginal *terminal* à divisions synchrones. Les cellules de cet hypothalle sont alors disposées en rangées régulières caractéristiques et forment entre elles des syncytiums de fusion, dont les noyaux demeurent individualisés.

c - *Polyporolithon*

Principales références : Mason, 1953 ; Masaki et Tokida, 1961 a ; Tokida et Masaki, 1960.

Je maintiens provisoirement en tant qu'individualité générique le genre *Polyporolithon* créé par Mason (1953) pour regrouper certaines espèces

de *Lithothamnium* (*L. patena*, *L. conchatum*, *L. parcum* et *L. reclinatum*), formant des lames circulaires, épiphytes sur d'autres Algues, Corallinacées ou non. Le genre se définit alors, non seulement par sa structure voisine de celles des *Lithothamnium* et ses conceptacles asexués multipores mais aussi par son habitat semi-parasitaire d'après l'auteur, habitat que les études anatomiques réalisées jusqu'à présent (Tokida et Masaki, 1960 ; Masaki et Tokida, 1961a) ne paraissent cependant pas confirmer et dont la démonstration nécessiterait des recherches ontogénétiques.

Je n'ai pu étudier que l'anatomie des principales espèces appartenant à ce genre ; j'ai eu à ma disposition des échantillons d'herbier du *P. patena*, épiphytes sur *Ballia* (leg. J. Feldmann) et du *P. conchatum*, épiphyte sur *Calliarthron* (leg. Johansen), ainsi qu'une coupe du *P. parcum* (leg. Johansen).

La structure du *P. patena* est tout à fait semblable à celle du *Mesophyllum lichenoides* (planche X, 9) ; l'hypothalle, épais, s'accroît par un méristème marginal terminal pluristratifié dont les initiales ont des divisions synchrones ; les cellules hypothalliques sont, de ce fait, disposées en rangées régulières ; le périphalle est réduit. Comme chez le *M. lichenoides*, les files hypothalliques inférieures engendrent vers le bas un pédoncule, qui consolide la fixation de l'Algue à la surface de l'hôte. Cette espèce ne semble pas être parasite mais simplement épiphyte et je propose de la placer, ainsi que l'avait déjà fait Mme Lemoine (1928 b), dans le genre *Mesophyllum*.

La structure du *P. conchatum* est semblable à celle des *Lithothamnium* ; il en est de même pour celle du *P. reclinatum*, étudié par Masaki et Tokida (1961 a) et considéré autrefois comme une simple forme du *P. conchatum* (Foslie, 1906, sous le nom de *Lithothamnium conchatum* f. *reclinatum*). L'hypothalle s'accroît par un méristème marginal terminal pluristratifié, dont les initiales ont des divisions non synchrones et dont les cellules hypothalliques, de forme allongée, sont disposées sans ordre. Cet hypothalle est surmonté, vers l'extérieur, d'un périphalle développé. Les figures données par Masaki et Tokida montrent que l'hypothalle forme, au centre du thalle, une sorte de pédoncule d'attache et que l'Algue-support réagit à la présence de l'épiphyte en produisant une sorte de prolifération de ses tissus. Aucune preuve d'un mode de vie parasitaire n'a été établie jusqu'à présent et les deux espèces *P. conchatum* et *P. reclinatum* ne sont peut-être que des *Lithothamnium* épiphytes.

Le *P. parcum* enfin, me semble avoir une structure toute différente. Son thalle présente, sur les coupes radiales, une symétrie bilatérale : un tissu médullaire épais, composé de cellules allongées disposées sans ordre, présente l'aspect d'un hypothalle, mais il s'accroît par un méristème intercalaire et il y a lieu de supposer qu'il a la valeur d'un périphalle médullaire ; il est bordé sur les deux faces par un tissu cortical rappelant le périphalle externe des *Lithothamnium* arbusculaires (planche X, 8). La structure du point d'insertion de l'épiphyte sur l'Algue-support montre que le thalle tire son origine d'un faisceau de filaments d'abord apparus à l'intérieur même des tissus du *Calliarthron* (planche X, 8). Ces figures rappellent le mode de formation endophytique des stades juvéniles des *Amphiroa* à l'intérieur des tissus d'autres Corallinacées. Il y a donc lieu de supposer, en l'absence de toute observation ontogénétique, que le *P. parcum* possède un mode de développement différent de celui des autres Lithothamniées. Sa structure particulière, entièrement de nature périphallienne et son

habitat semi-endophytique justifient pleinement son individualité générique et, bien que l'espèce-type du genre *Polyporolithon* soit le *P. conchatum*, il semble que, seul, le *P. parcum* corresponde à la définition du genre proposée par Mason (1953).

C. - LES FORMES MOYENNEMENT ÉVOLUÉES DES NÉOGONIOLITHÉES.

Je regroupe sous cette rubrique trois genres apparemment très différents par leur morphologie, mais entre lesquels la comparaison des caractères morphogénétiques fait apparaître une parenté évidente. Cet ensemble est représenté essentiellement par des formes encroûtantes et branchues souvent très développées (*Neogoniolithon*, *Porolithon*) qui diffèrent par leur degré de spécialisation cytologique. Le terme le plus évolué de cette série consiste en une seule forme articulée (*Metagoniolithon*), qui semble directement dérivée des formes branchues par l'intervention locale d'une décalcification des parois cellulaires.

I - L'ensemble des genres *Hydrolithon*-*Neogoniolithon*-*Porolithon*

Cet ensemble regroupe des genres très voisins par leur morphologie, leur anatomie, leur morphogenèse et leurs organes reproducteurs, et qui ne diffèrent, en fait, que par certains aspects de leur cytologie (trichocytes et mégacytes). Le thalle peut être simplement encroûtant, ou formé d'une croute basale portant des branches, qui peuvent devenir libres. Les formes encroûtantes possèdent une structure typiquement lithothamnioïde et, en l'absence de trichocytes, ou lorsque les fixations ne sont pas favorables à leur observation, *il est pratiquement impossible, à l'état stérile, de les distinguer des Lithothamnium*. Les branches, comme celles des *Lithothamnium* et des *Lithophyllum*, sont constituées par un tissu médullaire d'origine périthallienne. Les cellules hypothalliques et périthalliques sont parfois disposées en rangées régulières. Le cas devient presque général dans le tissu médullaire des branches. A partir de ces caractères communs, on distingue habituellement trois genres :

- le genre *Neogoniolithon*, caractérisé par la présence de trichocytes ou des mégacytes qui en résultent, disposés en files verticales ;
- le genre *Porolithon* qui possède des mégacytes dérivés de trichocytes éphémères, disposés en rangées horizontales ;
- le genre *Hydrolithon*, qui n'est peut-être qu'un sous-genre de *Porolithon* ou de *Neogoniolithon*. Il est caractérisé par son hypothalle réduit, souvent qualifié d'hypothalle unistratifié, mais qui n'est pas l'équivalent de celui des formes à caractères juvéniles précédemment décrites.

En fait, cette distinction est rarement aussi nette. Certains *Neogoniolithon* n'ont pas toujours des mégacytes disposés en files verticales car ils peuvent être fugaces et disparaître dans les tissus âgés. Les mégacytes en rangées horizontales des *Porolithon* n'existent que dans les thalles asexués. Les thalles sexués ont, au contraire, des mégacytes fugaces, rappelant ceux des *Neogoniolithon*. Toutes les formes intermédiaires existent donc entre les genres *Neogoniolithon*

et *Porplithon*. Il faut attendre qu'une étude comparative détaillée d'un grand nombre d'exemples convenablement fixés ait été réalisée pour connaître la valeur réelle de ces critères cytologiques. Maintenant provisoirement la distinction entre ces deux genres, je préciserai leurs caractères morphogénétiques, ainsi que l'amplitude des variations anatomiques observées.

a - *Neogoniolithon*

Principales références : J. Cabioch, 1968b, 1971b ; Foslie, 1898b, 1899a ; Hamel et Lemoine, 1953 ; Johansen, 1969a ; Kylin, 1956 ; Lemoine, 1931 ; Masaki, 1968 ; Setchell et Mason, 1943.

Le genre fut créé par Setchell et Mason (1943) pour regrouper un certain nombre d'espèces encroûtantes (espèce-type : *N. Fosliei*) ou branchedes (espèce-type : *N. frutescens*) possédant, outre des conceptacles asexués unipores, des trichocytes disposés en rangées verticales. Se regroupent tout naturellement dans ce genre les espèces que, sur le seul critère de leurs conceptacles asexués unipores, certains auteurs (Adey, 1970 ; Masaki, 1968) classent encore parmi les *Lithophyllum*, dont elles se distinguent cependant nettement par leurs caractères cytologiques (présence de trichocytes, de mégacytes et de fusions latérales) et surtout par leurs caractères morphogénétiques.

J'ai étudié des thalles vivants du *N. notarisii* de Méditerranée, des échantillons d'herbier du *N. absimile* (ex *Lithophyllum absimile*) et, enfin, un *Neogoniolithon* sp. de Tuléar, envoyé par P. Vasseur.

Mode de croissance du thalle.

Le thalle encroûtant se compose d'un hypothalle généralement développé (Fig. 32), croissant par un méristème marginal terminal pluristratifié, directement formé à la périphérie du massif germinatif (Fig. 8). Les files hypothalliques inférieures sont fréquemment incurvées vers le bas. Le périthalle peut être plus ou moins épais. La taille de ses cellules, constante pour un même thalle, est extrêmement variable selon les espèces ; cette variabilité rend les comparaisons parfois difficiles, mais elle est indépendante du schéma morphogénétique de base qui demeure constant, et je ne lui accorderai donc qu'une valeur purement spécifique.

Le *N. notarisii*, par exemple, possède un périthalle composé d'un petit nombre de strates de grandes cellules atteignant 25 à 30 μ de haut. L'aspect du *Neogoniolithon* sp. de Tuléar est très différent. Les cellules périthalliques, disposées en couches nombreuses, ne dépassent pas, par endroits, 5 μ de haut. Les initiales périthalliques nées à la marge du thalle par division pseudodichotomique des initiales hypothalliques, deviennent intercalaires, peu visibles dans le cas des thalles à cellules petites, et elles sont surmontées d'un épithalle réduit à une couche de cellules. Certaines initiales périthalliques se transforment en trichocytes qui évoluent, après disparition de la cellule-poil, en mégacytes plus ou moins éphémères. Ces formations peuvent être successives et, dans les espèces à périthalle épais, les mégacytes persistants, sont disposés en files verticales. Dans les espèces à périthalle mince, les mégacytes sont souvent fugaces et ne s'inscrivent pas d'une manière définitive dans l'anatomie du thalle.

Formations secondaires.

De même que chez les *Lithothamnium*, le méristème intercalaire périthallien peut produire des proliférations locales du périthalle

(planche X, 7) (réaction locale au contact d'un épiphyte par exemple). C'est également grâce à lui que se forment, vraisemblablement, les branches des *Neogoniolithon* arbusculaires. Celles-ci sont entièrement constituées par un tissu médullaire périthallien, à cellules disposées en rangées régulières (*N. frutescens*).

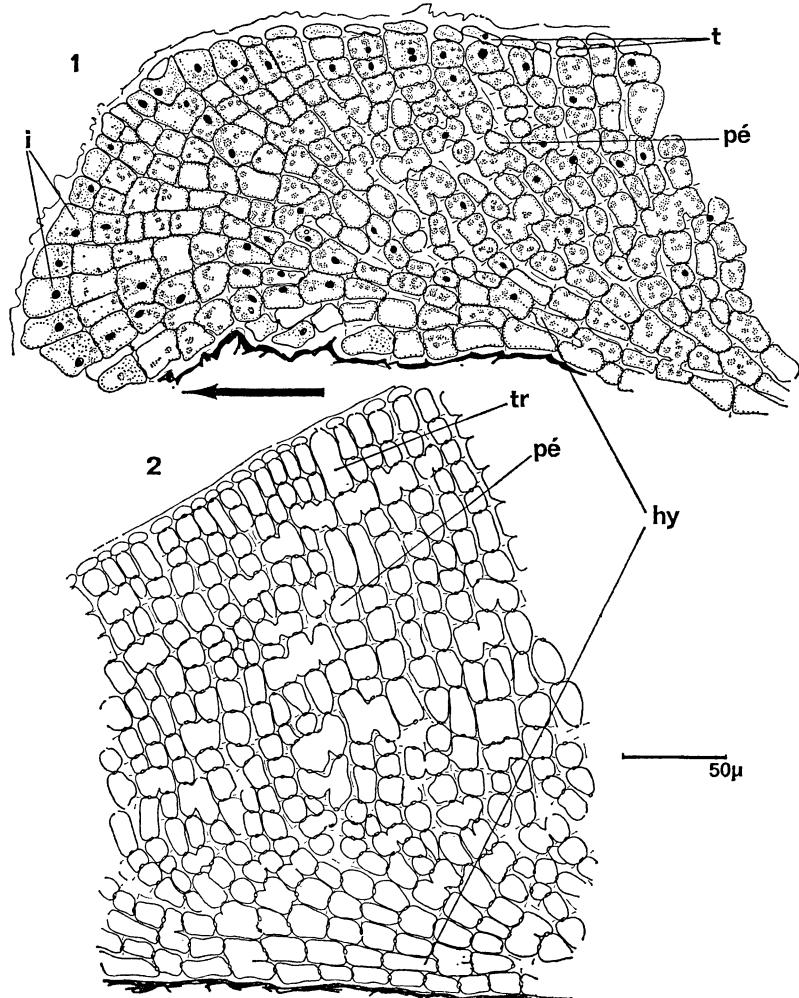


FIG. 32
Neogoniolithon notarisii.

Coupes longitudinales radiales (hématoxyline-éosine).
1 : région marginale du thalle ; 2 : région âgée.
hy : hypothalle ; i : initiale ; pé : périthalle ; t : cellule tectale.

Régénérations

Régénérations du périthalle.

Le méristème périthallien assure, lors des traumatismes superficiels, la formation de croûtes de cicatrisation présentant une structure identique à celle du thalle. Ses initiales sont donc capables de se transformer pour un temps en initiales hypothalliques.

Régénérations de l'hypothalle.

Comme chez le *Mesophyllum lichenoides*, le méristème hypothal-lien marginal peut être régénéré directement à partir des cellules hypothallliennes âgées, amenées en position externe lors d'une cassure de la marge végétative (planche X, 6).

b - *Porolithon*

Principales références : J. Cabioch, 1970a, 1971b ; Desikachary et Ganesan, 1966 ; Foslie, 1906, 1909 ; Lemoine, 1911a ; Masaki, 1968.

Le genre fut créé par Foslie (1906, 1909) pour regrouper un certain nombre d'espèces caractérisées, outre leurs conceptacles asexués unipores, par la présence, dans leur périthalle, de mégacytes disposés en plages horizontales. Les thalles possèdent les caractères morphogénétiques des structures lithothamnioides. Ils sont proches de ceux des *Neogoniolithon* et n'en diffèrent que par une plus grande complexité cytologique.

Mode de croissance du thalle adulte.

Le stade encroûtant, présent chez toutes les espèces, qu'elles soient arbusculaires ou non, comporte un hypothalle épais, s'accroissant par un méristème terminal marginal pluristratifié. Ses initiales assurent par pseudodichotomie la formation des initiales périthallliennes qui recouvre rapidement une couche de cellules tectales. Certaines initiales périthallliennes se transforment en trichocytes qui évoluent en mégacytes isolés et éphémères dans le cas des thalles sexués, persistants et disposés en plages horizontales dans les thalles asexués. Le développement relatif des tissus hypothallien et périthallien est variable.

— Certaines espèces, toujours encroûtantes, ont un thalle épais (800 μ), constitué essentiellement par un périthalle très développé (*P. onkodes*). Dans les méristèmes hypothalliens et périthalliens, les divisions ne sont pas synchrones et les cellules sont généralement disposées sans ordre. L'hypothalle, bien qu'épais, est très attaqué et, souvent, on ne l'observe plus sur les préparations.

— D'autres espèces, arbusculaires, ont au contraire un périthalle réduit à quelques couches de cellules et un hypothalle dominant, avec un méristème marginal à divisions synchrones (*P. gardineri*), correspondant au type coaxial de Johnson (planche X, 10).

Formations secondaires.

Le méristème intercalaire périthallien peut donner naissance à des branches développées. Celles-ci peuvent se détacher et poursuivre librement leur développement ; elles s'accroissent à leur sommet par un méristème intercalaire et sont constituées entièrement par un tissu d'origine périthallienne, qui se différencie en un périthalle médullaire et un périthalle externe. Ce dernier présente une morphologie cellulaire voisine de celle du périthalle de la croûte, alors que le tissu médullaire tend à prendre l'aspect de l'hypothalle (planche XI, 1), avec des cellules souvent disposées en rangées régulières (*P. sonorensis*, *P. gardineri*) interrompues, cependant, dans les thalles asexués, par les plages de mégacytes qui, toujours absentes de l'hypothalle, confirment la nature périthallienne de ce tissu. En outre, il arrive parfois que l'épithalle surmontant le méristème intercalaire apical des branches se délamine localement (Fig. 33, 2 ; planche XI, 2) ; ce méristème

devient ainsi subterminal et ressemble déjà à celui des rameaux dressés des *Metagoniolithon* que nous verrons plus loin.

Comme chez les *Lithothamnium* et les *Lithophyllum*, les branches se ramifient, soit par dichotomie du méristème intercalaire apical, soit latéralement, à partir du méristème périthallien externe.

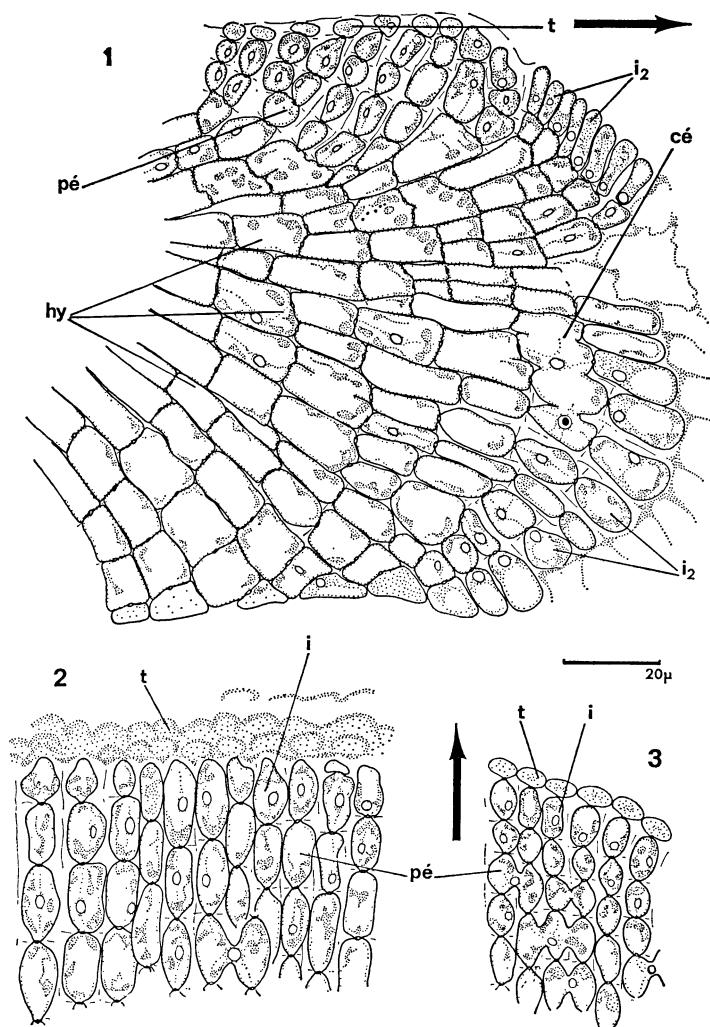


FIG. 33
Porolithon gardineri.

Coupes longitudinales radiales ou axiales ; hématoxyline-éosine.
 1 : marge d'un thalle encroûtant et cicatrisation du méristème hypothallien pluristratifié ; 2 : apex d'une branche, délamination de l'épithalle ; 3 : aspect du méristème intercalaire normal.
 cé : cénoocyte ; hy : hypothalle ; i : initiale ; i_2 : initiale de régénération ; pé : périthalle.

Régénération.

Les régénérations du périthalle sont analogues à celles des *Lithothamnium*. Elles se font par transformation temporaire des initiales

périthallienes en initiales hypothallienes. Il en résulte le développement d'une croûte de cicatrisation qui enrobe toute la région lésée. Dans le cas des branches, le méristème périthallien de cette croûte assure directement la poursuite de la croissance. En outre, de même que chez le *Mesophyllum lichenoides*, le méristème hypothallien marginal des croûtes peut être régénéré (Fig. 33, 1 ; planche X, 11) à partir des cellules hypothallienes âgées qui se sont trouvées amenées en position externe, par suite de la cassure de la marge végétative du thalle.

2 - *Metagoniolithon*

Principales références : Johansen, 1969a ; Manza, 1937c, 1940 ; Segawa, 1949 ; Weber-van Bosse, 1904.

Ce genre fut créé par Weber-van Bosse (1904) pour regrouper certaines espèces articulées, alors rattachées au genre *Amphiroa*, et caractérisées, indépendamment de leurs particularités cytologiques qui n'avaient pas encore été étudiées, par leurs cellules toutes de même taille. Cette distinction s'est trouvée conservée par la suite (Yendo, 1905a ; Manza, 1940 ; Segawa, 1949) et Johansen (1969a) a proposé, en raison de l'originalité de ce genre, d'en faire le type d'une sous-famille, celle des Metagoniolithoideae. Les caractères morphogénétiques de ce genre sont proches de ceux des *Neogoniolithon* et des *Porolithon* et permettent de le considérer comme le stade le plus évolué d'une série de formes allant de stades encroûtants simples à des formes articulées dressées et j'ai proposé (J. Cabioch, 1971a) de regrouper ces trois genres dans une même tribu, celle des Néogoniolithées.

Le genre *Metagoniolithon* semble localisé strictement sur les côtes d'Australie (Manza, 1940). J'ai étudié des échantillons fixés de *M. charoides*, espèce-type du genre, envoyés par H.B.S. Womersley et des échantillons d'herbier du *M. stelligerum* et du *M. gracile*.

Mode de croissance du thalle.

Les caractères morphogénétiques seront définis sur l'exemple du *M. charoides*.

Le thalle dressé, à ramifications généralement dichotome et verticillée, semble naître d'une croûte basale plus ou moins développée, à laquelle il se rattache par l'intermédiaire d'une articulation de grande taille (Fig. 34).

L'étude de cette base est rendue difficile par la présence de nombreuses autres Corallinacées encroûtantes, mais la structure le plus souvent observée rappelle celle du *Neogoniolithon notarisii*. Un hypothalle composé de quelques strates de grandes cellules porte un périthalle à cellules petites où l'on distingue des mégacytes fugaces, généralement rares. Les fusions latérales, nombreuses entre files périthallienes voisines, conduisent à la formation de cénoctyes étoilés.

L'apparition des pousses dressées s'effectue vraisemblablement à partir du méristème périthallien de la croûte basale. Celui-ci, d'abord intercalaire, se modifie et devient progressivement terminal, les cellules tectales qui le recouvraient étant remplacées par une calotte de substances pectiques probablement issue de leur dégénérescence. Cette calotte se colore intensément par la fuchsine acide. Elle recouvre en permanence les initiales qui, devenues apicales, ont une forme allongée, un gros noyau, un contenu dense. Ces initiales se divisent de façon synchrone et produisent des cellules toutes semblables, dis-

posées en rangées régulières. De nombreuses fusions latérales interviennent. En outre, un périthalle externe se différencie, où apparaissent de nombreux trichocytes éphémères (J. Cabioch, 1971b). L'aspect du sommet des thalles semble donc un peu différent de celui décrit par Weber-van Bosse (1904, planche XV) qui n'a probablement pas étudié de coupes longitudinales axiales fines. De plus, la structure des articles rappelle beaucoup (planche XI, 8) l'aspect d'un *Porolithon* branchu, sexué, dépourvu de mégacytes persistants.

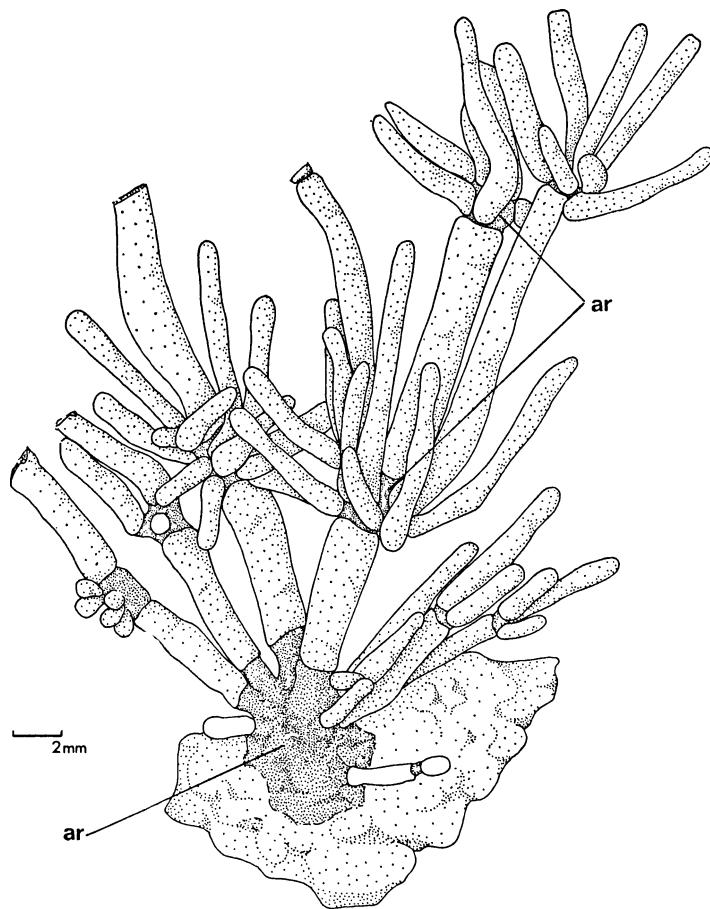


FIG. 34
Metagoniolithon charoides.

Aspect de la région inférieure d'un thalle.

ar : articulation.

La formation des articulations est liée à la décalcification des tissus qui intervient plus ou moins précocement (planche XI, 3 et 5) et peut se manifester au niveau même du méristème apical. On peut suivre les étapes de ce phénomène sur les coupes, à partir de l'apex des rameaux (planche XI). En certains endroits, les parois des cellules médullaires s'épaissent, deviennent plus colorables. Leur lumière se rétrécit et, progressivement, tandis que la décalcification se poursuit,

leur disposition devient irrégulière. Les articulations offrent alors (planche XI, 8) l'aspect classique d'un tissu de Floridée multiaxiale (cf. *Polyides*) et ne rappellent en rien la structure des Corallinacées. Les cellules sont étroites, allongées, enchevêtrées et anastomosées. Le phénomène prend davantage d'extension au cours du vieillissement des thalles et les articulations basales, les plus anciennes, sont toujours les plus développées. En outre, Weber-van Bosse (1904) a observé, dans le cas du *M. stelligerum*, que, dans les régions âgées, l'axe des articles était également décalcifié. Le thalle offre alors sur les coupes, l'aspect d'une Floridée multiaxiale filamenteuse, encore pourvue par endroits d'une succession de cellules calcifiées et régulières rappelant son caractère de Corallinacée. Le phénomène devient apical chez le *Litharhron australis* (ex *Amphiroa australis*), étudié par Weber-van Bosse (1904), et qui n'est peut-être qu'un sous-genre de *Metagoniolithon*.

Ces formes très curieuses de Corallinacées articulées sont peut-être les homologues des thalles cladomiens multiaxiaux connus chez les autres Floridées, notamment les *Polyides* et les *Furcellaria*.

Formations secondaires

On distingue, chez le *M. charoides*, des rameaux principaux à ramification en principe dichotome et des rameaux secondaires verticillés. Les premiers naissent au sommet du thalle par dichotomie du méristème apical (planche XI, 7) ; les seconds se forment postérieurement aux premiers, latéralement, à partir du méristème périthallien des articulations (planche XI, 9 et 10). Ces rameaux latéraux apparaissent en nombre variable, de façon successive et non simultanée, sous la forme de pousses calcifiées, articulées, généralement courtes, morphologiquement et anatomiquement identiques aux rameaux principaux. Certaines d'entre elles peuvent acquérir une croissance indéfinie et devenir des rameaux principaux.

D'autres remaniements secondaires sont présents sous la forme de délaminations superficielles du périthalle, souvent limitées à l'épithalle chez le *M. charoides* (planche XI, 6). Dans le cas du *M. stelligerum*, ces délaminations constituent des sortes de coupes enrobant la base et le sommet des articulations (Weber-van Bosse, 1904, planche XV, fig. 9). Aucun phénomène de régénération n'a été observé.

D - FORMES ÉVOLUÉES, ARTICULÉES DES CORALLINÉES.

Principales références : J. Cabioch, 1966c, 1969d ; Dawson, 1964 ; Decaisne, 1842 ; Ganeshan, 1965, 1967, 1968, 1970 ; Hamel et Lemoine, 1953 ; Johansen, 1966, 1969a, 1970 ; Johansen et Austin, 1970 ; Manza, 1937a, 1937b, 1937c, 1940 ; Segawa, 1941a, 1941b, 1941c, 1941d, 1941e, 1941f, 1942, 1946, 1949, 1955 ; Solms-Laubach, 1881 ; Weber-van Bosse, 1904 ; Yamanouchi, 1921 ; Yendo, 1902a, 1902b, 1904, 1905a, 1905b.

Les Corallinées articulées, comprennent un ensemble de genres caractérisés, outre leurs conceptacles asexués unipores, par la présence dans leurs tissus, d'anastomoses latérales exclusivement sous la forme de fusions de cellules et par le fait que leur développement comporte toujours un stade articulé plus ou moins important. Leurs caractères morphogénétiques sont très différents de ceux des *Metagoniolithon*.

I. - Mode de croissance du thalle.

a) Stade encroûtant.

Bien que l'étude des stades jeunes n'ait pas été réalisée pour l'ensemble des genres, il apparaît que, dans la plupart des cas, l'ontogénèse passe toujours par un stade encroûtant plus ou moins développé. Sans pouvoir encore généraliser les observations, il est permis de penser que le thalle encroûtant possède, dans tous les cas, une structure typiquement lithothamnioïde, qui a été observée dans les genres *Corallina* (Rosenvinge, 1917 ; J. Cabioch, 1966c, 1969d), *Yamadaea* (Segawa, 1955), *Jania* (Ganesan, 1965), *Chiharaea* (Johansen, 1966), *Bossiella* et *Calliarthron* (Johansen, 1969a). Un hypothalle composé de plusieurs strates de cellules allongées s'accroît par un méristème terminal pluristratifié, formé directement à la marge du massif germinatif issu du cloisonnement de la spore. Les initiales ont des divisions généralement non synchrones et les cellules hypothalliques sont disposées sans ordre. Le périthalle est plus ou moins développé ; on y observe de nombreuses fusions cellulaires latérales. Ses initiales, nées par division pseudodichotomique des initiales hypothalliques, deviennent intercalaires après avoir découpé vers l'extérieur une couche de cellules tectales. Cette structure est tout à fait comparable à celle d'un *Lithothamnium*. Le méristème intercalaire périthallien produit, en certains points de la croûte, les premières pousses dressées directement sous la forme d'une articulation (Fig. 35).

En fait, le développement du stade encroûtant est variable selon les genres et l'on peut distinguer plusieurs degrés de complexité.

— Dans le genre *Yamadaea* (Segawa, 1955), le thalle est essentiellement représenté par la phase encroûtante dont la structure rappelle celle des *Lithothamnium*. Les seules pousses dressées sont réduites aux conceptacles portés chacun par une articulation.

— Dans le genre *Chiharaea* (Johansen, 1966), le thalle encroûtant est développé, mais les pousses dressées comportent de 2 à 12 articles, sur lesquels se localisent les organes reproducteurs.

— La plupart des autres genres de Corallinées sont encore portés par une croûte basale, souvent masquée par le développement beaucoup plus important des branches articulées.

— Enfin, il semble que le stade encroûtant tende à se réduire à l'extrême chez certaines formes qui sont sans doute plus évoluées comme en témoignent, par ailleurs, les caractères de leurs organes reproducteurs et de leur ramification. Il en résulte une accélération du développement (J. Cabioch, 1966c). Le thalle rampant, réduit à quelques centaines de microns chez le *Corallina squamata*, donne naissance, très précocement, à la première articulation d'une jeune pousse. Il en est souvent de même, chez le *Jania rubens*, mais la réduction peut s'accentuer davantage. L'ébauche du thalle encroûtant, formée à la périphérie du massif germinatif, devient alors directement le primordium du thalle dressé, le méristème hypothallien basal et le méristème apical des branches ayant ainsi même valeur.

b) Stade articulé dressé.

Quelle que soit leur origine, les thalles articulés des Corallinées présentent des particularités morphogénétiques communes.

Croissance du thalle

Le thalle s'accroît toujours par un méristème apical terminal. Ses initiales sont donc directement au contact de l'extérieur. Leurs divisions, synchrones, engendrent un tissu médullaire dont les caractères cytologiques rappellent le plus souvent ceux de l'hypothalle de la croûte basale. Latéralement se différencie un périthalle plus ou moins développé selon les genres et dont les initiales, formées par

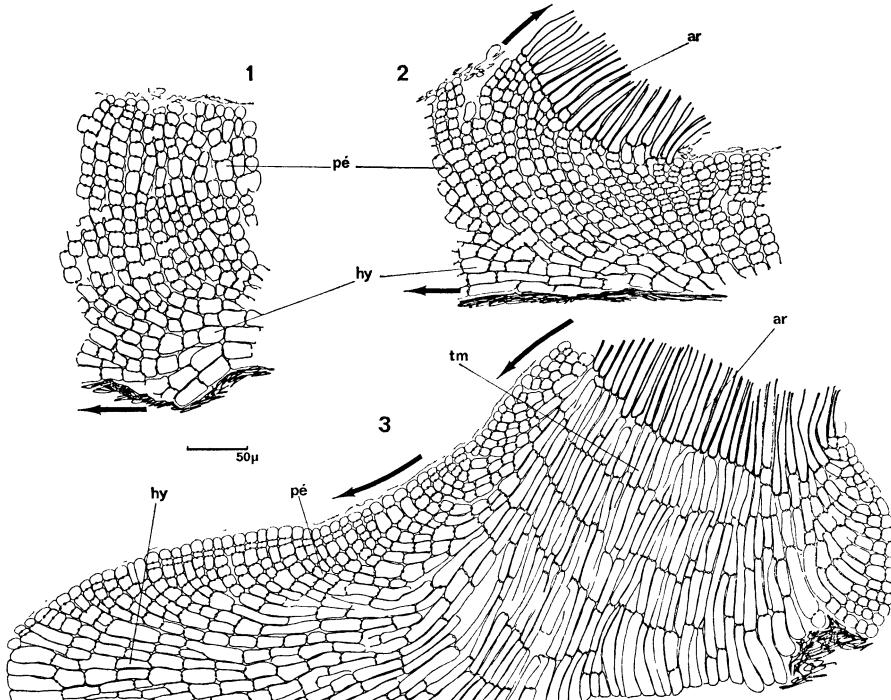


FIG. 35
Corallina officinalis.

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-fuchsine acide.

1 : structure d'une croûte basale ; 2 : id., formation d'un thalle dressé ; 3 : disque secondaire issu de la fixation d'un stolon.
ar : articulation ; hy : hypothalle ; pé : périthalle ; tm : tissu médullaire.

division pseudodichotomique des initiales médullaires, constituent un méristème intercalaire surmonté d'une couche de cellules tectales.

Formation des articulations.

Les articulations sont toujours composées d'une seule strate de cellules allongées, non calcifiées, dépourvues d'anastomoses latérales. Les plus externes de ces cellules subissent parfois des redécoupages internes analogues à ceux des *Amphiroa* (Johansen, 1969a). Le mode d'apparition des articulations est plus ou moins complexe.

Chez les *Calliarthron* (Johansen, 1969a), le fonctionnement du méristème apical est constant. Il engendre des strates de cellules médullaires flexueuses, toutes semblables ; l'articulation apparaît dans une strate inférieure encore jeune et dépourvue d'anastomoses latérales ; la décalcification des parois cellulaires, alors plus intensément colorables, est accompagnée d'une forte élongation synchrone des cellules dont le contour devient rectiligne.

Dans le cas des *Corallina*, et probablement de la plupart des autres genres de Corallinées, les cellules de l'articulation se forment directement à l'apex et résultent d'une modification rythmique du fonctionnement du méristème terminal. Les initiales s'allongent jusqu'à doubler ou tripler leur longueur habituelle avant de se diviser (J. Cabioch, 1971b, planche II, 4) de nouveau ; par la suite, les grandes cellules ainsi formées se décalcifient rapidement sans qu'aucune anastomose latérale soit intervenue.

Chez les *Jania* et quelques sous-genres voisins, enfin, les initiales des articulations ne diffèrent pas de celles des articles. Elles sont de longueur identique. Seules les décalcifications successives viennent interrompre l'homogénéité des rameaux.

Ramification des thalles articulés.

La ramification normale des thalles s'effectue toujours à l'apex, par division du méristème terminal. Elle peut être dichotome, régulière ou non, ou trichotome, produisant alors des rameaux latéraux qui sont longs ou courts. Les variations morphologiques sont encore insuffisamment connues, mais il semble qu'à l'intérieur même des genres, différents degrés de hiérarchisation des rameaux puissent être distingués.

— Dans les cas simples, la ramification, encore peu évoluée, serait d'allure dichotome ou irrégulière, produisant des rameaux tous semblables (*Pachyarthron*, certains *Bossiella* et *Calliarthron*).

— Dans de nombreux cas plus complexes apparaît une hiérarchisation des rameaux. Elle se manifeste par la différenciation de rameaux principaux longs et de rameaux latéraux courts, donnant au thalle un aspect penné. Certains rameaux courts peuvent acquérir une croissance indéfinie et devenir des rameaux longs ; la ramification principale est alors également pennée.

— Il semble que, dans les cas les plus évolués, la ramification principale prenne un aspect dichotome régulier portant encore, souvent, une ramification secondaire pennée (*Corallina squamata*, certains *Arthrocardia*, certains *Jania*). Dans le cas d'extrême accélération du développement, la ramification latérale pennée disparaît et, seule, la ramification principale d'aspect dichotome subsiste (certains *Arthrocardia*, certains *Jania*).

2. - Formations secondaires.

Les formations secondaires se surajoutent à la morphogenèse normale du thalle. Elles peuvent être dues, chez les Corallinacées, soit à l'activité du méristème apical et sont, dans ce cas, peu diversifiées (stolons et conceptacles), soit à celle du méristème périthallien latéral

et sont alors plus variées (stolons, conceptacles ou simples strates de tissu périthallien secondaire, dans le cas où le périthalle est particulièrement développé).

a) **Stolons, propagules et croûtes secondaires.**

L'existence de stolons adventifs, producteurs de croûtes basales secondaires a été décrite chez le *C. officinalis*, le *J. rubens* (Rosenvinge, 1917 ; J. Cabioch, 1969d) et les *Calliarthron* (Johansen, 1969a). Lorsqu'ils sont formés par les méristèmes apicaux, ils prolongent simplement les rameaux longs ou courts dont ils constituent des formes de croissance accélérée lorsque les conditions du développement deviennent défavorables. Ils peuvent également se former à la surface des articles, à partir du méristème périthallien, selon un processus identique à l'apparition des pousses dressées à partir des croûtes basales. Leur anatomie est, dans tous les cas, la même que celle des rameaux ordinaires. Leur morphologie résulte par contre d'une simplification extrême. Les stolons offrent l'aspect (Fig. 36, C) d'une suite d'articles et d'articulations cylindriques de calibre réduit, inférieur à celui du thalle normal.

Ces stolons constituent un système de multiplication végétative. Le plus généralement, ils se fixent lorsqu'ils rencontrent un support. Leur méristème apical devient directement le méristème hypothallien d'une nouvelle croûte basale (Fig. 35, 3) qui s'étend et produit, au bout d'un certain temps, de nouvelles pousses dressées. Dans certains cas, ils se transforment directement en de nouvelles pousses identiques au thalle-père et qui s'en détachent pour mener un vie indépendante ; ils sont alors comparables à des propagules (planche XII, 4).

b) **Conceptacles.**

Les conceptacles dont le mode de formation n'a pas été évoqué jusqu'ici, ne représentent d'ordinaire qu'un type particulier de formation secondaire périthallienne. Il n'en est pas de même chez les Corallinées où trois types de conceptacles ont été distingués, selon qu'ils sont latéraux, terminaux ou marginaux.

Les conceptacles latéraux, toujours d'origine périthallienne, se forment de la même manière que les conceptacles unipores des Corallinacées non articulées, à partir du méristème périthallien des articles. Une partie des cellules méristématiques deviennent les initiales du tissu fertile et se décalcifient, tandis que celles qui les entourent produisent un tissu périthallien stérile constituant la paroi du conceptacle. L'épithalle qui surmonte les cellules fertiles se décolle et forme une sorte de couvercle caduc.

Les conceptacles terminaux et marginaux se forment, au contraire, à partir du tissu médullaire. Leur genèse a été étudiée par Suneson (1937) chez le *C. officinalis* et le *J. rubens* et par Johansen (1969a) chez les *Calliarthron*. Une partie des cellules initiales (*Corallina*, *Jania*) ou sous-apicales (*Calliarthron*) se transforment, après décalcification, en cellules fertiles tandis que les initiales axiales qui les entourent poursuivent leur développement et produisent la paroi du conceptacle. Les conceptacles sont marginaux lorsqu'ils se forment dans la région

latérale du tissu médullaire des articles ; ils sont axiaux lorsqu'ils se forment dans l'axe du tissu médullaire qu'ils terminent. Ils peuvent alors apparaître sur des rameaux normaux, courts ou longs du thalle, ou bien se former à partir de rameaux adventifs surnuméraires, à rôle uniquement reproducteur. Johansen (1969a) pense que l'évolution aurait conduit de conceptacles axiaux à la formation progressive de conceptacles latéraux périthalliens.

3. - Régénérations.

Les phénomènes de régénération, qui n'avaient pas encore été observés jusqu'à présent, ont été étudiés sur les thalles articulés des *Corallina* et des *Jania* de la Manche. Leur obtention expérimentale au laboratoire est souvent impossible, la croissance dans ces conditions étant extrêmement ralentie ; la récolte dans la nature de thalles traumatisés a permis de compléter les observations. Les régénérations qui vont être décrites sont celles du tissu médullaire des branches (planche XII, 1, 2 et 3 ; Fig. 36, A) ; le faible développement du périthalle n'est pas favorable en effet à leur apparition.

Conditions de leur apparition

Les régénérations axiales se font toujours à partir des cellules des articles, jamais à partir de cellules des articulations. En outre, la régénération s'avère impossible si la mutilation entraîne une destruction trop profonde du tissu médullaire ; des stolons adventifs latéraux se forment alors, assurant soit la multiplication végétative des thalles, soit leur fixation secondaire (planche XII, 9).

En principe, la régénération axiale engendre, à l'apex, un nouvel axe identique au premier et, à la base, un stolon de fixation qui peut se ramifier (planche XII, 10). C'est le cas, tout au moins, lorsque les thalles ainsi traumatisés demeurent détachés de leur support. Ces stolons basaux peuvent parfois se transformer directement en de nouvelles branches pennées, lorsque le thalle s'est trouvé fixé secondairement par un autre moyen : tel est le cas de certains thalles de *C. officinalis* qui se détachent de leur support rocheux à la fin de l'été et se trouvent entraînés dans les herbiers de *Zostera marina* où ils s'implantent par leur base (planche XII, 6, 7 et 8).

Modalités de leur réalisation

Les régénérations médullaires des *Corallina* et *Jania* rappellent les cicatrisations hypothalliennes du *Mesophyllum lichenoides*. La cassure du thalle met en position externe des cellules qui, étant âgées, sont en fait des syncytiums étoilés, dont les noyaux semblent avoir progressivement fusionné (J. Cabioch, 1971b). Celles d'entre elles qui sont lésées par la mutilation subissent une dégénérescence accompagnée d'une décalcification partielle des parois des cellules sous-jacentes, qui deviennent ainsi fortement colorables par la fuchsine (planche XII, 1). A l'intérieur de ces dernières, chaque élément nucléaire originel s'individualise de nouveau, augmente de volume et redevient chromatique. Pendant ce temps, les vacuoles régressent. Les noyaux d'abord en position centrale, émigrent vers l'apex et s'isolent au pôle supérieur de chacune des cellules composant le syncytium. L'extrémité

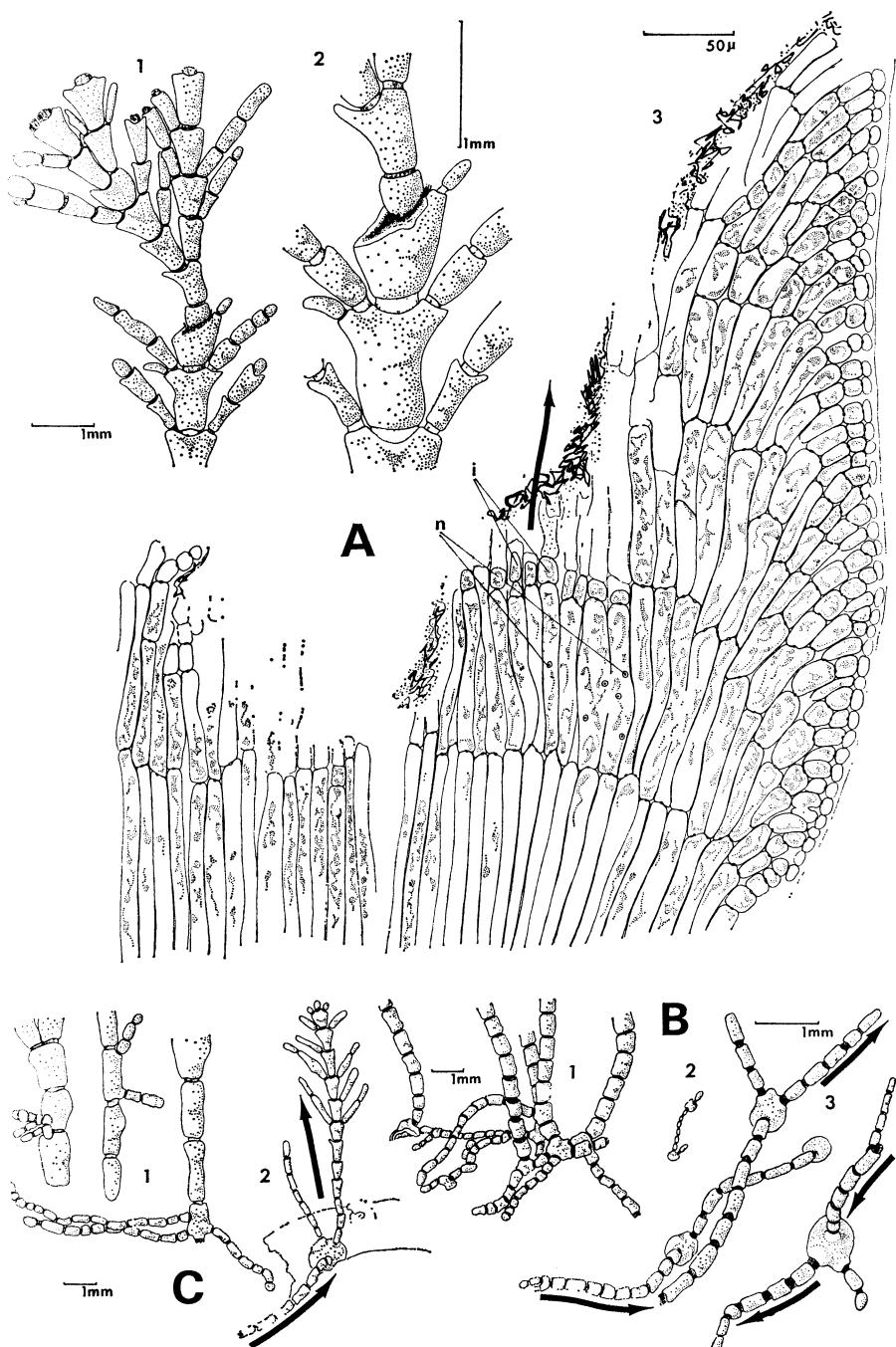


FIG. 36

Régénération et multiplication végétative chez les *Corallina*.

A. - *C. squamata*, aspect externe d'une régénération (1 et 2); coupe longitudinale axiale d'un article régénéré, hématoxyline-éosine (3); B. - *C. squamata*, stolons basaux d'un thalle adulte (1); comparaison, à la même échelle, des premières pousses issues de spores (2) et des stolons secondaires; C. - *C. officinalis*, formation de stolons latéraux à la base de thalles détachés de leur support (1); formation d'une nouvelle poussée pennée à partir d'une croûte secondaire née d'un stolon (2).

i : initiale ; n : noyau.

apicale de ces cellules est alors susceptible de se diviser pour engendrer une nouvelle initiale médullaire (Fig. 36, A) et reconstituer ainsi le méristème apical. La reconstitution des phénomènes nucléaires est malaisée sur les coupes séries et les divisions, si elles existent, n'ont pas été décelées. Il n'en reste pas moins que ce mode de régénération, tout comme celui déjà mentionné chez le *M. lichenoides*, présente une grande originalité.

V. - RÉGRESSIONS MORPHOGÉNÉTIQUES EN RELATION AVEC LE MODE DE VIE PARASITIQUE, ENDOPHYTIQUE OU SEMI-ENDOPHYTIQUE.

Certaines modifications morphogénétiques liées à un mode de vie parasitaire, endophytique ou semi-endophytique, semblent être intervenues, chez les Corallinacées, à différents moments de leur évolution. Elles se manifestent le plus souvent, en premier lieu, par une simplification extrême de la morphologie du thalle dans tout ou partie du cycle de vie de l'Algue. En second lieu, intervient, dans certains cas, une régression de certains caractères biochimiques (non pigmentation des cellules, non calcification des parois). Selon le degré de réduction des stades juvéniles et des stades adultes on peut distinguer trois cas :

- la régression du stade juvénile à l'état de protonéma filamentueux chez les *Amphiroa* ;
- la réduction du thalle adulte à un stade protonémien persistant dans les genres *Choreonema* et *Schmitziella* ;
- la réduction du thalle adulte au massif germinatif devenu fertile, dans le cas du *Kvaleya*.

I. - La régression du stade juvénile à l'état de protonéma filamentueux.

Les *Amphiroa* possèdent un cycle morphologique normal, avec des organes reproducteurs formés à partir de structures adultes complexes, mais l'existence d'une phase de vie semi-endophytique contribue à la simplification du stade juvénile qui demeure à l'état de protonéma filamentueux. Ainsi, le protonéma de l'*Amphiroa verruculosa* est constitué par des filaments unisériés, calcifiés, s'accroissant par le jeu d'une cellule terminale et se ramifiant latéralement par bourgeonnement sous-apical. Certaines des cellules initiales se transforment en trichocytes. Les filaments sont pigmentés et toujours pourvus de cellules tectales ; ils circulent entre les cellules d'autres Corallinacées dont il est probable qu'ils dissolvent l'incrustation calcaire. L'apicalisation de la ramification ne se réalise pas, même dans le plan de base ; il n'y a aucune hiérarchisation des rameaux qui demeurent tous identiques. Ce stade endophytique est, par conséquent, nettement plus simple du point de vue de la morphogenèse, que les stades juvéniles des Lithophyllées dont le genre *Amphiroa* est voisin par ailleurs.

2. - La réduction du thalle adulte à un stade protonémien persistant.

Le cas du *Choreonema thuretii* et du *Schmitziella endophloea* représente, par rapport au précédent, un stade de simplification morphogénétique encore plus marquée. La spore ne se segmente pas et semble germer directement, donnant naissance à un thalle réduit à un protonéma filamentous sur lequel se forment directement les organes reproducteurs. Dans le cas du *Choreonema*, ces organes sont encore des conceptacles classiques ; chez le *Schmitziella*, ce sont des sores nus, protégés surtout par la paroi de l'Algue-hôte.

Le thalle végétatif, filamentous, du *Choreonema thuretii*, parasite calcifié des *Jania* de nos côtes et du *Corallina squamata*, est d'observation difficile. Sa présence ne se manifeste extérieurement que par l'apparition de ses conceptacles fertiles à la surface de l'Algue-hôte. Seul, le *Corallina squamata* présente une réaction de déformation : ses rameaux parasites acquièrent une morphologie de *Jania*, résultant probablement d'une accélération et d'une modification du rythme de la croissance. Le thalle parasite est constitué par des files de cellules allongées, à contenu généralement très vacuolisé ; la plupart de celles-ci portent latéralement une ou deux cellules lenticulaires, peut-être homologues de cellules tectales, et que Minder (1910) puis Suneson (1937) considèrent comme des ramifications avortées. Ces filaments circulent parallèlement aux files cellulaires de l'hôte dont ils dissolvent, sans doute partiellement, l'incrustation calcaire.

Le thalle filamentous du *Schmitziella endophloea*, endophyte dans la paroi cellulosique du *Cladophora pellucida*, s'observe plus aisément. Il est toujours unistratifié et présente deux sortes de filaments ; les uns, généralement groupés, composés d'une longue suite de cellules étroites et allongées (Fig. 37), sont comparables à des axes à croissance indéfinie ; les autres forment de brèves ramifications latérales à cellules généralement plus larges et plus courtes. Il est difficile d'élucider la genèse de cette structure à partir des stades observés dans la nature. Batters (1892) pense que la pénétration des spores à l'intérieur de la paroi des *Cladophora* s'effectue au niveau des zones de moindre résistance (pore de sortie des zoïdes ou point de jonction entre deux cellules successives). Les observations de Suneson (1937) ont montré que la jeune fronde est d'abord constituée par un filament à cellules longues qui se ramifie, dans un plan, par des pseudodichotomies à partir de sa cellule terminale et forme progressivement une nappe de filaments de même type. Quelquefois, le filament initial demeure unique pendant un certain temps et n'engendre que des ramifications latérales brèves à cellules courtes, qui se ramifient à leur tour. Dans tous les cas, ces ramifications latérales se forment et se ramifient soit par pseudodichotomie, soit par bourgeonnement latéral sous-apical.

Malgré une extrême réduction morphologique, la non calcification des membranes et l'absence de véritables conceptacles, le genre *Schmitziella*, dont les affinités systématiques font encore l'objet de controverses, peut être classé parmi les Corallinacées. Sa morphogénèse rappelle, en effet, celle des formes les plus simples de ce groupe. Les organes reproducteurs apparaissent dans des sores dont les paraphyses les plus externes constituent un rudiment de conceptacle

(Batters, 1892) ; nous avons vu plus haut que les conceptacles asexués du *Melobesia van heurckii* sont, de même, encore proches des sores de certaines *Squamariacées* (*Rhodophysema*). L'absence de cellules tectales éloigne, au contraire, le genre *Schmitziella* des autres Coral-

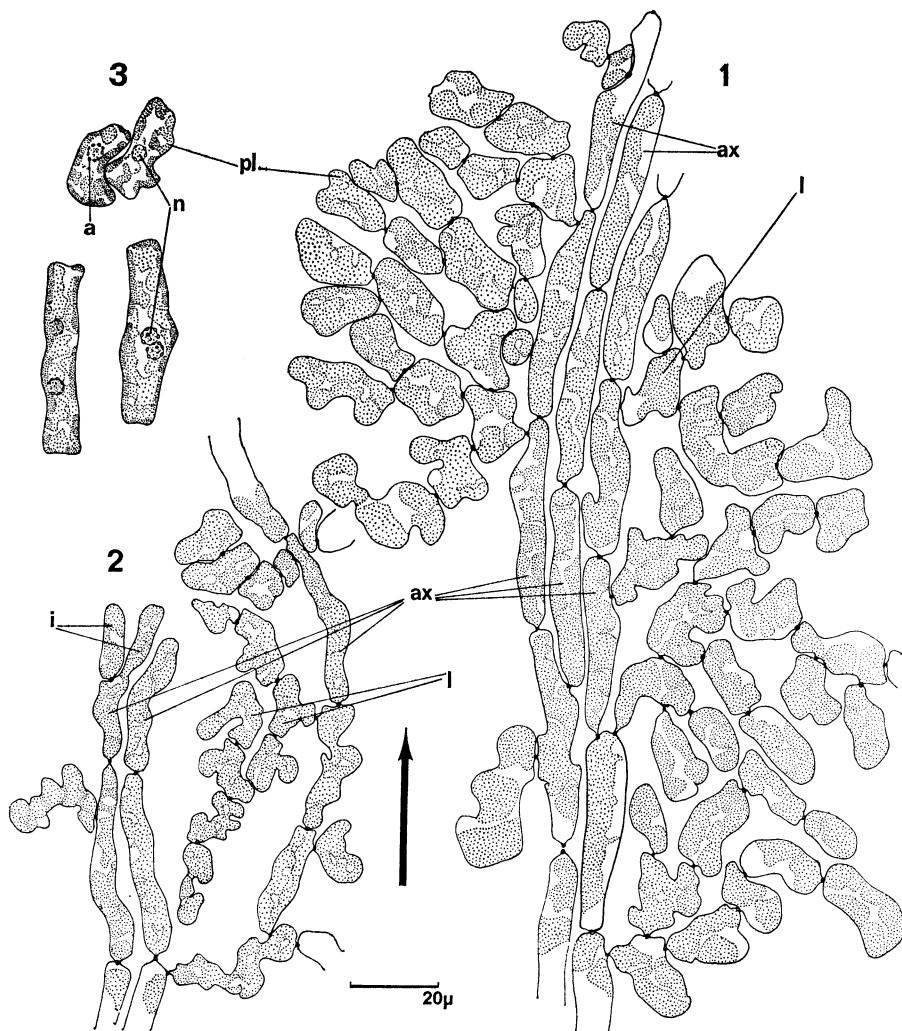


FIG. 37
Schmitziella endophloea.

Thalle endophyte dans la membrane du *Cladophora pellucida*.
1 : aspect d'ensemble ; 2 : détail de l'extrémité d'un rameau jeune ; 3 : détail de la cytologie.
a : amidon floridéen ; ax : filament axial ; i : initiale ; l : rameau latéral ;
n : noyau ; pl. plastide.

linacées ; elle est peut-être liée aux particularités de son mode de vie. Dans l'hypothèse d'une appartenance aux Corallinacées, la situation évolutive du genre *Schmitziella* apparaît sur deux points. En premier lieu, l'apicalisation de la ramifications n'est pas encore achevée puisqu'il subsiste une ramifications sous-apicale. En second lieu, il existe

une hiérarchisation des rameaux, dans une disposition d'ensemble encore uniaxiale dans les cas les plus simples, mais le plus fréquemment multiaxiale. Dans ce dernier cas, comme chez les Floridées multiaxiales, les thalles se ramifient par division du faisceau d'axes en deux faisceaux-fils.

3. - La réduction du thalle adulte au massif germinatif devenu fertile.

Le genre *Kvaleya*, découvert et décrit récemment (Adey et Sperpani, 1971) est un type nouveau et remarquable de régression parasitaire.

Les thalles adultes, fertiles, incolores et calcifiés, se présentent sous l'aspect de masses de conceptacles, entourées de très petits lobes végétatifs, disposées à la surface du *Lithothamnium* (sous-genre *Leptophytum*) *laeve* qu'ils parasitent. D'après les figures et la description données par les auteurs, le thalle se forme à partir d'une spore dont le développement, de type *Dumontia* et de mode *Lithothamnium*, aboutit à la formation d'un massif germinatif complexe ; à sa marge, s'ébauche un méristème hypothallien pluristratifié qui ne produit qu'un thalle encroûtant, réduit à quelques lobes et de structure lithothamnioïde. La région corticale externe du massif germinatif se confond avec le périthalle du thalle encroûtant. Elle offre quelquefois l'aspect d'un méristème périthallien recouvert d'un épithalle mais, le plus souvent, elle constitue d'emblée le primordium d'un conceptacle. Certaines cellules basales du thalle (qui sont, d'après les auteurs, des cellules terminales de files hypothalliques, c'est-à-dire des cellules dérivées de la modification des initiales hypothalliques) émettent, sans cloisonnement préalable, des prolongements qui circulent entre les cellules de l'Algue-hôte et semblent fusionner avec elles.

Bien que cette hypothèse n'ait pas été formulée par les auteurs, la disposition des thalles fertiles à la surface de l'hôte laisse supposer que chacun d'eux est, peut-être, constitué par un seul conceptacle logé dans un lobe végétatif réduit. Le groupement apparent des conceptacles résulte vraisemblablement de la coalescence des massifs germinatifs car les spores, comme celles de toutes les autres Corallinacées, doivent se répartir en masses plus ou moins denses lors de leur fixation à la surface de l'hôte.

La présence, tant dans le tissu hypothallien que dans le périthalle, d'anastomoses latérales exclusivement sous la forme de fusions cellulaires, combinée à celle de conceptacles asexués multipores, font de ce genre une forme extrêmement réduite de Lithothamniée.

CHAPITRE III

LES CORALLINACÉES DANS L'ENSEMBLE DES FLORIDÉES

Les Corallinacées sont habituellement définies (Kylin, 1956) comme des Cryptonémiales à parois cellulaires imprégnées de calcite et dont les organes reproducteurs sont contenus dans des conceptacles. Elles se distinguent si nettement par ces caractères et par d'autres, qu'on leur réserve couramment une place tout à fait à part dans l'ensemble des Floridées. Il convient toutefois de donner une plus juste mesure à la singularité qui leur est ainsi prêtée et de dégager, à cet effet, les similitudes qu'elles présentent sur plusieurs points, avec les autres Floridées.

I. - ONTOGENÈSE.

Nous avons vu que les premières étapes du développement se classent de manière naturelle dans les types *Naccaria* ou *Dumontia*, décrits par ailleurs chez les Floridées non calcaires (Chemin, 1937). Mais la similitude peut porter aussi, dans certains cas, sur le mode de réalisation des structures adultes. Les thalles dressés, multiaxiaux des *Scinaia* (A. Boillot, 1969 ; Van den Hoek et Cortel-Breeman, 1970) et des *Liagora* (von Stosch, 1965 ; Couté, 1971) naissent ainsi sur des protonémas filamentueux unisériés, rappelant ceux des *Amphiroa* et le gamétophyte dressé de l'*Halarachnion ligulatum* (A. Boillot, 1965), sur une croûte de type *Cruoria*, dont la structure rappelle celle des *Fosliella*. Dans tous les cas de ce genre, uni ou multiaxiaux, on constate également que, comme chez les Corallinacées, les organes reproducteurs se localisent toujours sur le thalle dressé et non sur la base encroûtante ou protonémienne ; et l'on considère habituellement qu'un phénomène de néoténie est intervenu dans l'une des phases du cycle sexué lorsque celle-ci se déroule entièrement à l'état encroûtant ou protonémien. Reprenant le même exemple, le cycle de l'*Halarachnion ligulatum* comporte un tétrasporophyte qui demeure encroûtant, de structure identique à celle de la base du gamétophyte. Le gamétophyte, uniaxial, du *Gloiosiphonia capillaris*, naît également d'une croûte stérile à structure de *Cruoriopsis*, identique par ailleurs au tétrasporophyte (Edelstein, 1970), à caractères néoténiques.

Il semble, en outre, que lorsque des thalles dressés se forment à partir d'un stade encroûtant, le développement relatif de la croûte basale est d'autant plus réduit que celui du thalle dressé est important. Chez les Floridées non calcaires, une illustration nous en est fournie par un *Grateloupia* sp., très abondant dans la Manche sur les cailloux ensablés depuis l'horizon moyen de l'étage médiolittoral jusque dans

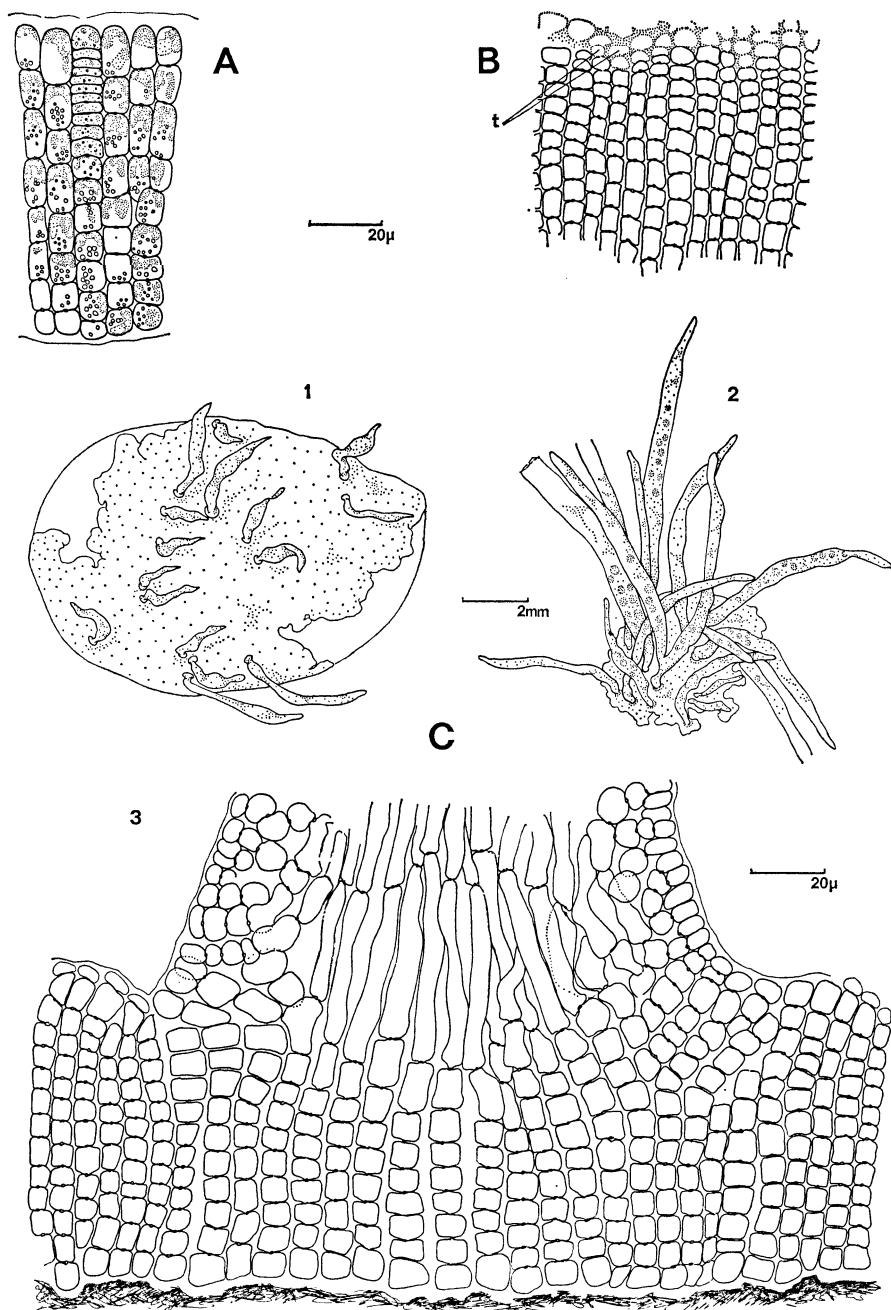


FIG. 38

A. - *Gloiosiphonia capillaris* : première ébauche d'un axe dressé à partir d'une croûte de type *Cruoriopsis* (coupe longitudinale) ; B. - *Hildenbrandia rivularis* : filaments dressés terminés par des cellules tectales (coupe longitudinale) ; C. - *Grateloupia* sp. ; 1 et 2 : aspect externe des thalles dressés et de leur base encroûtante ; 3 : coupe longitudinale de la base d'un thalle dressé.
t : cellules tectales.

l'infralittoral, et qui représente vraisemblablement une forme du *Grateloupia filicina*. Certains galets de la zone des marées sont souvent entièrement recouverts d'une croûte d'un rouge brun, présentant tout à fait l'aspect d'un *Hildenbrandia prototypus* avec lequel on pourrait la confondre si elle ne possédait une surface rugueuse, due à la présence de nombreuses petites pousses dressées. L'anatomie de cette croûte, constituée par de petites cellules quadrangulaires, disposées en files et en rangées régulières, rappelle beaucoup celle des *Hildenbrandia* (Fig. 38, C). Les pousses dressées, dont la taille, variable, ne dépasse pas 2 à 3 cm, présentent une anatomie de *Grateloupia* ; elles se composent d'un faisceau d'axes filamentueux lâchement disposés, entouré d'un cortex de petites cellules pigmentées, et peuvent devenir fertiles précocement (0,5 à 1 cm de haut). Trois sortes de thalles ont ainsi été récoltés : des gamétophytes mâles, des gamétophytes femelles et des tétrasporophytes. Il apparaît que, dans tous les cas, à la base des pousses fertiles de petite taille, subsiste toujours une croûte très développée et que celle-ci tend à régresser lorsque la taille des thalles dressés augmente. De même, chez les Corallinacées, les formes dressées les plus complexes, à développement rapide, ont une base encroûtante réduite. Il est ainsi permis de penser que les stades encroûtants ont progressivement régressé au cours de l'évolution, en même temps que se sont compliquées les formes dressées qu'ils avaient engendrées.

Dans l'ensemble des Floridées, les stades dressés ont souvent une anatomie très différente de celle des thalles encroûtants sur lesquels ils se sont formés. Dans la plupart des exemples actuellement connus, ils se forment à partir des initiales externes des filaments dressés (périthalliens ou non) de la croûte.

Dans le cas du *Gloiosiphonia capillaris*, la premièreousse dressée uniaxiale résulte (Fig. 38 A) de la transformation d'une seule initiale périthallienne du *Cruoriopsis* de base. Dans le cas du *Grateloupia* sp., plusieurs initiales superficielles de la croûte se groupent pour engendrer le faisceau d'axes du thalle dressé (Fig. 38, C). Le *Dermocorynus occidentalis*, décrit par Hollenberg (1940), se forme d'une manière analogue, à partir d'une croûte basale.

L'ontogenèse des Corallinacées nous montre, avec des exemples analogues, de nombreux cas intermédiaires. Ainsi, les branches dressées des *Lithothamnium* et des *Lithophyllum* sont souvent constituées par un tissu identique au périthalle des croûtes dont elles ne sont que des excroissances. Parmi les formes articulées dressées, certaines possèdent encore des caractères anatomiques voisins de ceux de la croûte (*Amphiroa*, *Metagoniolithon*), tandis que d'autres ont une anatomie très différente, les premières initiales des ébauches dressées ayant acquis d'emblée un autre fonctionnement.

II. - MORPHOGENÈSE.

Le premier caractère morphogénétique remarquable qui distingue les Corallinacées des autres Floridées multiaxiales est l'existence de méristèmes intercalaires recouverts de cellules tectales dont le rôle physiologique, encore inconnu, semble lié aux particularités biochi-

miques de ces Algues. Ces cellules tendent, en effet, à disparaître lorsque la calcification cesse en milieu appauvri. J'ai d'ailleurs observé, à l'extrémité des filaments dressés de l'*Hildenbrandia rivularis*, de telles cellules, d'ordinaire toujours absentes dans l'espèce marine de nos côtes. Il y a donc lieu de supposer que la présence de cellules tectales revêt une signification physiologique plus que morphogénétique.

La morphogenèse de certaines Corallinacées rappelle celle de certaines Floridées multiaxiales. Ainsi, la structure et le mode de croissance des Corallinées articulées et, plus particulièrement, des *Corallina* et genres voisins, sont comparables à ceux du *Polyides rotundus* et du *Furcellaria fastigiata*. Un méristème terminal, apical, assure l'accroissement d'un faisceau de filaments médullaires. Le découpage pseudodichotomique de ces initiales (Oltmanns, 1904) assure, soit simplement l'augmentation du nombre des filaments axiaux, soit la formation de filaments latéraux courts, constituant le cortex du *Polyides* et du *Furcellaria* et le périthalle des *Corallina*. De même, les phénomènes de régénération sont semblables. Tout comme celui des *Corallina*, le faisceau de filaments axiaux du *Furcellaria fastigiata* est capable de régénération après cassure. C'est ainsi que lorsque les extrémités transformées en sores de spermatocystes se détachent chaque printemps, une nouvelleousse assure directement la régénération des filaments médullaires. On peut alors, conformément à la terminologie proposée par Chadefaud (1952, 1960) qualifier de cladomien les structures des Corallinées articulées.

Le problème de la valeur relative des autres structures se trouve ensuite posé. Les croûtes à structure lithothamnioïde ont également valeur de cladomes, comme semblent le montrer les modalités de leur régénération et les potentialités de leurs tissus. Ainsi, les branches dressées des *Corallina* se terminent, à la fin de chaque été, par des stolons qui, au contact d'un obstacle, redonnent de nouvelles croûtes basales sur lesquelles se forme ensuite, au printemps, une seconde génération de Corallines. Le tissu médullaire axial et cladomien des *Corallina* devient alors l'hypothalle pluristratifié de ces croûtes à structure lithothamnioïde. Dans ce type de structure, les axes cladomien, horizontaux, sont donc constitués par les filaments hypothaliliens ; le tissu périthallien est pleuridiens, de même que celui qui constitue le tissu des branches dressées des Sporolithées, des Lithothamniées et des Néogoniolithées. Les ramifications des filaments, tant axiaux que pleuridiens, sont toujours apicales et pseudodichotomes. En outre, les initiales pleuridiennes peuvent, dans certains cas (ré générations, formation des branches dressées des *Corallina*) engendrer de nouveaux axes cladomien. En résumé, par comparaison avec les autres Floridées multiaxiales, on peut donc qualifier de cladomien celles des Corallinacées encroûtantes ou dressées dont le thalle est composé d'un faisceau d'axes s'accroissant par un méristème toujours terminal et portant latéralement un cortex pleuridiens croissant par un méristème toujours intercalaire.

Par comparaison avec ce qui vient d'être dit, les structures lithophylloïdes, qui ne s'accroissent que par des méristème intercalaires, sont comparables aux formations pleuridiennes des structures lithothamnioïdes. Elles tiennent leur origine de la transformation du périthalle de formes simples à hypothalle unistratifié, dans lesquelles

la ramification des files cellulaires n'est pas encore définitivement apicale. Ces formes simples seraient des cladomes imparfaits ou, pour reprendre le terme proposé par Chadefaud (1968) pour les Squamariacées, on pourrait les qualifier de structures paracladomienennes ; incapables d'engendrer de véritables structures cladomienennes, elles donneraient cependant naissance à des formes complexes de nature entièrement pleuridienne. Parmi ces formes simples, à caractères juvéniles, certaines, conformément à ce qui a été dit plus haut, seraient encore des nématothalles déjà évolués (*Fosliella*, *Melobesia*), tandis que les autres auraient déjà la valeur de paracladomes (*Dermatolithon*, *Pseudolithophyllum*).

En outre, les phénomènes morphogénétiques qui ont été décrits permettent de préciser la définition des termes hypothalle et périthalle : un hypothalle est un tissu, généralement basal, uni ou pluristratifié, s'accroissant par un méristème terminal ; un tissu périthallien, au contraire, quelle que soit sa position dans le thalle, s'accroît toujours par un méristème intercalaire.

CHAPITRE IV

ÉLÉMENTS DE LA BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT

Sans qu'il soit nécessaire de rappeler les facteurs écologiques de la distribution des Corallinacées déjà évoqués tant par Mme Lemoine (1911 b, 1940) que dans les récents travaux d'Adey (1966 c, 1968, 1969, 1970 a, 1970 b, 1971), mes observations sur la morphogenèse de ces Algues autorisent cependant quelques remarques complémentaires.

I. - CYCLE DE VIE.

Comme la majorité des Floridées, les Corallinacées ont un cycle trigénétique diplohaplophasique, caractérisé par l'alternance de deux générations morphologiquement identiques et bien développées, le gamétophyte sexué et le tétrasporophyte asexué, entre lesquelles la troisième génération, le carposporophyte, est réduite et parasite sur le gamétophyte. De nombreuses espèces de la Manche présentent ainsi une alternance régulière de thalles sexués et asexués ; d'autres font apparaître certaines variantes. Les plus simples de ces variantes sont d'ordre morphologique ou anatomique. Dans le cas du *Lithothamnium lenormandii*, les deux générations, sexuée et asexuée, aussi abondantes l'une que l'autre, se distinguent par leur couleur, rose vif pour les thalles sexués, grisâtre pour les thalles asexués. De même, l'absence de lentilles de mégacytes dans l'anatomie des *Porolithon* sexués a fait que, durant longtemps, ces thalles ont été considérés comme appartenant à des genres différents.

Dans certains cas, bien que les deux générations, sexuée et asexuée, soient connues, l'une d'entre elles devient prédominante, sans qu'aucune modification caryologique intervienne. C'est le cas du *Corallina officinalis* de la Manche représenté par des thalles haploïdes et des thalles diploïdes (Magne, 1964) ; ces derniers, de beaucoup les plus nombreux, se multiplient intensément par voie végétative.

Enfin, dans les cas classiquement étudiés (Bauch, 1937 ; Suneson, 1950) de la production de dispores apoméiotiques, une partie du cycle se trouve supprimée. Cette suppression peut être accessoire et intervenir parallèlement au cycle normal (*Dermatolithon corallinae*, *D. pustulatum*), qui persiste par ailleurs. Elle est définitive dans le cas du *Dermatolithon litorale*.

II. - PÉRENNANCE ET LONGÉVITÉ DES THALLES.

On admet habituellement que les Corallinacées sont des Algues pérennantes mais, à l'exception de quelques observations de Mme Lemoine (1913 a) sur leur vitesse de croissance, on ne possède encore actuellement que peu de données sur leur durée de vie.

En fait, comme de nombreuses autres Floridées, certaines Corallinacées sont annuelles. C'est le cas, par exemple, des formes encroûtantes de petite taille, à croissance rapide, telles que les *Fosliella* et certains *Dermatolithon* souvent épiphytes sur d'autres Algues, pérennantes ou non. Leur développement débute à l'automne, devient maximal l'hiver au moment de leur fertilité ; elles disparaissent l'été et il est probable que les jeunes ébauches, issues de la segmentation des spores, demeurent, pendant cette période, à l'état de vie ralenti. En outre, la rapidité du développement du *Melobesia membranacea* est telle que, vraisemblablement, plusieurs cycles complets doivent pouvoir se succéder au cours de l'année.

La plupart des Corallinacées à thalle épais ont une croissance généralement lente et leur développement se poursuit durant plusieurs années. Il arrive alors qu'une portion plus ou moins importante des thalles meure chaque été, la croissance reprenant au retour de la saison froide, à partir des régions demeurées intactes. Cette pérennance est assurée par les deux processus importants que sont la régénération et la multiplication végétative.

A. Régénération.

La mort d'une partie des tissus peut être accidentelle, liée simplement au broutage par les animaux ou à des traumatismes divers (cassure du thalle). Parfois interviennent, au contraire en permanence, des phénomènes de compétition entre la croissance de l'Algue et l'attaque par des organismes perforants. Ainsi, le concrétionnement calcaire de certaines formations algales coralligènes semble actuellement en régression (Laborel, 1961 ; Laubier, 1966). De même, la persistance des fonds de maerl est le résultat d'un équilibre biologique souvent instable (J. Cabioch, 1964, 1969 b, 1970 d).

Comme chez les Végétaux supérieurs (Champagnat, 1969), la régénération des thalles des Corallinacées est accompagnée de dédifférenciations cellulaires plus ou moins accentuées. Mais elle s'effectue selon des modalités quelque peu différentes et je distinguerai :

1. la régénération directe des axes cladomiens de certaines structures lithothamnioïdes. Elle a été observée dans les genres *Mesophyllum*, *Porolithon*, *Corallina* et *Jania* et s'effectue à partir de cellules âgées, souvent anastomosées, qui se dédifférencient et se transforment en de nouvelles initiales de cladome et reconstituent directement le méristème terminal habituel ;

2. la régénération indirecte, par réapparition de structures juvéniles mais non embryonnaires. Elle s'observe dans les formations périthaliennes, pleuridiennes. Ainsi :

— dans les formes lithothamnioïdes, cladomiennes (Lithotham-

niées, Néogoniolithées), encroûtantes ou branchues, les initiales péri-thallienes entourant la région lésée se transforment en un méristème hypothallien de régénération, qui engendre un thalle encroûtant de cicatrisation :

— dans les formes lithophylloïdes, entièrement pleuridiennes, la structure à hypothalle unistratifié, caractéristique des premières étapes du développement, réapparaît lors de la régénération du faux hypothalle des croûtes ou du tissu entièrement péri-thallien des branches (*Lithophyllum*, *Goniolithon*) ;

— dans les formes simples, paracladomienues, les régénérations, toujours péri-thallienes, engendrent de nouveaux paracladomes (*Pseudolithophyllum*, *Dermatolithon*).

En outre, bien que les facteurs de la régénération nous soient encore inconnus, il semble possible qu'interviennent des corrélations cellulaires, liées à la présence d'anastomoses cellulaires latérales. Nous avons vu, en effet, que les cellules réunies par des synapses secondaires sont capables, lors des régénérations, de se diviser dans une direction perpendiculaire à leur direction originelle de croissance.

B. Multiplication végétative.

Elle peut s'effectuer par simple fragmentation accidentelle du thalle ou par production d'organes particuliers, tels que les rameaux adventifs quelquefois différenciés en de véritables propagules.

I. - Fragmentation du thalle.

La cassure du thalle produit généralement deux sortes de fragments susceptibles de poursuivre indépendamment leur croissance, les uns conservant une portion de méristème, les autres en acquérant une nouvelle par régénération. Les thalles du *Mesophyllum lichenoides* et du *Pseudolithophyllum expansum*, lamellaires et fragiles, doivent vraisemblablement se multiplier végétativement de cette manière dans la nature. Les branches des thalles arbusculaires libres des genres *Sporolithon*, *Lithothamnium*, *Lithophyllum* et *Porolithon* se libèrent également par cassure de leur base encroûtante.

2. - Rameaux adventifs et propagules.

Ainsi que nous l'avons déjà vu, les rameaux adventifs sont des formations secondaires fréquentes chez les *Corallina* et les genres voisins. Ce sont des stolons cylindriques, composés d'une suite d'articles et d'articulations, et d'un calibre toujours inférieur à celui du thalle. Ils s'accroissent et se fixent au contact d'un obstacle, leur méristème apical donnant directement naissance à l'hypothalle d'une croûte basale sur laquelle se formeront de nouvelles pousses dressées. Nous avons vu qu'ils sont latéraux lorsqu'ils naissent à la surface des articles et se forment à partir du méristème péri-thallien. Ils sont terminaux lorsqu'ils se forment, soit à l'extrémité des rameaux, à partir du méristème apical, soit à leur base, par suite d'une régénération basipète.

Dans le cas le plus général, représenté par le *Corallina officinalis*, le *C. mediterranea* et la plupart des *Jania* de nos côtes, les croûtes secondaires formées par ces stolons sont épaisses et développées et les thalles dressés qu'elles engendrent (Fig. 36, B) sont toujours beaucoup plus épais que les pousses de première génération issues du développement des spores. Cette particularité est importante et doit être prise en compte dans l'étude des variations morphologiques de ces Algues.

Dans le cas particulier du *Corallina squamata* dont la base est toujours composée, non d'une croûte, mais d'un enchevêtrement de stolons formés directement à la marge du massif germinatif (Fig. 36, B), les rameaux adventifs terminaux peuvent engendrer des croûtes secondaires, toujours réduites, d'où partent de nouveaux stolons basaux sur lesquels se formera une seconde génération de pousses dressées. La figure 36, B montre que ces formations secondaires sont beaucoup plus résistantes que les thalles juvéniles issus des spores et qu'elles s'accroissent plus rapidement. Dans certains cas, les rameaux adventifs ne se fixent pas, mais se transforment directement en pousses pennées analogues à celle du thalle-père dont elles vont vraisemblablement se détacher, une zone de moindre résistance se formant à leur base. Ces organes de multiplication peuvent être comparés à des propagules. Cet exemple montre, en outre, que la multiplication végétative constitue un moyen de propagation beaucoup plus efficace et plus rapide que la propagation par spores.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

I. - RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE LES DIFFÉRENTS GENRES DES CORALLINACÉES ACTUELLES.

Les résultats qui ont été évoqués dans le présent travail, tout en améliorant la connaissance et la distinction des types morphogénétiques actuels, font ressortir le caractère incomplet des seules observations accessibles aux paléontologistes. Ne pouvant être que purement morphologiques, elles masquent les coupures les plus importantes de l'évolution, qui sont d'ordre cytologique et morphogénétique. On sait seulement (Lemoine, 1911 a, 1971 a) que les formes les plus anciennes sont des formes encroûtantes et que des formes dressées, branchues puis des formes articulées, sont progressivement apparues au cours de l'évolution. Il est dès lors impossible d'utiliser les données paléontologiques, trop fragmentaires, pour une reconstitution des lignées phylogénétiques éventuelles qui ont conduit à l'apparition des types structuraux actuels, dans leur nouvelle conception.

On peut cependant tenter une telle reconstitution à partir des phénomènes actuels, en examinant la répartition des caractères cytologiques, ontogénétiques et morphogénétiques dans les différentes structures et en classant ensuite ces types de structure par ordre de complexité croissante. J'analyserai donc d'abord les modalités de l'évolution, c'est-à-dire que je rechercherai les caractères fondamentaux qui ont évolué indépendamment les uns des autres, à des degrés divers ; je ferai ressortir ensuite les thèmes directeurs de la typogenèse.

A. LES MODALITÉS DE L'ÉVOLUTION.

I. - Caractères cytologiques.

Certaines des particularités cytologiques des Corallinacées (telles que la présence de trichochytes) semblent se répartir d'une manière assez uniforme dans l'ensemble des genres et ne constituent vraisemblablement qu'un aspect secondaire de l'évolution. D'autres, au contraire, telles que les anastomoses cellulaires latérales, que Chadeaud (1963) compare à des phénomènes parasexuels, revêtent une signification plus profonde et leur distribution fait apparaître des distinctions fondamentales. Nous avons vu, en effet, qu'il existe :

- des genres où les fusions latérales sont seules présentes ;
- des genres où les synapses secondaires sont seules représentées ;
- un genre, le genre *Sporolithon*, qui possède les deux types

d'anastomoses. Ce genre est à ce titre tout à fait remarquable. En certaines régions des thalles, synapses secondaires et fusions latérales coexistent parfois à partir d'une même cellule tandis qu'en d'autres points, une seule catégorie d'anastomose domine. Bien que le genre *Sporolithon* ne soit pas le plus ancien genre connu à l'état fossile (Lemoine, 1971a), et bien que sa structure soit relativement évoluée, il est permis de supposer que ses particularités cytologiques appartiennent à un type archaïque, à partir duquel ont pu se différencier deux sortes de spécialisations cytologiques par la persistance exclusive, soit des synapses secondaires, soit des fusions.

2. - Caractères des organes reproducteurs.

Malgré l'importance que l'on attache habituellement au mode de développement du carposporophyte chez les Floridées, on ne possède actuellement à ce sujet que peu de renseignements relatifs aux Corallinacées et toute récapitulation phylogénétique est impossible dans ce domaine. Les organes sexués, mâles ou femelles, se forment toujours, lorsqu'ils sont connus, dans des conceptacles unipores, se développant à partir des tissus stériles situés à leur périphérie. Les conceptacles femelles sont ainsi comparables aux cystocarpes verruqueux de certaines Floridées (*Gracilaria*).

Les organes de la reproduction asexuée montrent encore, à l'heure actuelle, des variantes tant par le mode de division des tétrasporocystes (*Sporolithon*) que par l'existence de phénomènes apoméiotiques en relation avec la répartition géographique de certaines espèces.

La disposition des tétrasporocystes peut s'effectuer selon trois modalités dont la répartition entre les différents genres est apparue depuis longtemps comme une distinction primordiale pour la phylogénie et la systématique de cette famille.

Dans le genre *Sporolithon*, les tétrasporocystes résultent, comme chez les autres Floridées, de la transformation d'une cellule pleuri-dienne (périthallienne). Séparés les uns des autres par des masses de tissu stérile, ils sont simplement disposés en sores à la surface de l'Algue.

Chez les Lithothamniées, cette disposition est exceptionnelle (observation personnelle). Les tétrasporocystes ne sont plus disséminés mais, au contraire, regroupés en petites unités, chacun d'eux conservant son orifice propre ; leur tassemment aboutit ainsi à la formation de sores tabulaires, ordinairement appelés conceptacles multipores. En outre, chez le *Lithothamnium subtenellum* se différencie un pore central prédominant.

Toutes les autres Corallinacées possèdent des conceptacles asexués unipores dont la morphologie rappelle celle des conceptacles sexués ; mais il subsiste, dans certains cas, une masse de tissu stérile (columelle) au centre du conceptacle.

Il est possible que les conceptacles asexués unipores dont on ne connaît pas d'autres exemples chez les Floridées, dérivent ainsi d'un type ancestral dont les sporocystes étaient disposés en sores. L'énumération précédente laisse en effet supposer un passage progressif entre

ces deux types extrêmes de structures reproductrices, bien que leurs modes de formation soient nettement différents.

3. - Caractères de l'ontogenèse.

La comparaison des premières étapes du développement (comportement des spores, formation des thalles juvéniles) qui ont été mises en évidence, laisse supposer un passage progressif des plus simples aux plus complexes. Leur classement par ordre de complexité croissante (Fig. 39) permet en effet de distinguer :

— les formes nématothalliques persistantes (Corallinacées parasites) ou seulement protonémiques (*Amphiroa*), issues directement de la germination de la spore, sans cloisonnement préalable, ou (certains *Amphiroa*) avec des cloisonnements peu nombreux ;

— les formes paracladomiques persistantes (*Melobesia*, *Fosliella*, *Dermatolithon*, *Pseudolithophyllum*), ou seulement juvéniles (*Lithophyllum*, *Goniolithon*), issues de la segmentation de la spore, avec des cloisonnements encore peu nombreux. Les plus simples d'entre elles (*Melobesia*, *Fosliella*) sont encore très proches des types nématothaliens par leur morphogenèse ;

— les formes cladomiques dont le massif germinatif, issu du cloisonnement complexe de la spore, équivaut à lui seul à une structure paracladomique extrêmement réduite (*Lithothamnium*, *Neogoniolithon*, *Corallina*, etc.).

Ce classement laisse apparaître deux tendances évolutives :

— la réduction de la phase nématothallique, sa transformation en une structure paracladomique qui se réduit à son tour simplement au massif germinatif ;

— l'apparition et la complication progressive du cloisonnement de la spore qui aboutit au remplacement de la germination directe par une embryogenèse de plus en plus élaborée.

4. - Caractères de la morphogenèse.

L'apparition de formes à structure de plus en plus complexe semble le résultat de plusieurs processus morphogénétiques qui sont intervenus indépendamment les uns des autres.

a) Mode de ramification des files cellulaires.

Nous avons vu précédemment que la ramification est apicale et pseudodichotomique dans les formes les plus complexes et qu'elle est sous-apicale dans les formes simples. Au cours de l'évolution, se serait réalisée une apicalisation de la ramification, dont les genres *Pseudolithophyllum* et *Dermatolithon* montrent des étapes intermédiaires.

b) Différenciation de méristèmes terminaux pluristratifiés.

Il semble que l'apparition des formes les plus complexes se soit accompagnée d'une différenciation de méristèmes terminaux pluri-

stratifiés. Cette tendance se serait manifestée, chez les Algues à structure lithothamnioïde et, en premier lieu, au niveau des formes encroûtantes, par une complication précoce du massif germinatif. En second lieu, elle se serait répercutee d'une manière plus progressive dans la

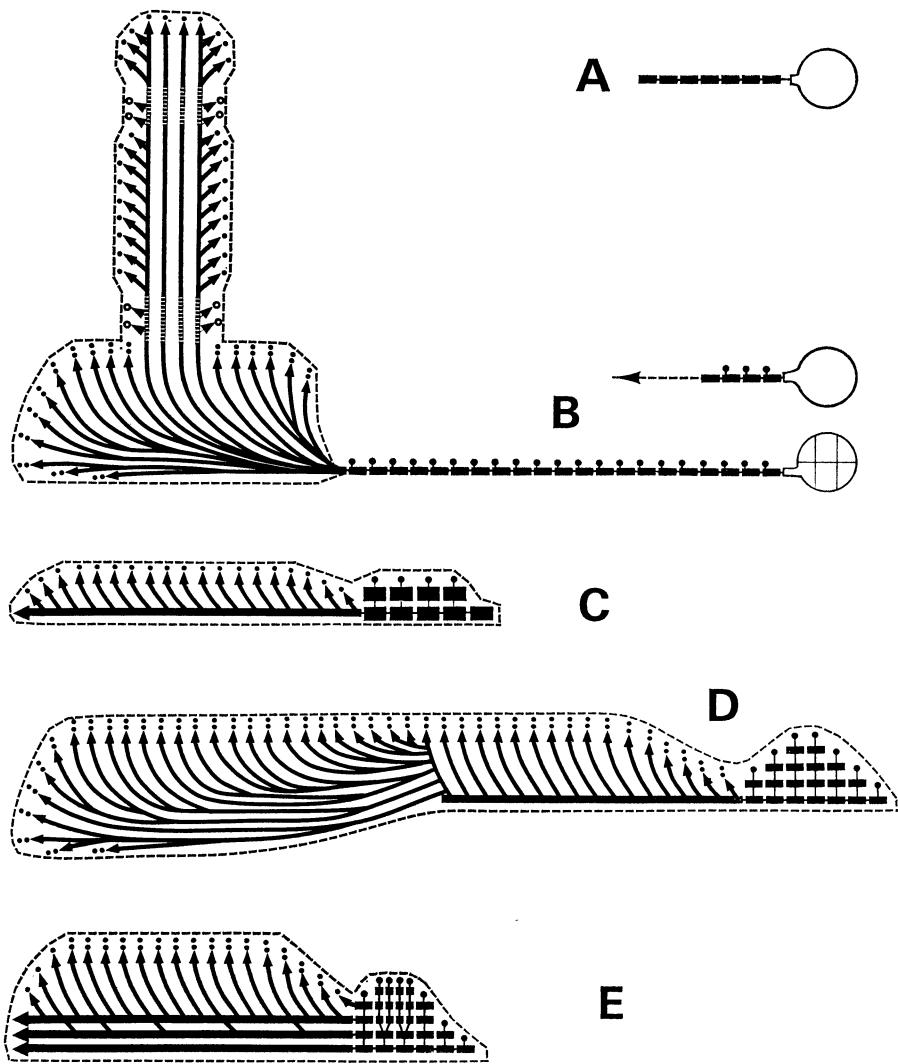


FIG. 39

Premières étapes du développement chez les Corallinacées.

Classement par ordre de complexité croissante, montrant le remplacement progressif de la germination directe par une embryogenèse de plus en plus complexe. A et B. - la germination directe de la spore engendre un nématothalle développé permanent (A: *Choreonema*) ou transitoire et protonémien (B: *Amphiroa*) ; C. - la spore se cloisonne en un massif germinatif, composé d'un petit nombre de grandes cellules qui donne naissance à une structure simple ; D. - le massif germinatif, encore peu complexe, engendre d'abord une structure simple qui se métamorphose en une structure lithophylloïde complexe ; E. - le massif germinatif, complexe, engendre directement une structure lithothamnioïde.

Conventions : traits continus épais : hypothalle ; traits continus fins : périthalle ; pointes de flèches : méristèmes ; points : épithalle ; traits discontinus : régions non calcifiées.

croissance des formes dressées. Les plus primitives d'entre elles s'accroissent encore par un méristème intercalaire (branches des Lithothamniées) qui tend à devenir terminal, cela de façon encore transitoire chez certains *Porolithon* (planche XI) et quasi-définitive chez les *Metagoniolithon*. Chez les *Corallina* et genres voisins, cette transformation est précoce : la première ébauche de thalle dressé possède d'emblée un méristème terminal, issu de la modification du méristème intercalaire périthallien de la croûte basale (Fig. 35, 2).

c) Réalisation de structures cladomiques hiérarchisées.

L'évolution semble s'être faite, le plus souvent, dans le sens d'une progression. Elle a conduit de formes encroûtantes vers des formes dressées, soit simplement branchues, soit articulées, ces dernières étant les plus complexes. En outre, ce processus évolutif est intervenu plus ou moins précocement par rapport au précédent. Ainsi, les thalles dressés des *Corallina* et genres voisins se forment sur des croûtes basales à structure déjà complexe (structure lithothamnioïde) tandis que ceux des *Lithothrix* ont pour base une croûte de structure simple, à caractère juvénile, de type *Dermatolithon*. Parallèlement à cette évolution, une hiérarchisation des cladomes en cladomes principaux longs et cladomes latéraux courts s'est opérée, ainsi que le montre l'exemple des *Corallina*.

B. GROUPES ET SÉRIES ÉVOLUTIVES.

Certains des caractères évolutifs qui viennent d'être reconnus, semblent avoir une importance prépondérante et leur distribution entre les différents genres fait apparaître des coupures fondamentales. La combinaison des caractères cytologiques et des caractères reproducteurs paraît, en effet, avoir conduit à la différenciation de quatre grands groupes (Fig. 40) à l'intérieur desquels les étapes de la typogenèse ont été parallèles. Ce sont :

- les Corallinacées possédant à la fois des synapses secondaires et des fusions cellulaires, ainsi que des tétrasporocystes simplement répartis en sores ;
- les Corallinacées ne possédant que des synapses secondaires et des conceptacles asexués unipores ;
- les Corallinacées ne présentant que des fusions cellulaires et des conceptacles asexués multipores ;
- les Corallinacées ne présentant que des fusions cellulaires et des conceptacles asexués unipores.

A l'intérieur de chacun de ces groupes, sont apparus différents types morphogénétiques, caractérisés par la nature et le fonctionnement des méristèmes et qui correspondent à une diversification en un certain nombre de séries évolutives. Dans chacune de ces séries, l'évolution a été le plus souvent progressive et a conduit de formes simples, encroûtantes, à des formes articulées dressées. En d'autres cas elle a, au contraire, entraîné une stabilisation des caractères juvéniles, accompagnée d'une néoténie. Enfin, elle a quelquefois été régressive, en relation avec un mode de vie parasitaire ou endophytique.

1. *Les Corallinacées à synapses secondaires, fusions cellulaires et tétrasporocystes* disposés en sores renferment actuellement un seul type morphogénétique, représenté par le genre *Sporolithon*.

2. *Les Corallinacées à synapses secondaires seules et conceptacles asexués unipores* comportent trois types morphogénétiques, ayant entraîné la diversification d'autant de séries évolutives.

La première de ces séries réunit une suite de formes dérivées de la structure simple des *Dermatolithon*, à partir de laquelle les structures propres aux genres *Tenarea* et *Goniolithon* représentent des stades de complexité croissante, aboutissant au type articulé dans le genre *Lithothrix*.

La seconde comprend une suite allant de formes simples de type *Pseudolithophyllum* vers des formes à structure complexe, dérivées des précédentes (*Lithophyllum*), sans aboutir toutefois à des formes articulées.

La troisième, représentée par le seul genre *Amphiroa*, est caractérisée par la complexité des étapes du développement, c'est-à-dire la présence d'un protonéma filamenteux plus ou moins persistant, sur lequel se forment des structures devenant, au cours de l'ontogenèse, de plus en plus complexes et atteignant le stade articulé.

3. *Les Corallinacées à fusions cellulaires seules et conceptacles multipores* comprennent une seule série évolutive allant de formes simples, à caractères juvéniles persistants (*Melobesia*), ou regressées par le parasitisme (*Chaetolithon*, *Kvaleyia*), vers des formes moyennement évoluées (*Lithothamnium*, *Mesophyllum*, *Polyporolithon*) ne dépassant pas le stade des thalles branchus.

4. *Les Corallinacées à fusions cellulaires seules et conceptacles asexués unipores* constituent le groupe le plus diversifié. Sa diversification semble avoir abouti à trois séries évolutives.

La première de ces séries, la plus ancienne, semble-t-il, est représentée par des formes simples (*Lithoporella*), à hypothalle unistratifié rappelant celui des *Dermatolithon*, ou par des formes à structure plus complexe qui paraissent dérivées des premières (*Mastophora*, *Metamastophora*).

La seconde série, encore peu évoluée, comprend des formes simples, à caractères juvéniles persistants (*Fosliella*), des formes encroûtantes ou branchues, à structure plus complexe, nombreuses et abondamment représentées (*Hydrolithon*, *Neogoniolithon*, *Porolithon*) et des formes articulées (*Metagoniolithon*), dérivées des précédentes et peu diversifiées.

La troisième série comprend les formes les plus évoluées, cladomiques et hiérarchisées. A l'exception du genre *Choreonema* résultant d'une régression parasitaire, les plus simples de ces formes sont des thalles articulés réduits, portés par des croûtes développées (*Yamadaea*, *Chiharaea*). Les plus complexes (*Corallina* et tous les genres voisins) sont des thalles articulés développés, portés par une croûte quelquefois encore bien développée, mais qui tend, dans certains cas (*Corallina squamata*, *Jania rubens*), à se réduire au massif germinatif.



FIG. 40
Groupes et séries évolutives chez les Corallinacées.

II. - ESSAI D'UNE NOUVELLE CLASSIFICATION DES CORALLINACÉES ACTUELLES.

Les classifications successives qui furent proposées pour les Corallinacées sont le reflet des progrès accomplis en un peu plus d'un siècle dans la connaissance du groupe, mettant à la disposition du systématicien des critères de plus en plus précis. Après une première phase marquée par les travaux d'Areschoug et de Foslie, au cours de laquelle ne furent guère prise en considération que la morphologie du thalle et celle des organes reproducteurs, vint l'époque où, à la suite des recherches de Mme Lemoine (1911 a), l'intérêt se porta, en outre, sur les caractères anatomiques (Setchell, 1943 ; Hamel et Lemoine, 1953). Très récemment, la classification de Johansen (1969 a) fait usage des critères supplémentaires qu'apportent les connaissances cytologiques. Le système que je propose (J. Cabioch, 1971 a) tout en tenant compte, à des degrés divers, de l'ensemble des connaissances antérieurement utilisées, introduit et réserve un rôle important à la morphogenèse et précise l'apport de la cytologie.

A. CLASSIFICATIONS ANTÉRIEURES.

Les classifications basées sur la morphologie du thalle et des organes reproducteurs ont d'emblée subdivisé la famille des Corallinacées en deux groupes principaux : les Corallinacées articulées et les Corallinacées inarticulées. La distinction première en revient à Areschoug (1852) qui créa ainsi la tribu des Corallinées et celle des Mélobésières. Par la suite, Foslie (1908 b) éleva ces tribus au rang de sous-familles, après avoir subdivisé (Foslie, 1902) l'ensemble de la famille en sept groupes auxquels Svedelius (1911) attribua la valeur de tribus (*Schmitzielleae*, *Chaetolithoneae*, *Lithothamnioneae*, *Choreonemeae*, *Melobesiaeae*, *Mastophoreae*, *Corallineae*).

En 1943, Setchell propose une nouvelle répartition des genres en cinq sous-familles et introduit à cette fin un caractère systématique supplémentaire, fourni par l'anatomie, dont il ne distingue cependant pas les aspects cytologiques et morphogénétiques. Cette classification est la suivante :

- Thalle articulé : Sous-famille des CORALLINEAE
- Thalle encroûtant ou fruticuleux, non articulé ; + Thalle monostromatique (ou partiellement pluristromatique) sans différenciation des tissus : Sous-famille des MASTOPHOREAE
- + Thalle pluristromatique, à tissus différenciés ; o - Tétrasporycystes disposés en sores : Sous-famille des SPOROLITHEAE
- o - Tétrasporycystes dans des conceptacles ; • Conceptacles asexués multipores : Sous-famille des LITHOTHAMNIEAE
- Conceptacles asexués unipores : Sous-famille des LITHOPHYLLEAE

Dans leur travail, Hamel et Lemoine (1953), reprenant partiellement les données de Setchell, adoptent une classification quelque peu différente, encore utilisée actuellement par de nombreux auteurs. Elle comprend trois sous-familles. La première, celle des Schmitziellées, est réduite au seul genre *Schmitziella*. La seconde, celle des Corallinées, regroupe tous les genres à thalle articulé. La troisième, celle des Mélobésiées, comprend cinq tribus qui, définies par les caractères de l'anatomie et des conceptacles asexués, se répartissent de la manière suivante :

- Tissus différenciés en hypothalle et périthalle ;
 - + Conceptacles asexués
 - unipores tribu des Lithophyllées
 - + Conceptacles asexués
 - multipores tribu des Lithothamniées
 - + Pas de conceptacles asexués, mais des sores de tétrasporocystes tribu des Archaeolithothamniées
 - Tissus non différenciés ;
 - + Conceptacles asexués
 - unipores tribu des Mastophorées
 - + Conceptacles asexués
 - multipores tribu des Epilithonées

A la même époque, Mason (1953) rétablit la distinction ancienne en deux sous-familles seulement, celle des Corallinoïdées et celle des Mélobésioidées ; elle répartit, dans cette dernière, les genres encroûtants en deux tribus, celle des Lithothamniées et celle des Lithophyllées, d'après les caractères des conceptacles asexués.

3. La classification récente de Johansen (1969 a), reprise par Chihara (1969), fait intervenir un nouveau caractère, d'ordre cytologique, fourni par la nature des anastomoses cellulaires latérales, dont l'auteur ne reconnaît toutefois pas encore l'importance primordiale. L'ancienne sous-famille des Corallinoïdées se trouve ainsi subdivisée en trois nouvelles unités. L'ensemble des Corallinacées comprend, dans cette nouvelle conception, sept sous-familles, dont l'auteur propose la répartition suivante :

- Sous-famille des MELOBESIOIDEAE.
Thalle articulé, fusions latérales présentes, chaque tétrasporocyste pourvu d'un pore :
 - + Tribu des Sporolitheae :
tissu stérile persistant entre les sporocystes.
Un seul genre : *Sporolithon* (ex *Archaeolithothamnium*).
 - + Tribu des Melobesiae :
tissu stérile disparaissant à maturité entre les sporocystes.
Genres *Melobesia*, *Lithothamnium*, *Mesophyllum*, *Polyporolithon*.
- Sous-famille des SCHMITZIELLOIDEAE.
Thalle non calcifié, endophyte, filamenteux.
Un seul genre : *Schmitziella*.
- Sous-famille des LITHOPHYLLOIDEAE.
Thalle inarticulé ; conceptacles asexués unipores ; des synapses secondaires.
Genres : *Lithophyllum*, *Pseudolithophyllum*, *Dermatolithon*, *Tenarea*.
- Sous-famille des MASTOPHOROIDEAE.
Thalle inarticulé ; conceptacles asexués unipores ; fusions latérales.
Genres : *Choreonema*, *Fosliella*, *Litholepis*, *Lithoporella*, *Hydrolithon*, *Neogoniolithon*, *Porolithon*.
- Sous-famille des AMPHIROIDEAE.
Thalle articulé ; des synapses secondaires ; pas de fusions.
Genres : *Amphiroa*, *Lithothrix*.
- Sous-famille METAGONIOLITHOIDEAE.
Thalle articulé ; pas de synapses secondaires ; des fusions ; articulations multizonées.
Un seul genre : *Metagoniolithon*.

— Sous-famille des CORALLINOIDEAE.
Thalle articulé ; pas de synapses secondaires ; des fusions ; articulations unizonées.
Genres : *Yamadaea*, *Chiharaea*, *Alatocladia*, *Arthrocardia*, *Bossiella*,
Calliarthron, *Cheilosporum*, *Marginisporum*, *Serraticardia*, *Corallina*,
Jania, *Haliptylon*.

B. CLASSIFICATION PROPOSÉE.

La classification de Johansen offre, par rapport aux classifications antérieures, l'avantage de supprimer les distinctions les plus arbitraires. Fondée essentiellement sur la synthèse des données fournies par les auteurs précédents, elle laisse cependant encore subsister quelques incertitudes dans la répartition des caractères cytologiques et ne fait pas apparaître les affinités morphogénétiques et phylogénétiques existant entre les différents genres. « Une bonne classification doit être naturelle, c'est-à-dire qu'elle doit retracer la marche phylogénétique suivie par les organismes lors de leur évolution » (Bourrelly, 1970) et cette classification « doit tenir compte non seulement de l'évolution morphologique mais aussi de l'évolution biochimique et physiologique et des données de la cytologie comparée » (J. Feldmann, 1958). C'est pourquoi j'ai proposé de présenter d'une manière différente les caractères à partir desquels semble s'être réalisée la diversification des genres.

En premier lieu, il convient de n'accorder qu'une importance secondaire à la distinction primitive, purement morphologique entre thalles articulés et thalles inarticulés, car :

1. les études morphogénétiques montrent que toutes les Corallinacées, articulées ou non, possèdent au cours de leur développement, un thalle encroûtant plus ou moins étendu, parfois simplement réduit au massif germinatif ;
2. la découverte récente des genres *Yamadaea* et *Chiharaea*, présentant des caractères intermédiaires entre les thalles encroûtants et les thalles articulés (thalle encroûtant développé et thalle articulé réduit), fait apparaître le caractère superficiel de cette distinction ;
3. les études de morphogenèse révèlent que les parentés sont plus nombreuses entre certains thalles articulés et d'autres inarticulés qu'entre les thalles tous inarticulés. Elles laissent à penser que le passage des formes encroûtantes aux formes articulées s'est produit selon plusieurs voies parallèles constituant des groupes plus naturels que les ensembles fort hétérogènes des Corallinoïdées et des Mélobésioïdées.

Nous avons vu précédemment que l'évolution, s'étant manifestée en premier lieu au niveau des caractères cytologiques et des caractères des organes reproducteurs, semble avoir conduit à la diversification de quatre groupes évolutifs que je propose de reconnaître comme sous-familles. Une cinquième sous-famille, celle des Schmitzielloïdées, ne renferme que le seul genre *Schmitziella*, endophyte et morphologiquement très régressé, qui ne possède ni anastomoses latérales ni conceptacles, et dont les affinités réelles sont encore obscures.

A l'intérieur de chacun de ces groupes évolutifs se sont diversifiées, par l'intermédiaire de mécanismes ontogénétiques (persistance d'un protonéma filamenteux, apparition de thalles juvéniles paracladomiens, puis cladomiens) et morphogénétiques (mode de fonctionnement des initiales et des méristèmes), un certain nombre de séries parallèles, dont les genres actuels représentent des étapes, sans que les structures les plus simples soient nécessairement les plus primitives. Ces séries évolutives, constituées par une suite de genres présentant des affinités cytologiques, morphogénétiques et reproductrices communes, forment des groupements systématiques naturels auxquels je confère la valeur de tribus.

Pour une plus grande clarté de l'exposé, la définition des genres ne sera pas rappelée ici ; elle a, pour la plupart d'entre eux, déjà été évoquée précédemment dans le texte. Les genres des Corallineae articulées qui vont être énumérés ne seront pas redécris ; ce sont les genres redéfinis récemment dans le travail de Johansen (1969 a), auquel le lecteur pourra éventuellement se reporter.

On peut alors envisager de la manière suivante une nouvelle classification des Corallinacées actuelles :

I. Sous-famille des SCHMITZIELLOIDEAE (Svedelius) Johansen.

Ni fusions cellulaires, ni synapses secondaires, ni conceptacles.

— Tribu des **Schmitzielleae** Svedelius

g. *Schmitziella* Bornet et Batters

II. Sous-famille des SPOROLITHOIDEAE (Johansen) stat. nov.

Fusions cellulaires et synapses secondaires ; des sores de tétrasporocystes.

— Tribu des **Sporolithae** Johansen

g. *Sporolithon* Heydrich (= *Archaeolithothamnium* Rothpletz)

III. Sous-famille des LITHOTHAMNIOIDEAE Foslie, emend. Cabioch.

Fusions cellulaires seulement ; conceptacles asexués multipores.

— Tribu des **Lithothamnieae** Foslie

— Formes parasites, réduites au massif germinatif devenu fertile : g. *Kvaleyia* Adey et Sperapani

— Formes morphologiquement réduites ; structure à hypothalle unistratifié :

g. *Melobesia* Lamouroux

— Formes de moyenne complexité, ne dépassant pas le stade encroûtant :

— non parasites : g. *Lithothamnium* Philippi (espèces encroûtantes)

— parasites : g. *Polyporolithon* Mason

— Formes résultant d'une évolution progressive ; thalle encroûtant à foliacé, mais n'atteignant jamais

le stade articulé :

- thalle foliacé, méristème marginal à divisions synchrones : g. *Mesophyllum* Lemoine
- thalle arbusculaire, méristème marginal de la croûte basale à divisions non synchrones : g. *Lithothamnium* Philippi (espèces branchues)

IV. Sous-famille des CORALLINOIDEAE (Areschoug) Foslie, emend. Cabioch.

Fusions cellulaires seulement ; conceptacles asexués unipores.

1. Tribu des *Mastophoreae*

(Svedelius) emend. Cabioch.

Formes encroûtantes ou foliacées ; hypothalle unistratifié, composé de cellules obliques :

- Formes encroûtantes, morphologiquement réduites ; structure souvent réduite à l'hypothalle ; g. *Lithoporella* Foslie
- Formes dressées, foliacées, plus complexes : g. *Mastophora* Decaisne
g. *Metamastophora* Setchell

2. Tribu des *Neogoniolitheae* Cabioch (1).

Suite homogène de formes allant de thalles simples, monotromatiques, à des thalles dressés, articulés. Les formes simples ont un hypothalle unistratifié à cellules droites ; les formes moyennement évoluées sont des thalles encroûtants ou arbusculaires, à hypothalle pluristratifié, s'accroissant par un méristème terminal ; les formes les plus évoluées sont des thalles articulés nés de croûtes analogues aux précédentes ; ils s'accroissent par un méristème terminal encore imparfait caché par une coiffe de substances pectiques.

- Formes simples, à caractères juvéniles persistants :

g. *Fosliella* Howe

(1) *Neogoniolitheae* trib. nov. *Corallinearum*, sub-familiae *Corallinoidearum* (Aresch.) Foslie, emend. Cabioch.

Genera thallibus, interdum e crustis uni aut pluristratosis, expansis aut mamilloso-ramosis, interdum e frondibus erectis et articulatis constitutis.

— Species crustosae, simpliciores, hypothallo e strato unico cellularum rec-
tarum constituto.

— Species crassiores, hypothallium pluristratosum, incremento terminali,
ostendentes.

— Species magis evolutae, frondibus erectis, articulatis incremento terminali
ope cellularum initialium muco pectico tectarum, e crustis basalibus, hypothallo
pluristratoso, ut in aliis speciebus tribu, praeditis, enascentibus.

Genus typicum : *Neogoniolithon* Setchell et Mason.

- Formes moyennement évoluées
n'atteignent pas le stade articulé : g. *Neogoniolithon* Setchell
et Mason
- g. *Porolithon* Foslie
- Formes évoluées, articulées : g. *Metagoniolithon* Weber-
van Bosse.

3. Tribu des **Corallineae** Areschoug,
emend. Cabioch.

Série de formes articulées plus ou moins développées, nées de thalles encroûtants à structure lithothamnioïde ; une forme régressée par le parasitisme.

- Forme morphologiquement très régressée, parasite et peut-être adelphoparasite des *Jania* et *Corallina* : g. *Choreonema* Schmitz
- Formes moyennement évoluées, dont la base encroûtante est encore plus développée que la partie dressée articulée : g. *Yamadaea* Segawa
g. *Chiharaea* Johansen
- Formes résultant d'une évolution progressive, chez lesquelles le thalle articulé tend à se développer tandis que la fraction encroûtante devient moins développée : g. *Alatocladia* (Yendo) Johansen
g. *Arthrocardia* Decaisne
g. *Bossiella* Silva
g. *Calliarthron* Manza
g. *Cheilosporum* (Decaisne) Zanardini
g. *Marginisporum* (Yendo) Johansen
g. *Serraticardia* (Yendo) Johansen
g. *Corallina* L.
g. *Jania* Lamouroux
g. *Haliptylon* Decaisne

V. Sous-famille des **LITHOPHYLLOIDAE** Setchell,
emend. Cabioch.

Synapses secondaires seulement ;
conceptacles asexués unipores.

1. Tribu des **Amphiroeae** Cabioch (2).
Thalle adulte dressé articulé ; thalle

(2) *Amphiroeae* trib. nov. *Corallinacearum*, sub-familiae *Lithophylloidearum* Setchell, limit. mut. Cabioch.

Genus thallo adulto erecto articulato, thallo juvenili filamentoso in aliis Corallinaceis endophytico.

Genus unicum : *Amphiroa* Lamouroux.

juvénile filamenteux, endophyte dans les tissus d'autres Corallinacées : *g. Amphiroa* Lamouroux

2. Tribu des *Lithophylleae* Setchell, emend. Cabioch.

Série de formes allant de thalles simples à hypothalle unistratifié, à des thalles libres, branchus, tous dérivés de la forme la plus simple. Les cellules hypothalliques sont droites.

- Formes à caractères juvéniles persistants : *g. Pseudolithophyllum* Lemoine
- Formes moyennement évoluées, simplement encroûtantes ou branchues nées de croûtes à structure juvénile de type *Pseudolithophyllum* : *g. Lithophyllum* Philippi

3. Tribu des *Dermatolitheae* Cabioch (3).

Série homogène de formes allant de thalles simples encroûtants à des thalles dressés articulés, tous dérivés de la forme la plus simple. Les formes simples ont un hypothalle unistratifié à cellules obliques ; les autres dérivent de cette forme simple par complication du fonctionnement du méristème périthallien et l'apparition plus ou moins précoce de structures plus complexes.

- Formes simples à caractères juvéniles persistants : *g. Dermatolithon* Foslie
- Formes moyennement évoluées, branchues ou foliacées, nées de croûtes à structure de *Dermatolithon* : *g. Tenarea* Bory
g. Goniolithon Foslie 1898 a, non Foslie 1900.
- Formes articulées, résultant d'une évolution progressive : *g. Lithothrix* Gray

(3) *Dermatolitheae* trib. nov. *Corallinacearum* sub-familiae *Lithophylloidearum* Setchell, limit. mut. Cabioch.

Tribus, seriem generum, alia thallis crustas simplices formantibus, alia frondis erectis et articulatis, amplectens.

Formae simpliciores hypothallo unistratoso cellulis obliquis constituto.

Aliae ramosae aut articulatae, e crustis basalibus, cellulis hypothalli obliquis, orientes.

*Genus typicum : *Dermatolithon* Foslie.*

APPENDICE

Conseils pratiques pour l'étude et la détermination des Corallinacées

Les Corallinacées constituent une fraction non négligeable de certaines bio-cenoses algales et leur étude, souvent indispensable, présente, pour le chercheur non spécialiste, un certain nombre de difficultés qu'il est possible de résoudre.

Une détermination nécessite toujours, au moins pour contrôle, une étude anatomique, réalisée selon les techniques de l'histologie classique et qui permet d'analyser les caractères cytologiques et morphogénétiques de l'Algue. Les coupes doivent, pour cela, être réalisées dans les régions en voie de croissance, être longitudinales radiales dans les thalles encroûtants et passer autant que possible par leur marge ; elles doivent être axiales dans les branches et passer par l'apex. En vue d'une détermination il faut donc :

- 1 - prévoir une fixation convenable (formol 4 p. 100 neutre dans l'eau de mer) ;
- 2 - avoir soin de récolter des thalles entiers, avec leur base et, si possible, une fraction de leur support (cas des Corallinacées semi-endophytes) ;
- 3 - rechercher des spécimens fertiles, comportant au moins des tétrasporocystes ;
- 4 - réunir, dans la mesure du possible, pour chaque espèce, des échantillons à différents stades de leur morphogenèse, ainsi que divers exemples des variations morphologiques observables.

La clé des genres que je propose ci-dessous n'est pas basée en premier lieu sur un découpage d'ordre systématique, mais sur les caractères les plus aisément observables. C'est pourquoi, faisant abstraction de toute considération phylogénétique, j'utilise encore, pour des raisons de simple commodité, la distinction arbitraire entre les thalles articulés et les thalles inarticulés. A l'intérieur de chacun de ces deux groupes, j'introduis ensuite les principaux caractères systématiques dans l'ordre de leur importance.

La clé des genres des Corallinées articulées a été établie d'après les définitions adoptées par Johansen (1969 a). La systématique de ce groupe, basée essentiellement sur des caractères morphologiques, sera probablement quelque peu modifiée lorsque les variations souvent importantes de ces caractères seront mieux connues.

Clé des genres de Corallinacées actuelles (1)

- A. Thalle non articulé
- B. Ni fusions cellulaires latérales, ni synapses secondaires. Thalles morphologiquement très régressés, endophytes ou parasites.
 - C. Pas de conceptacles.
Thalle endophyte, pigmenté, non calcifié. g. *Schmitziella* *
 - C. Des conceptacles asexués multipores.
Thalle incolore, calcifié, parasite déformant des *Corallina* g. *Chaetolithon*
 - C. Des conceptacles asexués unipores.
Thalle parasite dans les tissus des *Corallina* et des *Jania*, incolore et calcifié g. *Choreonema* *
- B. Fusions cellulaires latérales seules présentes.
 - C. Conceptacles asexués multipores.
 - D. Thalle parasite des *Lithothamnium* réduit au massif germinatif devenu fertile g. *Kvaleya*

(1) Les genres représentés sur les côtes européennes sont indiqués par un astérisque.

- D. Thalle simple, encroûtant, généralement mince, à hypothalle unistratifié et péri-thalle réduit à quelques strates de cellules g. *Melobesia* *
- D. Thalle encroûtant ou dressé.
 - Hypothalle des croûtes pluristratifié.
 - E. Hypothalle s'accroissant par un méristème terminal à divisions non synchrones.
 - F. Base endophyte dans les tissus d'une autre Algue ; thalle encroûtant g. *Polyporolithon*
 - F. Base non endophyte ; thalle toujours encroûtant ou portant des branches qui peuvent devenir libres ; branches toujours constituées de péri-thalle g. *Lithothamnium* *
 - E. Hypothalle s'accroissant par un méristème terminal à divisions synchrones ; cellules hypothallliennes disposées en rangées g. *Mesophyllum* *
- C. Conceptacles asexués unipores.
- D. Hypothalle unistratifié.
 - E. Hypothalle à cellules obliques.
 - F. Thalle encroûtant mince g. *Lithoporella*
 - F. Thalle foliacé.
 - G. Thalle unistratifié g. *Mastophora*
 - G. Thalle pluristratifié g. *Metamastophora*
 - E. Hypothalle à cellules droites ; thalle encroûtant ; des trichocytes souvent présents.
 - F. Péri-thalle réduit ou absent g. *Fosliella* *
 - F. Péri-thalle développé ; des trichocytes rares, toujours isolés g. *Fosliella*,
s.g. *Heteroderma* *
 - F. Péri-thalle très développé, des trichocytes et des mégacytes en files verticales g. *Neogoniolithon*
s.g. *Hydrolithon*
 - D. Hypothalle des croûtes pluristratifié, s'accroissant par un méristème terminal ; thalle encroûtant ou branchu ; tissu des branches entièrement péri-thallien.
 - E. Des trichocytes en files verticales, parfois petits et peu visibles, disposés dans le péri-thalle g. *Neogoniolithon* *
 - E. Des mégacytes persistants, disposés en rangées horizontales dans le péri-thalle des thalles asexués. Des mégacytes isolés et fugaces dans les thalles sexués g. *Porolithon*
 - B. Synapses secondaires seules présentes.
 - C. A la base des croûtes : hypothalle unistratifié.
 - D. Hypothalle à cellules droites ; péri-thalle plus ou moins développé, à cellules parfois disposées en rangées horizontales g. *Pseudolithophyllum* *
 - D. Hypothalle à cellules obliques ; thalle encroûtant ou lamellaire.
 - E. Thalle encroûtant ; péri-thalle géné-

ralement peu développé, à cellules disposées en rangées horizontales régulières g. *Dermatolithon* *

(ou thalle juvénile stérile de *Tenarea*, de *Goniolithon* ou de *Lithothrix*).

E. Thalle encroûtant portant des lamelles dressées, anastomosées, constituées par la coalescence de deux thalles à structure de *Dermatolithon*. g. *Tenarea* *

C. A la base des croûtes : faux hypothalle pluristratifié, de nature périthallienne, s'accroissant par un méristème intercalaire ; thalle encroûtant épais ou branchu ramifié, à branches entièrement constituées de périthalle.

D. Thalle juvénile ou repousses de cicatrisation à structure de *Pseudolithophyllum* ; celles peu à moyennement allongées, souvent disposées en rangées régulières g. *Lithophyllum* *

D. Thalle juvénile, croûte basale ou repousses de cicatrisation à structure de *Dermatolithon* ; cellules des branches très allongées, disposées en rangées horizontales régulières g. *Goniolithon* *

A. Thalle articulé.

B. Fusions cellulaires latérales seules présentes. Croûte basale plus ou moins développée, à structure lithothamnioïde.

C. Articulations formées de plusieurs strates de cellules non calcifiées. Pas de méristème terminal au sommet des branches mais un méristème intercalaire recouvert d'une coiffe de substances pectiques g. *Metagoniolithon*

C. Articulations toujours composées d'une seule couche de cellules non calcifiées.

D. Thalle articulé réduit, formé de très courtes pousses fertiles portées par un thalle encroûtant très développé.

E. Pousses dressées réduites à un conceptacle porté par une articulation g. *Yamadaea*

E. Pousses dressées comportant de 2 à 12 articles g. *Chiharaea*

D. Thalle articulé bien développé.

E. Tissu médullaire à cellules flexueuses.

F. Conceptacles axiaux et latéraux. g. *Calliarthron*

F. Conceptacles axiaux et marginaux g. *Alatocladia*

E. Tissu médullaire à cellules non flexueuses.

F. Conceptacles latéraux seuls g. *Bossiella*

F. Conceptacles latéraux et axiaux. g. *Pachyarthron*

F. Conceptacles marginaux seuls .. g. *Serraticardia* ;

F. Conceptacles marginaux et axiaux g. *Corallina* * pro parte (exemple : *C. officinalis*)

F. Conceptacles marginaux seuls .. g. *Cheilosporum*

F. Conceptacles marginaux et axiaux g. *Marginisporum*

F. Conceptacles axiaux seuls.

- G. Fronde toujours pennée g. *Corallina* *
- G. Fronde stérile pennée, fronde fertile dichotome g. *Arthrocardia*
- G. Fronde toujours dichotome .. g. *Jania* *

B. Synapses secondaires seules présentes.

C. Articulations composées de plusieurs strates de cellules non calcifiées.

Stade juvénile protonémien filamenteux endophyte dans les tissus d'autres Corallinacées. Croûte basale plus ou moins développée, à structure de *Lithophyllum* g. *Amphiroa* *

C. Articulations composées d'une couche de grandes cellules non calcifiées.

Articles composés d'une seule couche de petites cellules calcifiées, produisant à sa périphérie un cortex descendant à structure de *Dermatolithon* qui masque plus ou moins complètement les cellules de l'articulation. Croûte basale à structure de *Dermatolithon*

g. *Lithothrix*.

Index des genres et des espèces citées

<i>Alatocladia</i> (Yendo) Johansen	266	<i>Corallina squamata</i> Ellis	144
<i>Amphiroa</i> Lamouroux	206	<i>Cruoria</i> Fries	169-246
<i>Amphiroa anceps</i> (Lamarck) Decaisne	208	<i>Cruoriopsis</i> Dufour	246
<i>Amphiroa australis</i> Sonder	235		
<i>Amphiroa beauvoisii</i> Lamouroux	206	<i>Dermatolithon</i> Foslie	176-192-208
<i>Amphiroa crustiformis</i> Dawson	206	<i>Dermatolithon corallinae</i> (Crouan)	
<i>Amphiroa cryptarthrodia</i> Zanardini	148 -206	Foslie	163
<i>Amphiroa ephedraea</i> Lamarck	207	<i>Dermatolithon cystoseirae</i> (Hauck)	
<i>Amphiroa fragilissima</i> (Linné)		H. Huvé	163-194-211
Lamouroux	206	<i>Dermatolithon pustulatum</i>	
<i>Amphiroa rigida</i> Lamouroux	151 -206	(Lamouroux) Foslie	163
<i>Amphiroa verruculosa</i> Kützing	148 -206	<i>Dermatolithon stephensonii</i> Lemoine	195
<i>Archaeolithothamnium</i> Rothpletz	219	<i>Dermocorynus</i> Crouan	248
<i>Arthrocardia</i> Decaisne	238	<i>Dermocorynus occidentalis</i> Hollenberg	248
<i>Atracophora hypnoides</i> Crouan	170	<i>Dictyota</i> Lamouroux	173
<i>Ballia</i> Harvey	227	<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson)	
<i>Bornetia</i> Thuret	155	Lamouroux	170
<i>Bossiella</i> Silva	258	<i>Dumontia</i> Lamouroux	158
<i>Calliarthron</i> Manza	227-238	<i>Epilithon</i> Heydrich	177
<i>Caulacanthus</i> Kützing	165	<i>Epilithon membranaceum</i> (Esper)	
<i>Caulacanthus ustulatus</i> (Mertens)		Heydrich	177
Kützing	278	<i>Epilithon van heurckii</i> Heydrich	177
<i>Ceramium</i> Roth	143		
<i>Chaetolithon</i> Foslie	268	<i>Fosliella</i> Howe	176-179
<i>Cheilosporum</i> (Decaisne) Zanardini	266	<i>Fosliella farinosa</i> (Lamouroux) Howe	180
<i>Chiharaea</i> Johansen	236	<i>Fosliella farinosa</i> (Lamouroux) Howe	
<i>Chlathromorphum</i> Foslie	223	f. <i>solmsiana</i> (Falk.) Foslie	182
<i>Choreonema</i> Schmitz	154 -243	<i>Fosliella lejolisi</i> (Rosanoff) Howe	181
<i>Choreonema thuretti</i> (Bornet) Schmitz	154 -243	<i>Fosliella minutula</i> (Foslie) Ganesan	182
<i>Cladophora</i> Kützing	243	<i>Fosliella minutula</i> (Foslie) Ganesan	
<i>Cladophora pellucida</i> (Hudson) Kützing	243	f. <i>lacunosa</i> Suneson	182
<i>Cladostephus</i> Agardh	145	<i>Furcellaria</i> Lamouroux	173-235
<i>Corallina</i> Linné	160	<i>Furcellaria fastigiata</i> (Huds.)	
<i>Corallina mediterranea</i> Areschoug	144	Lamouroux	249
<i>Corallina membranacea</i> Esper	177		
<i>Corallina officinalis</i> Linné	160	<i>Gelidium</i> Lamouroux	142
<i>Corallina officinalis</i> Linné		<i>Gloiosiphonia</i> Carmichael	246
f. <i>compacta</i> Crouan	192	<i>Gloiosiphonia capillaris</i> (Huds.)	
<i>Corallina pilulifera</i> Postels et Ruprecht	143	Carmichael	246
		<i>Goniolithon</i> Foslie 1898a	195-210
		<i>Goniolithon byssoides</i> (Lamarck) Foslie.	195-210

<i>Goniolithon papillosum</i> Foslie	210	<i>Metagoniolithon gracile</i> (Harvey)	233
<i>Gracilaria</i> Greville	256	<i>Yendo</i>	233
<i>Grateloupia</i> Agardh	246	<i>Metagoniolithon stelligerum</i> (Lamarck)	233
<i>Grateloupia filicina</i> (Wulf.) Agardh	248	<i>Weber-van Bosse</i>	233
<i>Halarachnion</i> Kützing	246	<i>Metamastophora</i> Setchell	197
<i>Halarachnion ligulatum</i> (Woodward) Kützing	246	<i>Metamastophora flabellata</i> (Sonder) Setchell	198
<i>Haliptylon</i> Decaisne	266	<i>Naccaria</i> Endlicher	146
<i>Heterodermia</i> Foslie	182	<i>Nemalion</i> Targioni-Tozzetti	142
<i>Hildenbrandia</i> Nardo	169	<i>Neogoniolithon</i> Setchell et Mason	161-229
<i>Hildenbrandia prototypus</i> Nardo	248	<i>Neogoniolithon absimile</i> (Foslie et Howe) Cabioch nov. comb.	229
<i>Hildenbrandia rivularis</i> (Liebmann) J. Agardh	249	<i>Neogoniolithon fosliei</i> (Heydrich) Setchell et Mason	229
<i>Hydrolithon</i> (Foslie) Foslie	228	<i>Neogoniolithon frutescens</i> (Foslie) Setchell et Mason	229
<i>Jania</i> Lamouroux	160	<i>Neogoniolithon notarisi</i> (Dufour) Hamel et Lemoine	151-229
<i>Jania corniculata</i> (Linné) Lamouroux	160		
<i>Jania longifurca</i> Zanardini	160		
<i>Jania rubens</i> (Linné) Lamouroux	160		
<i>Kvaleya</i> Adey et Sperapani	245	<i>Pachyarthron</i> Manza	238
<i>Kvaleya epilaeve</i> Adey et Sperapani	277	<i>Petrocelis</i> J. Agardh	169
<i>Leptophytum</i> Adey	223	<i>Peyssonnelia</i> Decaisne	169-186
<i>Liagora</i> Lamouroux	246	<i>Peyssonnelia atropurpurea</i> Crouan	187
<i>Litharthon</i> Weber-van Bosse	235	<i>Peyssonnelia rubra</i> J.G. Agardh	187
<i>Litharthon australis</i> (Sonder) Weber-van Bosse	235	<i>Phymatolithon</i> Foslie	223
<i>Litholepis</i> Foslie	182	<i>Pliostroma</i> Foslie	182
<i>Lithophyllum</i> Philippi	163-201	<i>Polyides</i> Agardh	235
<i>Lithophyllum absimile</i> Foslie et Howe	229	<i>Polyides rotundus</i> (Gmelin) Greville	249
<i>Lithophyllum dentatum</i> (Kützing) Foslie	285	<i>Polyporolithon</i> Mason	226
<i>Lithophyllum fasciculatum</i> (Lamarck) Foslie	163-204	<i>Polyporolithon conchatum</i> (Setchell et Foslie) Mason	227
<i>Lithophyllum incrustans</i> Philippi	163-190-202	<i>Polyporolithon parcum</i> (Setchell et Foslie) Mason	227
<i>Lithophyllum racemos</i> (Lamarck) Foslie	201	<i>Polyporolithon patena</i> (Hooker et Harvey) Mason	227
<i>Lithophyllum tortuosum</i> Foslie	163-202	<i>Polyporolithon reclinatum</i> (Foslie) Mason	227
<i>Lithophyllum vickersiae</i> Lemoine	192	<i>Polystrata</i> Heydrich	169
<i>Lithoporella</i> Foslie	176-195	<i>Porolithon</i> Foslie	231
<i>Lithoporella melobesioidea</i> Foslie	197	<i>Porolithon gardineri</i> Foslie	231
<i>Lithoporella pacifica</i> (Heydrich) Foslie	196	<i>Porolithon onkodes</i> (Heydrich) Foslie	231
<i>Lithothamnium</i> Philippi	158-220	<i>Porolithon sonorensis</i> Dawson	231
<i>Lithothamnium bornetii</i> Foslie	160	<i>Pseudolithophyllum</i> Lemoine	176-183-190
<i>Lithothamnium calcareum</i> (Pallas) Areschoug	222	<i>Pseudolithophyllum expansum</i> (Philippi) Lemoine	148-163-183
<i>Lithothamnium coralliooides</i> Crouan	222	<i>Pseudolithophyllum orbiculatum</i> (Foslie) Lemoine	163-188-203
<i>Lithothamnium lenormandii</i> (Areschoug) Foslie	221		
<i>Lithothamnium polymorphum</i> (Linné) Areschoug	160-223	<i>Rhodophysema</i> Batters	179
<i>Lithothamnium sonderi</i> Hauck	160	<i>Rhodymenia</i> Greville	218
<i>Lithothrix</i> Gray	212	<i>Rhodymenia palmata</i> (Linné) J. Agardh	218
<i>Lithothrix aspergillum</i> Gray	195-212	<i>Scinaia</i> Bivona	246
<i>Marginisporum</i> (Yendo) Johansen	266	<i>Schmitziella</i> Svedelius	155-243
<i>Mastophora</i> Decaisne	176-197	<i>Schmitziella endophloea</i> Bornet et Batters	243
<i>Mastophora macrocarpa</i> Montagne	197	<i>Serraticardia</i> (Yendo) Johansen	266
<i>Melobesia</i> Lamouroux	176-177	<i>Sporolithon</i> Heydrich	217
<i>Melobesia membranacea</i> (Esper) Lamouroux	177	<i>Sporolithon erythraeum</i> (Rothpletz) Kylin	217
<i>Melobesia orbiculata</i> Lamouroux	177	<i>Sporolithon howei</i> (Lemoine) nov. comb.	218
<i>Melobesia van heurckii</i> (Heydrich) Cabioch	179	<i>Sporolithon mediterraneum</i> Heydrich	217
<i>Melobesia verrucata</i> Lamouroux	177	<i>Tenarea</i> Bory	208
<i>Mesophyllum</i> Lemoine	160-223	<i>Tenarea undulosa</i> Bory	209
<i>Mesophyllum lichenoides</i> (Ellis) Lemoine	223	<i>Yamadaea</i> Segawa	236
<i>Metagoniolithon</i> Weber-van Bosse	233	<i>Zostera</i> Linné	240
<i>Metagoniolithon charoides</i> (Lamouroux) Weber-van Bosse	233	<i>Zostera marina</i> Linné	240

Summary

The present work is the second part of a study on the formation of the thallus in the Corallinaceae. It is more particularly devoted to morphogenesis and its systematic and phylogenetic consequences.

The initial stages of the development of the spores and the formation of the juvenile thallus are described in the first chapter. The early stages are the same as those in the development of all spores of the Florideae and are, from the outset, devoid of a cell wall. Development begins soon after the spore has been released and immediately after the formation of a cellulosic-pectin cell wall. Calcification occurs later, after segmentation has taken place, when the young germling begins to grow and its size increases. Two types of development have been distinguished:

— The *Naccaria* type is present in some parasitic, endophytic or semi-endophytic Corallinaceae. The spore, in general, does not settle and either does not undergo cleavage or, at most, partitions irregularly. It gives rise to a creeping filamentous protonema, which insinuates itself between the cells of a host alga, belonging to the Corallinaceae or not. In the simplest cases, the protonema becomes directly fertile. In the most complex case of the semi-endophytic Corallinaceae, represented by the *Amphiroa*, the protonemal filaments are calcified and in the host's tissues give rise to a multiaxial structure, which progresses outwards and produces a basal crust on which the fertile erect shoots will appear.

— The *Dumontia* type is the most frequent and characterizes the development of all the free-living Corallinaceae, neither endophytic nor parasitic. The first stages of segmentation are the same in all the species that have been studied and occur without any increase in the size of the spore. The first two partitions perpendicular to each other and to the substrate, produce four primordial cells, joined by three pit-connections. Each of these cells acts as an ephemeral, independently operating initial cell, dividing synchronously, without auxesis. The total result is, at first, a monostromatic lamina, the primordial lamina. Later the primordial lamina is transformed, by cell divisions parallel to the substrate into a germinative mass which calcifies, and whose basal marginal cells become the initial cells of the creeping filamentous cell rows of the juvenile thallus. Several modes of development may be distinguished in the *Dumontia* type.

a) The *Lithothamnium* mode, present in the genera *Lithothamnium*, *Mesophyllum*, *Corallina* and *Jania*, is characterized by a germinative mass, made of a great number of cells, disposed without any particular order, and with several strata of marginal initial cells appearing early.

b) The *Neogoniolithon* mode is characterized by a germinative mass built of irregularly disposed cells and often provided with hair-cells. It gives rise to several strata of marginal initial cells. The development of *Fosliella*, although much simpler, seems to be derived from the *Neogoniolithon* mode.

c) The *Lithophyllum* mode, common to the genera *Pseudolithophyllum*, *Lithophyllum*, *Dermatolithon* and, perhaps, *Goniolithon*, is characterized by a germinative mass which undergoes simple and regular cleavage and by the appearance at first of a single stratum of marginal initial cells. The juvenile thallus has a monostromatic hypothallus and may last for a more or less long time and become fertile under that form (*Pseudolithophyllum*, *Dermatolithon*), or acquire a more complex structure through a metamorphosis (*Lithophyllum*, *Goniolithon*).

The second chapter is devoted to the mode of formation of the adult structures and to their growth.

After a review of the earlier ideas relative to the structure of the encrusting Florideae, the definitions of the initial cells and meristems are given in the particular case of the Corallinaceae. The meristems may be terminal or intercalary, The ramification of the cellular rows in the radial planes may be sub-apical with lateral budding, or apical and pseudodichotomous; evolution seems to have been directed towards a progressive apicalisation of the phenomenon.

The structures of the Corallinaceae known at present time can be classified in three categories. Each of them is distributed in several different parallel evolutionary lines, of which it represents homologous stages.

1. — The simple structures with persistent juvenile characters, have an unistratified hypothallus and, in general, a thin thallus. Their development belongs to the *Dumontia* type. Some of them are neotenic forms of more complexly structured genera. The whole grow by a marginal *terminal* hypothallous meristem. The origin, in the radial planes, of the definite growing perithallous is still sub-apical, with variations leading to an imperfect pseudodichotomy; in this connection, can be distinguished:

a) forms growing by a marginal meristem, with a typically sub-apical ramification in the radial planes. These belong to the genera *Melobesia*, *Fosliella* and *Pseudolithophyllum*. The case of *Pseudolithophyllum* is discussed in detail;

b) forms growing by a marginal meristem, the cells of which divide, in the radial planes, by a pseudodichotomy that still does not take part in the ramification, which remains sub-apical; this is what is called an imperfect pseudodichotomy. This type of meristem characterises the genera *Dermatolithon*, *Lithoporella*, *Mastophora* and *Metamastophora*.

2. — The lithophylloid structures, the simplest type of which is represented by the structure of the *Lithophyllum*, are characterized by their always intercalary marginal or apical meristems, the cells of which divide radially by a pseudodichotomy which is the origin of the ramification. This last is therefore apical and truly pseudodichotomous. The presence of secondary pit-connections is another important character of the lithophylloid structures. According to the kind of juvenile stages and to the modalities of structure regeneration, can be distinguished:

a) forms derived from *Pseudolithophyllum*, in which evolution has not advanced further than the branched stage. They belong to the genus *Lithophyllum*;

b) forms that develop first as a filamentous protonema, giving rise to an encrusting *Lithophyllum*-like stage, on which appear erect articulated shoots. These forms belong to the genus *Amphiroa*;

c) forms in which evolution had led from simple *Dermatolithon*-like structures to branched forms with a *Lithophyllum* aspect (*Goniolithon*), and further, to articulated erect forms (*Lithothrix*).

3. — The lithothamnoid structures, whose simplest type is represented by the structure of the encrusting *Lithothamnium*, are characterized by the presence of a pluristratified truly hypothallous meristem, always *terminal* and of lateral anastomoses in the form of cell-fusions only, except for the genus *Sporolithon*. Ramification in the radial planes is apical and pseudodichotomous. These structures have probably evolved from encrusting algae to erect forms, at first simply branched, and later with articulations. According to their degree of complexity, one can distinguish:

a) little evolved forms, at most branched. These are the genera *Sporolithon*, *Lithothamnium* and related forms;

b) moderately evolved forms, in which the encrusting and branched types are still predominant, although an articulated stage appears. These are the Neogoniolithae;

c) evolved forms, in which the encrusting stages are often reduced, whereas the erect articulated phase becomes predominant and is often accompanied by differentiation of the branchlets. Those are the articulated Corallineae.

After a short comparison between the ontogenetic as well as morphogenetic characters of the Corallinaceae and those of the other Florideae, the main aspects of their developmental biology are recalled.

The conclusion of the present work emphasizes the importance of ontogenetic and morphogenetic studies for a better knowledge and a better definition of the genera. The definition of morphogenetic types and the study of their relationships enable the formulation of phylogenetic speculation. The collation of these results leads to the development of a new and more natural classification of the Corallinaceae. Five sub-families are redefined on the basis of the marked diversification that has become evident, during evolution, in the types of conceptacles and in cytological differentiation. The combination of morphogenetic and ontogenetic characters makes easier the recognition of a certain number of tribes inside each of these sub-families.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit stellt den 2. Teil einer Studie zur Gestalt des Thallus bei Corallinaceen dar. Sie ist insbesondere der Morphogenese und den daraus folgenden systematischen und phylogenetischen Konsequenzen gewidmet.

Im 1. Kapitel sind die frühen Entwicklungsstadien der Sporen und die Bildung des jungen Thallus beschrieben. Die ersten Entwicklungsstufen verlaufen wie die aller Florideen-Sporen. Diese sind am Anfang immer nackt. Die Entwicklung beginnt schnell nach ihrer Entlassung mit dem Erscheinen einer Wand aus Zellulose und Pektin. Die Kalzifizierung setzt erst später ein, und zwar nach der Segmentierung, in dem Moment, in dem der junge Keimling sein Wachstum beginnt und an Volumen zunimmt. Zwei Entwicklungsmodi wurden unterschieden :

1. — Der Typus « *Naccaria* » kommt bei bestimmten parasitischen, endophytischen oder semi-endophytischen Corallinaceen vor. Im allgemeinen setzt sich die Spore nicht fest, bildet keine regelmäßigen Segmente aus, oder macht einfach eine bestimmte Anzahl von unregelmäßigen Teilungen durch. Es entsteht eine Menge von kriechenden Protonema-Fäden, die mit einer terminalen Initialzelle wachsen und zwischen die Zellen einer Wirtsalge, Corallinacee oder nicht, eindringen.

In den einfachsten Fällen wird dieses Protonemastadium direkt in dieser Form fertil.

In dem komplexeren Fall der semi-endophytischen Corallinaceen, vertreten durch *Amphiroa*, entwickeln die verkalkten Protonema-Fäden im Innern des Wirtsgewebes eine multiaxiale Struktur. Diese schiebt sich nach außen hin vor und bildet dort eine basale Kruste, auf der sich aufrechte Sprosse entwickeln.

2. — Der Typus «*Dumontia*» ist am weitesten verbreitet und charakterisiert die Entwicklung aller freien, nicht endophytischen oder parasitischen Corallinaceen. Die ersten Segmentierungsschritte, die allen untersuchten Arten gemein sind, erfolgen ohne Vergrößerung des Volumens der Spore. Die beiden ersten Teilungen, die senkrecht zueinander und senkrecht zum Substrat erfolgen, bilden 4 Primordialzellen, die durch 3 primäre Tüpfeln verbunden sind. Jede dieser Zellen verhält sich kurzfristig wie eine Initialie mit unabhängigem Wachstum, deren Teilung aber nicht mit einer Volumenzunahme verbunden ist. Die Segmentierung erfolgt im allgemeinen synchron in den 4 Quadranten. Zunächst bildet sich ein monostromatisches Lager, die sogenannte Primordialplatte. In der Folge teilt sich die Primordialplatte periklin, parallel zum Substrat, und jede ihrer Zellen bildet eine aufrechte Zellreihe. Das Ganze wandelt sich um in einen Keimling, der verkalkt. Seine basalen und marginalen Zellen bilden dann eine erste Schicht von Initialen aus, die —in der Ebene des Substrats— kriechende hypothallische Zellfäden des juvenilen Thallus entwickeln.

In diesem *Dumontia*-Typus sind mehrere Entwicklungsmodi zu unterscheiden:

a) Der Modus *Lithothamnium* kommt bei den Gattungen *Lithothamnium*, *Mesophyllum*, *Corallina* und *Jania* vor. Charakteristisch ist ein Keimling mit einer großen Anzahl von unregelmäßig angeordneten Zellen und dem frühen Auftreten mehrerer Schichten marginaler Initialen.

b) Für den Modus *Neogoniolithon* ist ein Keimling mit regelmäßig angeordneten Zellen charakteristisch, die häufig mit Trichozysten versehen sind, und ebenfalls das frühe Auftreten mehrerer Schichten marginaler Initialen. Die Entwicklung von *Fosliella* scheint, obgleich sie wesentlich einfacher verläuft, von diesem Typ abgeleitet zu sein.

c) Der Modus *Lithophyllum* kommt vor bei den Gattungen *Pseudolithophyllum*, *Lithophyllum*, *Dermatolithon* und vielleicht bei *Goniolithon*. Charakteristisch ist ein einfacher, regelmäßig geteilter Keimling und zu Beginn das Auftreten einer einzigen Schicht marginaler Initialzellen. Der juvenile Thallus mit monostromatischem Hypothallus kann mehr oder weniger lange Zeit überdauern und in dieser Form fertil werden (*Pseudolithophyllum*, *Dermatolithon*) oder metamorphosieren und eine komplexere Struktur erreichen (*Lithophyllum*, *Goniolithon*).

Im 2. Kapitel wird die Entwicklung und die Funktion adulter Strukturen besprochen.

Zunächst werden die klassischen Begriffe rekapituliert, die sich auf die Struktur der Krusten-Florideen beziehen. Danach werden die Begriffe der Initialen und Meristeme für den speziellen Fall der Corallinaceen definiert. Die Meristeme können terminal oder interkalär sein. Die Zellreihen können sich in den radiären Ebenen subapikal verzweigen, d. h. durch laterale Knospung, oder apikal und pseudodichotom. Im Laufe der Evolution scheint sich die Verzweigungsbildung progressiv zur Spitze hin verlagert zu haben.

Die derzeitig bekannten Strukturen der Corallinaceen kann man in drei Gruppen einteilen, die homologe Stadien paralleler, aber unterschiedlicher evolutiver Richtungen darstellen.

1. — Die einfachen Strukturen, die immer juvenile Züge aufweisen, haben im allgemeinen einen dünnen Thallus und einen monostromatischen Hypothallus. Sie entwickeln sich nach dem *Dumontia*-Typus. Einige sind neotene Formen von Gattungen mit komplizierterer Struktur. Alle wachsen mit einem marginalen, terminalen Meristem. In den radiären Ebenen treten subapikale Verzweigungen mit begrenztem Wachstum auf. Man unterscheidet:

a) Formen mit einem marginalen Meristem und typischer Verzweigung in den radiären Ebenen. Dazu gehören die Gattungen *Melobesia*, *Fosliella* und *Pseudolithophyllum*. *Pseudolithophyllum* wird eingehend untersucht.

b) Formen mit einem marginalen Meristem, dessen Zellen teilen sich in den radiären Ebenen durch eine Pseudodichotomie, die nicht die Ursache der Zellfädenverzweigung darstellt. Diese bleibt subapikal. Dieses wird unvollständige pseudodichotome Verzweigung genannt. Hierin gehören die Gattungen *Dermatolithon*, *Lithoporella*, *Mastophora* und *Metamastophora*.

2. — Für *Lithophyllum*-ähnliche Strukturen, deren einfachster Vertreter *Lithophyllum* ist, sind marginale oder apikale, aber immer interkalare Meristeme charakteristisch. Die Zellen dieser Meristeme teilen sich dagegen in den radiären Ebenen durch eine Pseudodichotomie welche die Ursache der Zellfädenverzweigung ist. Daher ist diese tatsächlich pseudodichotom. Nach der Art der juvenilen Stadien und der der Regeneration der adulten Strukturen unterscheidet man :

a) Formen, die von *Pseudolithophyllum* abstammen, und deren progressive

Evolution nicht über das aufrecht verzweigte Stadium hinausgegangen ist. Dieses trifft für *Lithophyllum* zu.

b) Formen, die ein fädiges Protonema-Stadium haben, außerdem eine Kruste vom *Lithophyllum*-Typ bilden, auf der aufrechte, gegliederte Spross auftreten. Vertreter ist die Gattung *Amphiroa*.

c) Formen, die sich von einfachen Strukturen vom *Dermatolithon*-Typ zunächst zu verzweigten Formen entwickelt haben, die scheinbar der Struktur von *Lithophyllum* (*Goniolithon*) angehören, schließlich zu gegliederten aufrechten Formen (*Lithothrix*).

3. — Für die *Lithothamnium*-ähnlichen Strukturen, deren einfachsten Typ die Krusten bildenden *Lithothamnium*-Arten darstellen, ist das Auftreten eines echten hypothallischen, mehrschichtigen, immer terminalen Meristems charakteristisch und, mit Ausnahme der Gattung *Sporolithon*, die ausschließlich durch Fusion entstehenden lateralen Anastomosen. Die Verzweigung in den radiären Ebenen ist apikal und pseudodichotom. Diese Strukturen dürfen sich fortschreitend von Krustenalgen aus zu aufrechten, zunächst einfach verzweigten und schließlich gegliederten Formen entwickelt haben. Nach dem Grad ihrer Komplexität unterscheidet man :

a) wenig entwickelte Formen, die das verzweigte Stadium nicht überschreiten. Dieses sind *Sporolithon*, *Lithothamnium* und benachbarte Gattungen.

b) teilentwickelte Formen, bei denen Krusten- und verzweigte Stadien noch am meisten vertreten sind, obgleich gegliederte bereits vorhanden sind. Dieses sind die Neogoniolitheen.

c) entwickelte Formen, bei denen die Krusten-Stadien häufig reduziert sind, während die aufrechte, gegliederte Phase vorherrscht, Manchmal ist sie von einer Differenzierung der Äste begleitet. Das sind die gegliederten *Corallineen*.

Nach einem kurzen Vergleich des ontogenetischen und morphogenetischen Charakters der Corallinaceen mit dem der übrigen Florideen werden die grund-sätzlichen Aspekte ihrer Entwicklungsgeschichte zusammengefasst.

Das Ergebnis dieser Arbeit verdeutlicht die Wichtigkeit ontogenetischer und morphogenetischer Studien zur besseren Kenntnis und zur treffenderen Definition der Gattungen. Die Definition morphogenetischer Typen und das Stadium ihrer Verwandtschaftsverhältnisse erlauben phylogenetische Schlussfolgerungen. Die Synthese dieser Resultate führt zur Aufstellung einer neuen natürlicheren Klassifikation der Corallinaceen. Ausgehend von der großen Kluft, die sich im Laufe der Evolution in der Ausbildung der Konzeptakel und in der cytologischen Differenzierung entwickelt hat, sind 5 Unterfamilien definiert worden. Die Verbindung morphogenetischer und ontogenetischer Faktoren erlaubt innerhalb jeder dieser Unterfamilien, eine bestimmte Anzahl von Gruppen zu unterscheiden.

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., 1966 a. — The genus *Pseudolithophyllum* (Corallinaceae) in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia*, 27, pp. 479-497.

ADEY, W.H., 1966 b. — The genera *Lithothamnium*, *Leptophyllum* (nov. gen.) and *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia*, 28, pp. 321-370.

ADEY, W.H., 1966 c. — Distribution of saxicolous crustose Corallines in the north-western North Atlantic. *J. Phyc.*, 2, pp. 49-54.

ADEY, W.H., 1968. — The distribution of crustose Corallines on the Icelandic coast. *Scient. Island.*, Anniversary Vol. 1968, pp. 16-25.

ADEY, W.H., 1969. — Investigations on the crustose Corallines of the North Atlantic Ocean. *Nat. Geogr. Soc. Res. Rep.*, 1964 Proj., pp. 1-4.

ADEY, W.H., 1970 a. — Some relationships between crustose Corallines and their substrate. *Scient. Island.*, 2, pp. 21-25.

ADEY, W.H., 1970 b. — The effects of light and temperatures on growth rates in boreal-subarctic crustose Corallines. *J. Phyc.*, 6, pp. 269-276.

ADEY, W.H., 1970 c. — The crustose Corallines of the northwestern North Atlantic, including *Lithothamnium lemoineae* n. sp. *J. Phyc.*, 3, pp. 225-229.

ADEY, W.H., 1970 d. — A revision of the Foslie crustose Coralline herbarium. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1970 (1), pp. 1-46.

ADEY, W.H., 1971. — Investigations on the crustose Corallines of the northeastern North Atlantic. *Nat. Geogr. Soc. Res. Rep.*, 1965 Proj., pp. 1-9.

ADEY, W.H. et MC KIBBIN, D.L., 1970. — Studies on the maerl species *Phymatholithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium coralloides* Crouan in the Ria de Vigo. *Bot. Mar.*, 13, pp. 100-106.

ADEY, W.H. et SPERAPANI, C.P., 1971. — The biology of *Kvaleya epilaevae*, a new parasitic genus and species of Corallinaceae. *Phycologia*, 10, pp. 29-42.

ARESCHOU, J.E., 1852. — Ordo XII. Corallineae. In : Agardh, J., *Species, genera et ordines algarum. (Lund) Leipzig*, 2 (2), pp. 506-576.

BALAKRISHNAN, M.S., 1947. — The morphology and cytology of *Melobesia farinosa* Lamour. *Journ. Indian Bot. Soc.*, pp. 305-319.

BATTERS, E.A.L., 1892. — On *Schmitziella*, a new genus of endophytic Algae, belonging to the order Corallinaceae. *Ann. Bot.*, 6, pp. 185-194.

BAUCH, R., 1937. — Die Entwicklung der Bisporen der Corallinaceen. *Planta*, 26, pp. 365-390.

BOILLOT, A., 1961. — Recherches sur le mode de développement des spores et la formation de la fronde adulte chez les Champiacées (Rhodophycées, Rhody-méniales). *Rev. Gén. Bot.*, 68, pp. 686-719.

BOILLOT, A., 1963. — Recherches sur le mode de développement des spores du genre *Gelidium* (Rhodophycées, Gélidiales). *Rev. Gén. Bot.*, 70, pp. 130-137.

BOILLOT, A., 1965. — Sur l'alternance de générations hétéromorphes d'une Rhodophycée, *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützing (Gigartinales, Furcellariacées). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 261, pp. 4191-4193.

BOILLOT, A., 1969. — Sur le développement des tétraspores et l'édification du gamétophyte chez *Scinaia furcellata* (Turner) Bivona, Rhodophycées (Némalionales). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 268, D, pp. 272-275.

BORY de SAINT-VINCENT, J.B., 1832. — Notice sur les polypiers de la Grèce. *Exp. Scient. de Morée*, 3, 1^{re} partie. *Zoologie*, pp. 204-209.

BOURRELLY, P., 1970. — Les Algues d'eau douce. Initiation à la systématique. T. III : Les Algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Péridiniens et Cryptomonadines. *Paris*, 512 pp.

BRESSAN, G., 1970. — *Litholepis mediterranea* Foslie observée à Ustica (Sicile). *Atti Ist. Veneto Sc. Lett. Arti*, 128, pp. 265-276.

CABIOCH, J., 1964. — Etude des fonds de maerl de la baie de Morlaix. *Thèse 3^e cycle, Paris*.

CABIOCH, J., 1966 a. — Sur le mode de développement des spores chez les Corallinacées. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 262, D, pp. 2025-2028.

CABIOCH, J., 1966 b. — Contribution à l'étude morphologique anatomique et systématique de deux Mélobésées : *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug et *Lithothamnium coralloides* Crouan. *Bot. Mar.*, 9, pp. 33-53.

CABIOCH, J., 1966 c. — Sur le mode de formation du thalle articulé chez quelques Corallinées. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263, D, pp. 339-342.

CABIOCH, J., 1968 a. — Quelques particularités anatomiques du *Lithophyllum fasciculatum* (Lamarck) Foslie. *Bull. Soc. Bot. France*, 115, pp. 173-186.

CABIOCH, J., 1968 b. — Sur le mode de formation des trichocytes chez le *Neogoniolithon notarisii* (Dufour) Setchell et Mason. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 266, D, pp. 333-336.

CABIOCH, J., 1969 a. — Persistance de stades juvéniles et possibilité d'une néoténie chez le *Lithophyllum incrustans* Philippi. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 268, D, pp. 497-500.

CABIOCH, J., 1969 b. — Les fonds de maerl de la baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cah. Biol. Mar.*, 10, pp. 139-161.

CABIOCH, J., 1969 c. — Sur le mode de développement de quelques *Amphiroa* (Rhodophycées, Corallinacées). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 269, D, pp. 2338-2340.

CABIOCH, J., 1969 d. — Sur quelques problèmes de la morphogenèse des Corallinacées. *Bull. Soc. Bot. France*, 115, pp. 110-119.

CABIOCH, J., 1970 a. — L'origine des mégacytes chez les *Porolithon* (Corallinacées, Rhodophycées). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 270, D, pp. 474-476.

CABIOCH, J., 1970 b. — Application des caractères morphogénétiques à la systématique des Corallinacées : le genre *Goniolithon*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 270, D, pp. 1447-1450.

CABIOCH, J., 1970 c. — 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., 1970 d. — Le maerl des côtes de Bretagne et le problème de sa survie. *Penn ar Bed*, 7, pp. 421-429.

CABIOCH, J., 1971 a. — Essai d'une nouvelle classification des Corallinacées actuelles. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272, D, pp. 1616-1619.

CABIOCH, J., 1971 b. — Etude sur les Corallinacées. I. Caractères généraux de la cytologie. *Cah. Biol. Mar.*, 12, pp. 121-186.

CHADEFAUD, M., 1952. — La leçon des Algues (Comment elles ont évolué ; comment leur évolution peut éclairer celle des Plantes supérieures). *Ann. Biol.*, 28 (5-6), pp. 9-25.

CHADEFAUD, M., 1960. — Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In : Chadefaud et Emberger, *Traité de Botanique systématique*, pp. 1-1018. Paris.

CHADEFAUD, M., 1963. — Sur les organes reproducteurs et l'évolution des Rhodophycées : une hypothèse. *Rev. Alg.*, N.S., 6, pp. 255-269.

CHADEFAUD, M., 1968. — La morphologie des Végétaux inférieurs : données fondamentales et problèmes. *Soc. Bot. France, Mém.*, 115, pp. 5-41.

CHAMPAGNAT, P., 1969. — Croissance, morphogenèse et développement. In : Champaagnat, P., Ozenda, P. et Baillaud, L., *Biologie végétale. III. Croissance, morphogenèse, reproduction*, pp. 2-265. Paris.

CHEMIN, E., 1937. — Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. Gén. Bot.*, 49, pp. 205-369.

CHIHARA, M., 1969. — Recent studies on the systematics of Coralline Algae. *Bull. Jap. Soc. Phyc.*, 17, pp. 113-121.

COUTE, A., 1971. — Sur le cycle morphologique du *Liagora tetrasporifera*, comparé à celui du *Liagora distenta* (Rhodophycées, Némalionales, *Helminthocladiales*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 273, D, pp. 626-629.

CROUAN, P.L. et H.M., 1859. — Notice sur le genre *Hapalidium*. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 12, pp. 284-287.

CROUAN, P.L. et H.M., 1867. — Florule du Finistère. Brest.

DAWSON, E.Y., 1952. — Marine Red Algae of Pacific Mexico. Part I : Bangiales to Corallinaceae subf. Corallinoideae *Allan Hancock Pacif. Exped.*, 17, pp. 1-238.

DAWSON, E.Y., 1955. — A preliminary working key to the living species of *Dermatolithon*. In : *Essays in the Natural Sciences in honor of Captain Allan Hancock*, pp. 271-277. Univ. South. Calif. Press.

DAWSON, E.Y., 1960 a. — New Records of Marine Algae from Pacific Mexico and Central America. *Pacif. Nat.*, 1, pp. 31-52.

DAWSON, E.Y., 1960 b. — Marine Red Algae of Pacific Mexico. Part. 3. Cryptonemiales Corallinaceae subf. Melobesioideae. *Pacif. Nat.*, 2, pp. 1-125.

DAWSON, E.Y., 1963. — New records of marine Algae from the Galapagos Islands. *Pacific Nat.*, 4, pp. 1-23.

DAWSON, E.Y. et STEELE, R.L., 1964. — An Eastern Pacific member of *Yamadaia* (Corallinaceae) from the San Juan Islands, Washington. *Nova Hedwigia*, 8, pp. 1-4.

DECAISNE, J., 1842. — Essai sur une classification des polypiers calcifères. Mémoire sur les Corallines. *Thèse, Paris*.

DENIZOT, M., 1968. — Les Algues Floridées encroûtantes (à l'exclusion des Corallinacées). *Thèse, Paris*, 310 p.

DESIKACHARI, T.V. and GANESAN, E.K., 1966. — Notes on Indian red Algae. IV. *Hydrolichen reinboldii* (Weber van Bosse et Foslie) Foslie and *Hydrolichen iygarii* sp. nov. *Phykos*, 5, pp. 83-90.

EDELSTEIN, T., 1970. — The life history of *Gloiosiphonia capillaris* (Hudson) Carmichael. *Phycologia*, 9, pp. 55-59.

ESPER, E.J.C., 1791. — Les Coraux, Madrépores et autres productions marines. I. 594 pl.

FELDMANN, J., 1938. — Sur le développement des tétraspores du *Caulacanthus ustulatus* (Mertens) Kützing (Rhodophyceae). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord.*, 29, pp. 298-303.

FELDMANN, J., 1952. — Les cycles de reproduction des Algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Rev. Cytol. Biol. Végét.*, 13, pp. 1-49.

FELDMANN, J., 1958. — Remarques sur la systématique actuelle des Algues. *Uppsala Univ. Arsskr.*, 6, pp. 59-64.

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., 1958. — Recherches sur quelques Floridées parasites. *Rev. Gén. Bot.*, 65, pp. 49-124.

FOSLIE, M., 1894. — The Norwegian forms of *Lithothamnion*. D. *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift*, 1894 (2), pp. 1-203.

FOSLIE, M., 1897. — On some Lithothamnia. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1897 (1), pp. 1-20.

FOSLIE, M., 1898 a. — Systematical survey of the *Lithothamnia*. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrifter*, 1898 (2), pp. 1-7.

FOSLIE, M., 1898 b. — Some new or critical *Lithothamnia*. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1898 (6), pp. 1-19.

FOSLIE, M., 1898 c. — List of species of the *Lithothamnia*. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1898 (3), pp. 1-11.

FOSLIE, M., 1899 a. — New or critical calcareous Algae. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1899 (5), pp. 1-34.

FOSLIE, M., 1899 b. — Remarks on Melobesiae in herbarium Crouan. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1899 (7), pp. 1-16.

FOSLIE, M., 1900. — Revised systematical survey of the Melobesiae. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1900 (5), pp. 1-22.

FOSLIE, M., 1902. — Den botaniske samling. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1902 (7), pp. 23-25.

FOSLIE, M., 1904 a. — Algologiske notiser. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1904 (2), pp. 1-9.

FOSLIE, M., 1904 b. — Die Lithothamnien des Adriatischen Meeres und Marokkos. *Wiss. Meeresunters. Helgoland*, N.F., 7, pp. 1-38.

FOSLIE, M., 1904 c. — Lithothamnioneae, Melobesiae, Mastophorae. In : Weber-van Bosse et Foslie, The Corallinaceae of the Siboga-Expedition. *Siboga-Exp.*, 61, pp. 10-77.

FOSLIE, M., 1905 a. — Remarks on northern *Lithothamnia*. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1905 (3), pp. 1-138.

FOSLIE, M., 1905 b. — New Lithothamnia and systematical remarks. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1905 (5), pp. 1-9.

FOSLIE, M., 1906. — Algologiske notiser. II. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1906 (2), pp. 1-28.

FOSLIE, M., 1908 a. — *Pliostroma*, a new subgenus of *Melobesia*. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1908 (11), pp. 3-7.

FOSLIE, M., 1908 b. — Algologiske notiser. V. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1908 (7), pp. 1-20.

FOSLIE, M., 1909. — Algologiske notiser. VI. *D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 1909 (3), pp. 1-63.

FOSLIE, M., 1929. — Contributions to a monograph of the Lithothamnia. *Trondhjem*.

FUNK, G., 1927. — Die Algenvegetation des Golfs von Neapel, nach neueren ökologischen Untersuchungen. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 7 suppl., pp. 3-507.

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. Semin. Sea Salt 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. Océanogr. Univ. Oriente*, 7, pp. 65-97.

GANESAN, E.K. et DESIKACHARY, T.V., 1970. — Studies on the morphology and reproduction of the articulated Corallines. V. *Lithothrix* Gray. *Phykos*, 9, pp. 41-51.

GRAY, J.E., 1867. — *Lithothrix*, a new genus of Corallinae. *J. Bot.*, 5, p. 33.

HAMEL, G. et LEMOINE, M^{me} P., 1953. — Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 7^e sér., 1, pp. 15-136.

HARIOT, P., 1895. — Le genre *Tenarea* Bory. *J. Bot.*, 9, pp. 113-115.

HAUCK, F., 1885. — Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs. *Leipzig*, 575 p.

HEURCK, H. van, 1908. — Prodrome de la Flore des Algues marines des Iles Anglo-Normandes et des côtes nord-ouest de la France. *Jersey*, 120 p.

HEYDRICH, F., 1897 a. — Corallinaceae, insbesondere Melobesiae. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 15, pp. 34-70.

HEYDRICH, F., 1897 b. — Melobesiae. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 15, pp. 403-420.

HEYDRICH, F., 1899. — Einige neue Melobesien des Mittelmeeres. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 17, pp. 221-227.

HEYDRICH, F., 1909 a. — Über *Sphaeranthera lichenoides* (Ell. et Sol.) Heydr. mscr. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 27, pp. 222-230.

HEYDRICH, F., 1909 b. — Sporenbildung bei *Sphaeranthera lichenoides* (Ell. et Sol.) Heydr. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 27, pp. 234-238.

HEYDRICH, F., 1911. — Die Lithothamnien von Roscoff. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 27, pp. 26-33.

HOEK, C. van den et CORTEL-BREEMAN, A.M., 1970. — Life-history studies on Rhodophyceae. III. *Scinaia complanata* (Collins) Cotton. *Acta Bot. Neerl.*, 19, pp. 457-467.

HOLLENBERG, G.J., 1940. — New marine Algae from southern California. *Amer. J. Bot.*, 27, pp. 868-877.

HOWE, M.A., 1918. — On some fossil and recent Lithothamnieae of the Panama Canal zone. *Smiths. Inst. U.S. Nat. Mus., Bull.* 103, pp. 1-13.

HOWE, M.A., 1920. — Algae. In : Britton et Millspaugh, The Bahama Flora. *New York*, pp. 553-626.

HUVÉ, H., 1956. — Contribution à l'étude des fonds à *Lithothamnium solutum* (?) Foslie de la région de Marseille. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 18, pp. 105-134.

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, Ecologie et Distribution d'une Mélobésie méditerranéenne : *Lithophyllum papillosum* (Zanardini) comb. nov. non *Lithophyllum (Dermatolithon) papillosum* (Zanard.) Foslie. *Bot. Mar.*, 4, pp. 219-240.

HUVÉ, P., 1954. — Etude expérimentale de la réinstallation d'un trottoir à *Tenarea* en Méditerranée occidentale. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 239, pp. 323-325.

HUVÉ, P., 1956. — Sur la réinstallation d'un « trottoir à *Tenarea* » en Méditerranée occidentale. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 243, pp. 2157-2158.

INOH, S., 1947. — Développement d'Algues.

JACQUOTTE, R., 1962. — Etude des fonds de maërl de Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 26, pp. 141-235.

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*. *J. Phycol.*, 4, pp. 319-328.

JOHANSEN, H.W., 1969 a. — Morphology and systematics of coralline Algae with special reference to *Calliarthron*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 49, pp. 1-78.

JOHANSEN, H.W., 1969 b. — Patterns of genicular development in *Amphiroa* (Corallinaceae). *J. Phycol.*, 5, pp. 118-123.

JOHANSEN, H.W., 1970. — The diagnostic value of reproductive organs in some genera of articulated Coralline red Algae. *Brit. Phycol. Bull.*, 5, pp. 79-86.

JOHANSEN, H.W. et AUSTIN, L.F., 1970. — Growth rates in the articulated Coralline *Calliarthron* (Rhodophyta). *Canad. J. Bot.*, 48, pp. 125-132.

JOHNSON, J.H., 1956. — Ancestry of the Coralline Algae. *J. Paleont.*, 30, pp. 563-567.

JOHNSON, J.H., 1961. — Limestone-building Algae and algal limestones. *Colorado School of Mines*, 297 p.

JOHNSON, J.H., 1962. — The algal genus *Lithothamnium* and its fossil representatives. *Quart. Colorado School Mines*, 57, pp. 1-111.

JOHNSON, H., 1963. — The algal genus *Archaeolithothamnium* and its fossil representatives. *Journ. Paleont.*, 37, pp. 175-211.

JOHNSON, J.H. et ADEY, W.H., 1965. — Studies of *Lithophyllum* and related algal genera. *Quart. Colorado School Mines*, 60, pp. 1-105.

KILLIAN, C., 1914. — Über die Entwicklung einiger Florideen. *Zeitschr. Bot.*, 6, pp. 209-278.

KYLIN, H., 1917. — Über die Keimung der Florideensporen. *Ark. Bot.*, 25 p.

KYLIN, H., 1928. — Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F., 24, pp. 1-127.

KYLIN, H., 1956. — Die Gattungen der Rhodophyceen. *Lund*, 673 p.

LABOREL, J., 1961. — Le concrétionnement algal « coralligène » et son importance géomorphologique en Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 23, pp. 37-60.

LAMOURoux, J.V., 1812. — Extrait d'un mémoire sur la classification des polypiers coralligènes non entièrement pierreux. *Nouv. Bull. Sc. Soc. Philomat.*, 3, pp. 183-188.

LAMOURoux, J.V., 1816. — Histoire des polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés Zoophytes. *Nouv. Bull. Sc. Soc. Philomat.*, 3, pp. 235-316.

LAUBIER, L., 1966. — Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Ann. Inst. Océanogr. Paris, N.S.*, 43, pp. 137-316.

LEMOINE, Mme P., 1909 a. — Sur la distinction anatomique des genres *Lithothamnion* et *Lithophyllum*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 148, pp. 435-438.

LEMOINE, Mme P., 1909 b. — Répartition du *Lithothamnium calcareum* (maërl) et de ses variétés dans la région de Concarneau. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 15, pp. 552-555.

LEMOINE, Mme P., 1910 a. — Essai de classification des Mélobésiées basée sur la structure anatomique. *Bull. Soc. Bot. France*, 57, pp. 323-331 ; 367-372.

LEMOINE, Mme P., 1910 b. — Répartition et mode de vie du maërl (*Lithothamnium calcareum*) aux environs de Concarneau (Finistère). *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 1, pp. 1-28.

LEMOINE, Mme P., 1911 a. — Structure anatomique des Mélobésiées. Application à la Classification. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 2, pp. 1-215.

LEMOINE, Mme P., 1911 b. — Le rôle des Algues dans la formation des dépôts calcaires. *Rev. Gén. Sc. Pures Appl.*, 22, pp. 645-650.

LEMOINE, Mme P., 1912. — Sur les caractères généraux des genres de Mélobésiées arctiques et antarctiques. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 154, pp. 781-784.

LEMOINE, Mme P., 1913 a. — Quelques expériences sur la croissance des Algues marines à Roscoff (Note préliminaire). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 277, pp. 1-19.

LEMOINE, Mme P., 1913 b. — Mélobésiées. Révision des Mélobésiées antarctiques. *Deux. Expéd. Antarct. Fr., Sc. Nat. : Doc. Sc.*, 64 p.

LEMOINE, Mme P., 1928 a. — Sur la présence de *Lithophyllum orbiculatum* Fosl. dans la Manche et son attribution au genre *Pseudolithophyllum*. *Rev. Alg.*, 4, pp. 1-6.

LEMOINE, Mme P., 1928 b. — Un nouveau genre de Mélobésiées : *Mesophyllum*. *Bull. Soc. Bot. France*, 75, pp. 251-254.

LEMOINE, Mme P., 1931. — Sur l'existence dans la Manche d'une Mélobésie méditerranéenne (*Lithophyllum* (?) *Notarisii* Duf. *Rev. Alg.*, 6, pp. 81-85.

LEMOINE, Mme P., 1940. — Les Algues calcaires de la zone néritique. In : Contribution à l'étude de la répartition actuelle et passée des organismes dans la zone néritique. *Soc. Biogéogr.*, 7, pp. 75-138.

LEMOINE, M. (Mme P.), 1961. — Remarques sur la reproduction sexuée des *Archaeolithothamnium*. *Bull. Soc. Phyc. Fr.*, 7, pp. 8-9.

LEMOINE, M. (Mme P.), 1965. — *Pseudolithophyllum expansum* (Philippi) Lemoine existe-t-il dans la Manche ? *Rev. Alg.*, 8, pp. 46-49.

LEMOINE, M. (Mme P.), 1968. — Les Algues Floridées calcaires du Crétacé du Sud de la France. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat.* (7), 10, pp. 127-240.

LEMOINE, M. (Mme P.), 1970. — Sur un processus d'endophytisme auto-spécifique dans une Algue calcaire (*Lithoporella*, Mélobésiées, Corallinacées). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 270, D, pp. 2645-2647.

LEMOINE, M. (Mme P.), 1971 a. — Remarques sur la reproduction des Algues calcaires fossiles Mélobésiées, la systématique et la phylogénie. *Rev. Alg.*, N.S., 10, pp. 152-161.

LEMOINE, M. (Mme P.), 1971 b. — Apparition de la structure monostromatique dans un thalle épais de *Dermatolithon* (Mélobésiées, Corallinacées). *Bull. Soc. Bot. France*, 117, pp. 70-83.

MAGNE, F., 1964. — Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées). *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 461-671.

MANZA, A.V., 1937 a. — New species of articulated Corallines from South Africa. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 23, pp. 568-572.

MANZA, A.V., 1937 b. — Some North Pacific species of articulated Corallines. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 23, pp. 561-567.

MANZA, A.V., 1937 c. — The genera of the articulated Corallines. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 23, pp. 44-48.

MANZA, A.V., 1940. — A revision of the genera of articulated Corallines. *Philip. J. Sc.*, 71, pp. 239-316.

MASAKI, T., 1968. — Studies on the Melobesioideae of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 16, pp. 1-80.

MASAKI, T. et TOKIDA, J., 1960 a. — Studies on the Melobesioideae of Japan. II. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 10, pp. 285-290.

MASAKI, T. et TOKIDA, J., 1960 b. — Studies on the Melobesioideae of Japan. III. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 11, pp. 37-42.

MASAKI, T. et TOKIDA, J., 1961 a. — Studies on the Melobesioideae of Japan. IV. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 11, pp. 188-189.

MASAKI, T. et TOKIDA, J., 1961 b. — Studies on the Melobesioideae of Japan. V. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 12, pp. 161-165.

MASAKI, T. et TOKIDA, J., 1963. — Studies on the Melobesioideae of Japan. VI. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 14, pp. 1-6.

MASON, L.R., 1953. — The crustaceous Coralline Algae of the Pacific coast of the United States, Canada, and Alaska. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 26, pp. 313-390.

MINDER, F., 1910. — Die Fruchtentwicklung von *Choreonema Thureti*. *Dissert. Freiburg*, 32 p.

NEWTON, L., 1931. — A handbook of the British Seaweeds. London, 478 p.

OLTMANN, F., 1904. — Morphologie und Biologie der Algen. Jena, 733 p.

PAPENFUSS, G.F., 1967. — Notes on algal nomenclature. V. Various Chlorophyceae and Rhodophyceae. *Phykos*, 5, pp. 95-105.

PHILIPPI, P., 1837. — Beweis dass die Nulliporen Pflanzen sind. *Arch. Naturgesch.*, 3, pp. 387-393.

PILGER, R., 1908. — Ein Beitrag zur Kenntnis der Corallinaceae. *Bot. Jahrb.*, 41, pp. 241-269.

RAINERI, R., 1920. — Corallinacee del Litorale Tripolitano. *Rend. R. Accad. Lincei*, Ser. 5, 29, pp. 282-288 ; 313-318 ; 356-357.

ROSANOFF, S., 1866. — Recherches anatomiques sur les Mélobésiées. *Mém. Soc. Imp. Sc. Nat. Math. Cherbourg*, 12, pp. 5-112.

ROSENVINGE, L.K., 1917. — The marine Algae of Denmark, part II, Rhodophyceae II. *D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrift.*, 7, pp. 155-283.

ROTHPLETZ, A., 1891. — Fossile Kalkalgen aus den Familien der Codiaceen und der Corallineen. *Zeitschr. Dtsch. Geol. Ges.*, 43, pp. 295-322.

ROTHPLETZ, A., 1893. — Ueber eine neue Pflanze (*Lithothamnium erythraeum* n. sp.) des Rothen Meeres. *Bot. Centralbl.*, 54, pp. 5-6.

SEGAWA, S., 1940 a. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. I. *Amphiroa rigida* Lamouroux. *J. Jap. Bot.*, 16, pp. 219-225.

SEGAWA, S., 1940 b. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. II. *Amphiroa misakiensis* Yendo. *J. Jap. Bot.*, 16, pp. 488-494.

SEGAWA, S., 1941 a. — Systematic anatomy of articulated Corallines. III. *Amphiroa aberrans* Yendo. *J. Jap. Bot.*, 17, pp. 164-174.

SEGAWA, S., 1941 b. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. IV. *Amphiroa crassissima* Yendo. *J. Jap. Bot.*, 17, pp. 226-233.

SEGAWA, S., 1941 c. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. V. *Amphiroa cretacea* (Postels et Ruprecht) Endlicher. *J. Jap. Bot.*, 17, pp. 348-355.

SEGAWA, S., 1941 d. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. VI. *Cheilosporum jungermannioides* (Ruprecht) Areschoug. *J. Jap. Bot.*, 17, pp. 450-456.

SEGAWA, S., 1941 e. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. VII. *Cheilosporum yessoense* Yendo. *J. Jap. Bot.*, 17, pp. 563-572.

SEGAWA, S., 1941 f. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. VIII. *Cheilosporum maximum* Yendo. *J. Jap. Bot.*, 17, pp. 647-653.

SEGAWA, S., 1942. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. IX. *Corallina* sp. *J. Jap. Bot.*, 18, pp. 573-580.

SEGAWA, S., 1946. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. X. *Jania radiata* Yendo. *Seibutsu*, 1, pp. 151-156.

SEGAWA, S., 1947. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. XI. *Lithothrix aspergillum* Gray. *Seibutsu*, 2, pp. 87-90.

SEGAWA, S., 1949. — Systematic anatomy of the articulated Corallines. XII. *Metagoniolithon*, *Arthrocidea* and *Duthiea*. *Seibutsu*, 4, pp. 52-57.

SEGAWA, S., 1955. — Systematic anatomy of the articulated Corallines (Supplementary Report). The structure and reproduction of *Yamadaia melobesioides* Segawa. *Bot. Mag.*, 68, pp. 241-247.

SEGAWA, S., 1959. — Studies on the Corallinaceous Algae in the warmer seas around Japan. *Rec. Oceanogr. Works Japan*, Spec. n° 3, pp. 221-223.

SEGONZAC, G., 1965. — Evolution de structures et particularités dans les tissus de reproduction asexuée d'*Archaeolithothamnium* éocènes. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (7), pp. 851-854.

SEGONZAC, G., 1967. — Nouvelle anomalie dans la reproduction asexuée du genre *Archaeolithothamnium* Rothpletz. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (7), 9, pp. 49-52.

SETCHELL, W.A., 1943. — *Mastophora* and the *Mastophoreae* : genus and subfamily of Corallinaceae. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 29, pp. 127-135.

SETCHELL, W.A. et MASON, L.R., 1943. — *Goniolithon* and *Neogoniolithon* : two genera of crustaceous Coralline Algae. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 29, pp. 87-91.

SOLMS-LAUBACH, H., 1881. — Die Corallinenalgen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres- Abschnitte. *Fauna u. Flora Golf. Neapel*, 4, pp. 1-64.

STOSCH, H.A. von, 1965. — The sporophyte of *Liagora farinosa* Lamour. *Brit. Phyc. Bull.*, 2, pp. 486-496.

STOSCH, H.A. von, 1969. — Observations on *Corallina*, *Jania* and other Red Algae in culture. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 6, pp. 389-399.

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., 1944. — Notes on *Schmitziella endophloea*. *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh.*, 14 (19), pp. 1-7.

SUNESON, S., 1945. — On the anatomy, cytology and reproduction of *Mastophora*. *Kgl. Fysiogr. Säls. Lund Förhndl.*, 15, pp. 251-264.

SUNESON, S., 1950 a. — The bispore problem in the Corallinaceae. *Proc. 7th Internat. Bot. Congr.*, Stockholm, 1950, pp. 835-836.

SUNESON, S., 1950 b. — The cytology of the bispore formation in two species of *Lithophyllum* (*L. littorale* and *L. corallinae*) and the significance of the bispores of the Corallinaceae. *Bot. Not.*, 1950, pp. 429-450.

SUNESON, S., 1958. — *Lithothamnion calcareum* vid svenska västkusten. *Bot. Not.*, 111, pp. 195-199.

SVEDELIUS, N., 1911. — Corallinaceae. In : Engler, A. et Prantl, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. Nachträge zum Teil I, Abt. 2, pp. 257-275. Leipzig.

THOMPSON, d'Arcy W., 1917. — On growth and form. Cambridge, 793 p.

THURET, G. et BONNET, E., 1878. — Etudes phycologiques. Paris, 105 p.

TOKIDA, J. et MASAKI, T., 1959. — Studies on the Melobesioideae of Japan. I. *Bull. Fac. Fish Hokkaido Univ.*, 10, pp. 83-86.

TOKIDA, J. et MASAKI, T., 1960. — On the occurrence in Japan of a crustaceous Coralline, *Polyporolithon*. *Bot. Mag.*, 73, p. 497.

WEBER-VAN BOSSE, A., 1904. — Corallinae verae of the Malay Archipelago. In : Weber-van Bosse et Foslie. The Corallinaceae of the Siboga-Expedition. *Siboga-Exp.*, 61, pp. 78-110.

WEBER-VAN BOSSE, A., 1932. — Algues. Rés. Sc. Voyages Indes Orient. Néerl., 6 (1).

WESTBROOK, M.A., 1928. — Contributions to the cytology of tetrasporic plants of *Rhodymenia palmata* (L.) Grev., and some other Florideae. *Ann. Bot.*, 17, pp. 149-172.

YAMADA, Y., 1957. — Sur la culture de quelques Algues sur les fonds de sable ou de vase au Japon. *Colloques Internat. C.N.R.S.*, 81, pp. 251-262.

YAMANOUCHI, S., 1921. — The life-history of *Corallina officinalis* var. *mediterranea*. *Bot. Gaz.*, 72, pp. 90-96.

YENDO, K., 1902 a. — Corallinae verae of Port Renfrew. *Minnesota Bot. Stud.*, 2, pp. 711-722.

YENDO, K., 1902 b. — Corallinae verae Japonicae. *J. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo*, 16 (3), pp. 1-36.

YENDO, K., 1904. — A study of the genicula of Corallinae. *J. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo*, 19 (14), pp. 1-43.

YENDO, K., 1905 a. — Principle of systematizing Corallinae. *Bot. Mag.*, 19, pp. 115-126.

YENDO, K., 1905 b. — A revised list of Corallinae. *J. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo*, 20 (12), pp. 1-46.

LÉGENDES DES PLANCHES

PLANCHE I

Etapes du développement des Corallinacées parasites et semi-endophytes ; coupes longitudinales des Algues-hôtes.

Choreonema thuretii

1 : spore venant d'être émise ; 2 : étape de la vacuolisation ; 3 et 4 : formation du tube germinatif (1 à 3 : observation *in vivo* ; 4 : coloration par le lugol ; $\times 1.000$).

Amphiroa rigida

5 : germination observée *in vivo* ($\times 720$) ; 6-7 : germinations colorées par l'hématoxyline et la fuchsine acide ($\times 720$) ; 8 : ébauche multiaxiale endophyte dans les tissus du *Neogoniolithon notarissii* ($\times 170$) ; 9 : *id.* stade plus âgé ($\times 35$).

Amphiroa verruculosa

10-11 : aspect d'ensemble des filaments protonémiens obtenus en culture ($\times 120$) ; 12 : détail montrant les trichocytes ($\times 280$) ; 13 : ébauche multiaxiale dans les tissus du *Pseudolithophyllum expansum* ; hématoxyline-fuchsine acide ($\times 135$).

Amphiroa sp.

14 : thalle adulte à base endophyte dans le *Porolithon onkodes* ($\times 5$) ; 15 : ébauche multiaxiale dans les tissus du *Porolithon onkodes* ($\times 185$).

PLANCHE II

Développement de type *Dumontia* chez les Corallinacées.

Melobesia membranacea

1 à 3 : découpage de la spore et formation de la lame primordiale ; 4 : formation du massif germinatif ; 5 : apparition des premières initiales marginales (1 à 5 : $\times 500$) ; 6 : aspect du thalle adulte stérile montrant encore le massif germinatif ($\times 135$).

Corallina mediterranea

7 : aspect des massifs germinatifs.

Lithophyllum incrustans

8 : découpage de la spore et formation de la lame primordiale ; 9 : formation du massif germinatif (8 et 9 : $\times 260$).

Lithophyllum tortuosum

10 et 11 : premières ébauches des thalles juvéniles ($\times 260$).

PLANCHE III

Type *Pseudolithophyllum*

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-éosine.

Pseudolithophyllum expansum

1 : aspect normal du thalle ($\times 150$) ; 2 : mériostème hypothallien unistratifié ($\times 370$) ; 3 : dichotomies compensatrices et croissance par paliers ($\times 170$) ; 4 : aspect « lithophylloïde » d'un thalle à métamorphoses fréquentes ($\times 70$) ; 5 : détail d'une métamorphose ($\times 170$) ; 6 : apparition d'une métamorphose à la marge du thalle ($\times 260$) ; 7 : repousse inférieure, aspect d'ensemble ($\times 40$) ; 8 : *id.*, autre vue, détail ($\times 70$) ; 9 : cicatrisation d'une région marginale ($\times 170$) ; 10 : *id.*, détail ($\times 370$).

Pseudolithophyllum sp.

11 : aspect d'un thalle à cellules périthallienes disposées en rangées horizontales ($\times 70$).

PLANCHE IV

Type *Pseudolithophyllum*

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-éosine.

*Pseudolithophyllum orbiculatum*1 : aspect normal du thalle ($\times 185$) ; 2 : marge et méristème hypothallien unistratifié ($\times 95$) ; 8 : cicatrisation d'une marge ($\times 180$).Thalles juvéniles de *Lithophyllum incrustans*3 : aspect d'ensemble d'une métamorphose ($\times 95$) ; 4 : détail, formation du « faux hypothalle » à partir du périthalle du thalle juvénile ($\times 185$) ; 5 : fin d'une métamorphose incomplète et réapparition d'un hypothalle unistratifié ($\times 190$) ; 6 : autre exemple de métamorphose ($\times 95$) ; 7 : *id.*, détail ($\times 190$).

PLANCHE V

Genre *Dermatolithon*

Coupes longitudinales radiales ; hématoxyline-fuchsine acide.

1 : *D. pustulatum*, marge et méristème hypothallien unistratifié ($\times 400$) ; 2 : *id.*, aspect du thalle adulte ($\times 300$) ; 3 : *Dermatolithon* sp., régénérations lamellaires successives à partir du périthalle ($\times 150$) ; 4 : *D. cystoseirae*, aspect d'un thalle mince ($\times 150$) ; 5 : *id.*, aspect d'un thalle à périthalle très développé, hématoxyline-éosine ($\times 80$).Genre *Tenarea*

Coupes longitudinales ; hématoxyline-fuchsine acide.

6 : formation d'une lame secondaire ($\times 80$) ; 7 : rencontre de deux lames et aspect de l'apex ($\times 150$) ; 8 : régénérations successives des méristèmes terminaux bistratifiés à partir des cellules périthaliennes ($\times 60$) ; 9 : *id.*, détail ($\times 130$) ; 10 et 11 : soudure des lames par autoperforation ($\times 80$).

PLANCHE VI

Structures lithophylloïdes ; coupes longitudinales axiales ou radiales ; hématoxyline-fuchsine acide.

*Goniolithon byssoides*1 : aspect des deux modes de ramification des branches ($\times 40$) ; 2 : tissu médullaire d'une branche et cortex périthallien réduit ($\times 80$) ; 3 : cicatrisation du tissu médullaire d'une branche et réapparition d'une structure juvénile de type *Dermatolithon* ($\times 150$).*Goniolithon papillosum*4 : croûte à structure lithophylloïde ($\times 80$) ; 5 : marge d'une croûte et réapparition régulière de la structure de type *Dermatolithon* ($\times 80$) ; 6 : marge d'une croûte secondaire et réinstallation de la structure de type *Dermatolithon* ($\times 80$) ; 7 : aspect d'une branche et cicatrisation du tissu médullaire ($\times 60$) ; 8 : *id.*, détail, réapparition régulière de structures juvéniles de type *Dermatolithon* ($\times 160$).

PLANCHE VII

Genre *Lithophyllum*

Coupes longitudinales radiales ou axiales

*Lithophyllum tortuosum*1 : thalle juvénile à métamorphose encore non définitive ($\times 80$) ; 2 : *id.*, détail du méristème hypothallien unistratifié ($\times 50$) ; 3 : aspect d'une branche, méristème apical intercalaire ($\times 120$).*Lithophyllum fasciculatum*4 : croûte basale, exemple de structure lithophylloïde, méristème marginal intercalaire ($\times 65$) ; 5 : ramification d'une branche ($\times 35$).*Lithophyllum dentatum*6 : aspect des ramifications « en chevrons » des files cellulaires du tissu médullaire d'une branche ($\times 130$).*Lithophyllum incrustans*7 : fin d'une métamorphose transitoire et retour à la structure juvénile ($\times 80$) ; 8 : *id.*, détail du méristème marginal unistratifié ($\times 40$) ; 9 : détail du méristème marginal intercalaire d'une croûte adulte de structure typiquement lithophylloïde

($\times 240$); 10 : destruction du « faux-hypothalle » de base et réapparition d'une structure juvénile à partir du périphalle externe demeuré intact ($\times 80$); 11 : régénération du périphalle par réapparition de structures juvéniles ($\times 80$).

Lithophyllum sp.

12 : cicatrisation du « faux-hypothalle » d'une croûte par réapparition d'une structure juvénile ($\times 120$).

(1, 2, 3, 7, 8, 9, 10, 11 : hématoxyline-éosine ; 4, 5, 6, 12 : hématoxyline-fuchsine acide).

PLANCHE VIII

Structures lithophylloïdes articulées ; coupes longitudinales axiales ; hématoxyline-fuchsine acide.

Genre *Amphiroa*

1 : *A. anceps*, méristème apical intercalaire ($\times 160$); 2 : *id.*, détail ($\times 400$); 3 : *A. cryptarthrodia*, vue d'ensemble du sommet d'un article ($\times 120$); 4 : *Amphiroa* sp., décalcification du type II intéressant l'ensemble des tissus médullaire et périphallien ($\times 180$); 5 : *A. anceps*, *id.* ($\times 70$); 6. *A. fragilissima*, décalcification du type I, localisée au tissu médullaire ($\times 150$); 7 : *id.*, détail des recloisonnements internes dans les cellules d'une articulation ($\times 760$); 8 : *A. anceps*, cicatrisation du tissu médullaire ($\times 300$).

Genre *Lithothrix*

9 : structure du thalle articulé ($\times 50$); 10 : méristème apical intercalaire ; ébauche des articulations ($\times 150$).

PLANCHE IX

Structures lithothamnioïdes ; coupes longitudinales radiales.

Genre *Sporolithon*

1 : *Sporolithon* sp., aspect d'ensemble d'un thalle encroûtant asexué ($\times 80$); 2 : *S. erythraeum*, détail des synapses secondaires et fusions latérales ($\times 1.200$); 3 : *Sporolithon* sp., sorde de tétrasporocystes zonés et cruciés ($\times 160$); 4 : tétraspores à disposition cruciée ($\times 720$); 5 : tétraspores à disposition zonée ($\times 720$). (1 à 5 : hématoxyline-fuchsine acide).

Genre *Lithothamnium*

6 : *L. lenormandii*, destruction de l'hypothalle et régénération à partir du périphalle ($\times 160$); 7 : *id.*, détail du méristème hypothallien pluristratifié ($\times 460$); 8 : *L. calcareum*, structure de la croûte basale ($\times 180$); 9 : *id.*, tissu médullaire d'une branche ($\times 140$); 10 : *L. corallioïdes*, tissu médullaire d'une branche, aspect de la zonation de croissance ($\times 140$); 11 : *L. tophiforme*, aspect d'ensemble de la structure d'une branche ($\times 50$). (6 et 7 : hématoxyline-éosine ; 8 à 11 : hématoxyline-fuchsine acide).

PLANCHE X

Structures lithothamnioïdes ; coupes longitudinales radiales.

Mesophyllum lichenoides

1 : marge d'un thalle encroûtant, détail du méristème terminal hypothallien pluristratifié ($\times 340$); 2 : début de la régénération du méristème terminal à partir des cellules hypothalliques âgées ($\times 170$); 3 : *id.*, fin de la régénération et réapparition de la structure normale du thalle ($\times 170$); 4 : apparition de lames secondaires à partir du méristème périphallien ($\times 80$); 5 : formation de repousses inférieures ($\times 80$). (1 à 3 : hématoxyline-éosine ; 4 et 5 : hématoxyline-fuchsine acide).

Neogoniolithon notarisii

6 : aspect d'un thalle encroûtant et régénération de l'hypothalle ($\times 80$); 7 : formation de repousses supérieures à partir du méristème périphallien ($\times 80$). (6 et 7 : hématoxyline-fuchsine acide).

Polyporolithon parcum

8 : aspect du thalle montrant sa base endophyte dans les tissus d'un *Calliarthron* ($\times 40$) ; hématoxyline-fuchsine acide.

Mesophyllum (?) patena

9 : aspect du thalle ; hématoxyline-fuchsine acide ($\times 120$).

Porolithon gardineri

10 : aspect d'une croûte basale de thalle asexué ($\times 120$); 11 : détail de la régénération du méristème marginal ($\times 180$) (hématoxyline-éosine).

PLANCHE XI

Structures lithothamnioïdes ; coupes longitudinales axiales ; hématoxyline-éosine.

Genre *Porolithon*

1 : thalle assexué de *P. gardineri*, aspect d'une branche ($\times 80$) ; 2. *id.*, détail de l'apex ; délamination des cellules épithalliennes et transformation transitoire du méristème périthallien intercalaire en méristème terminal ($\times 400$).

Genre *Metagoniolithon*

3 : apex et méristème terminal d'une articulation ($\times 80$) ; 4 : apex et méristème terminal d'un article ($\times 80$) ; 5 : disparition accidentelle (?) de la coiffe pectique et décalcification des cellules terminales ($\times 80$) ; 6 : délamination locale de l'épithalle ($\times 80$) ; 7 : aspect d'une ramifications principale d'allure dichotome ($\times 40$) ; 8 : détail d'une ramifications principales ($\times 80$) ; 9 : apparition d'un rameau surnuméraire à partir du périthalle d'une articulation ($\times 80$) ; 10 : *id.*, stade plus avancé ($\times 80$). (3 à 8 : *M. charoides* ; 9 et 10 : *M. stelligerum*).

PLANCHE XII

Corallinées articulées

Corallina squamata

1 : apex coupé, début de la dégénérescence des cellules médullaires ($\times 180$) ; 2 : *id.*, stade plus avancé, régénération directe du tissu médullaire à partir des cellules internes ($\times 180$) ; 3 : *id.*, détail des nouvelles initiales médullaires ($\times 400$) ; 4 : aspect des propagules. (1 à 3 : coupes longitudinales axiales, hématoxyline-éosine).

Corallina mediterranea

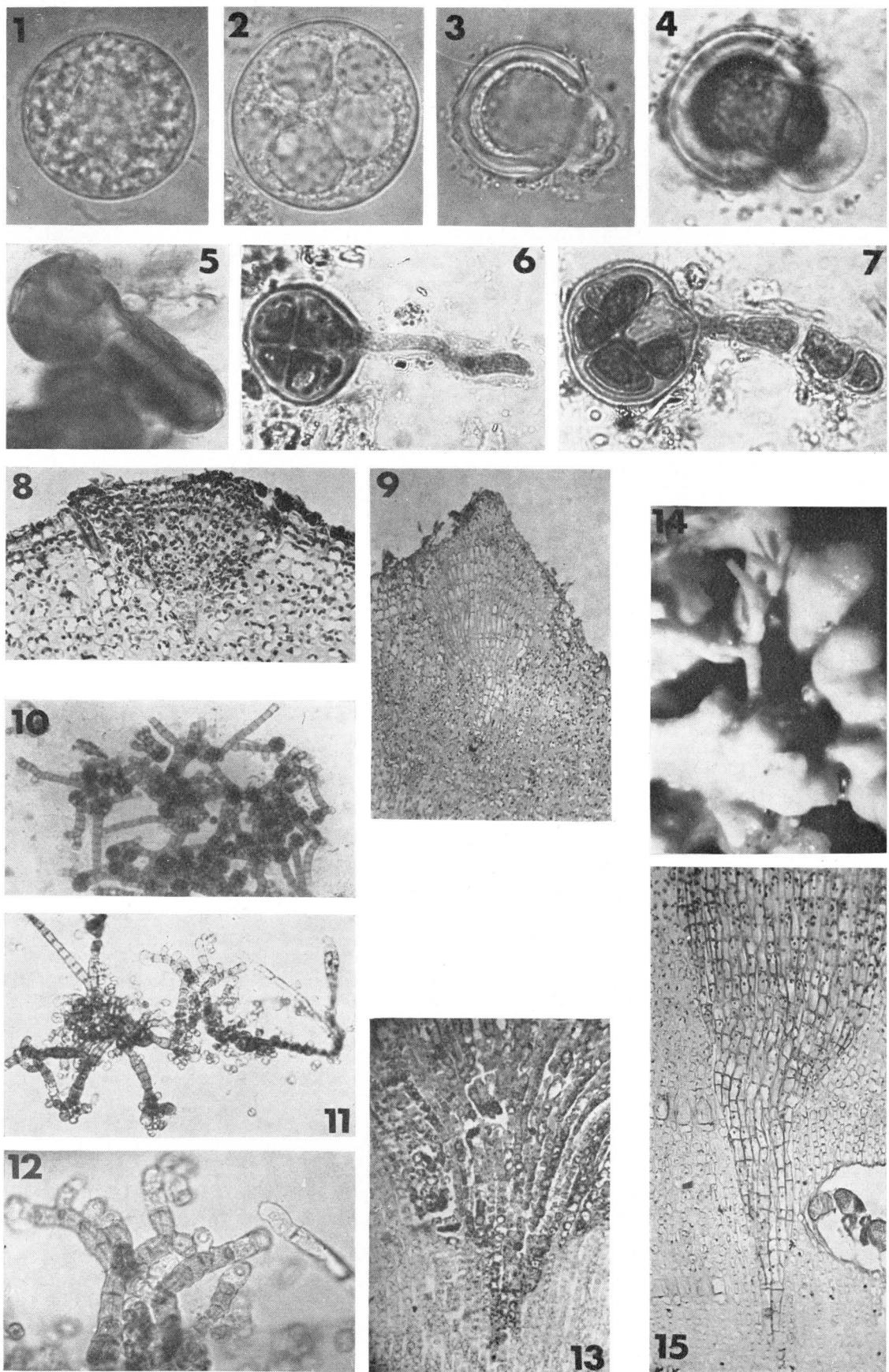
5 : extrémités des rameaux transformées en stolons.

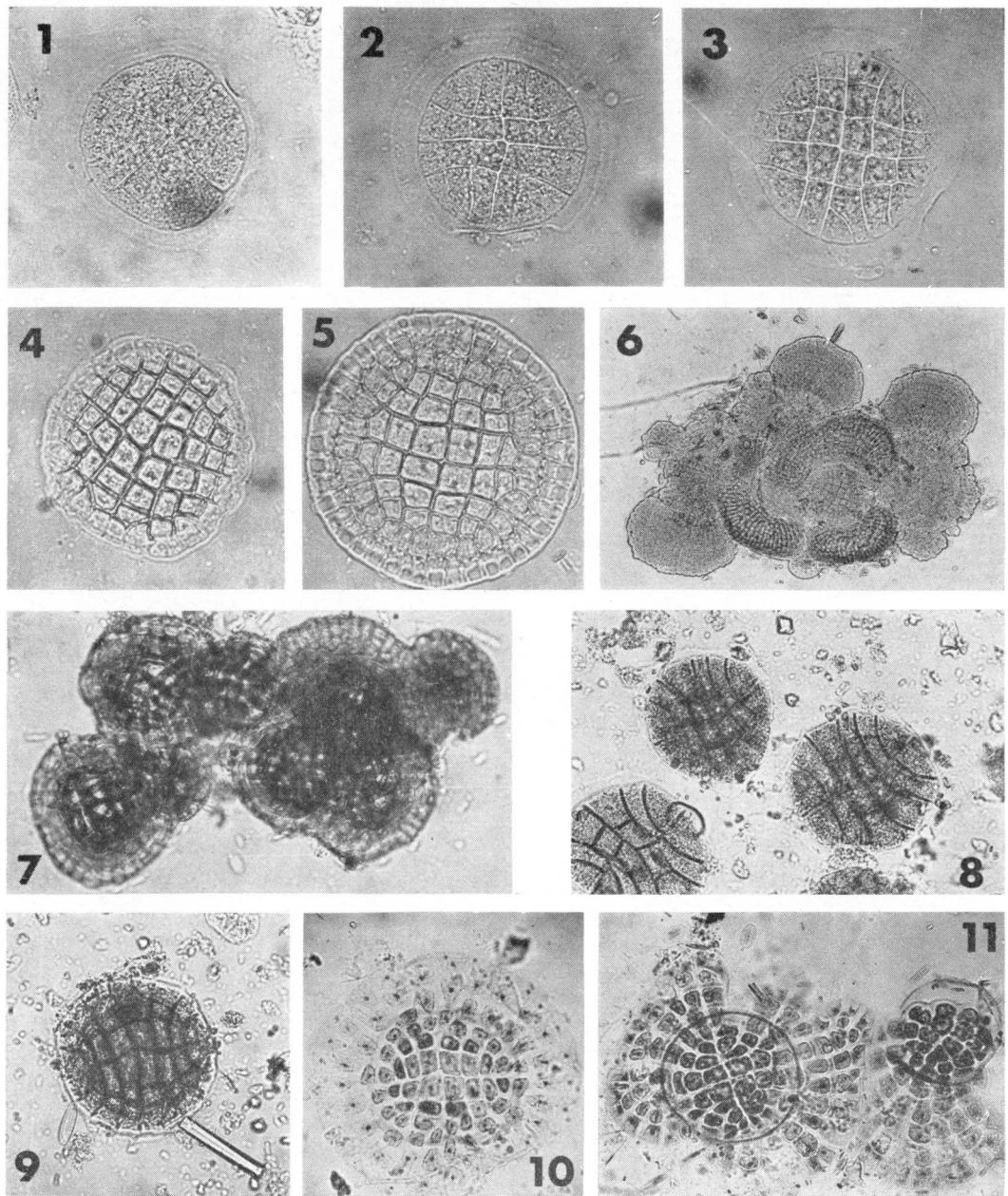
Corallina officinalis

6 : apparition de stolons à la base d'un thalle détaché de son support et vivant enfoncé dans le sable ; 7 : stade plus avancé, transformation des stolons basaux en pousses pennées ; 8 : *id.*, détail.

Jania longifurca

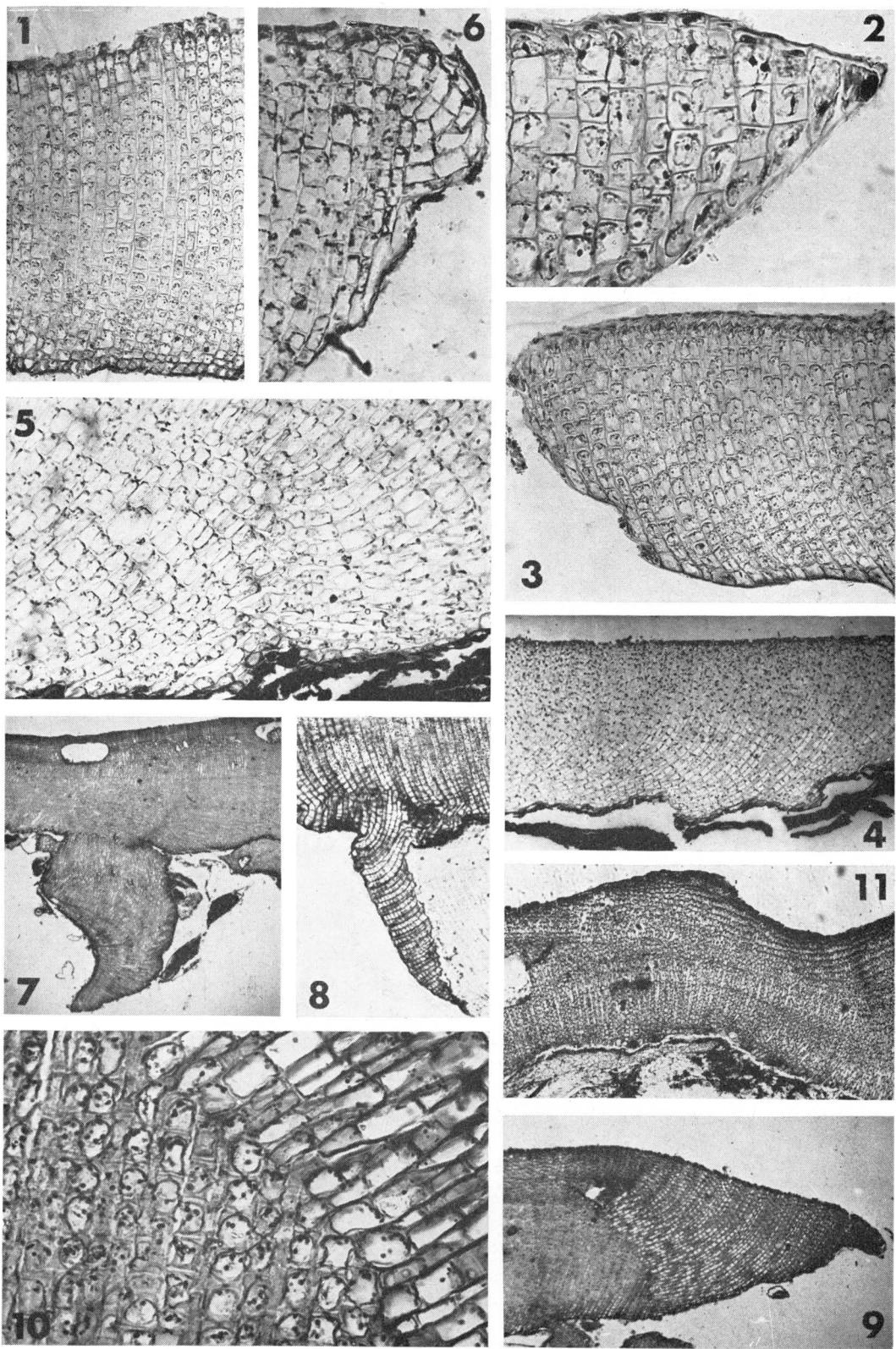
9 : thalle détaché de sa croûte basale ; cicatrisation superficielle de l'article lésé et apparition de stolons latéraux ; 10 : thalle détaché de sa base ; régénération axiale à partir de l'article lésé et formation de stolons à croissance basipète.

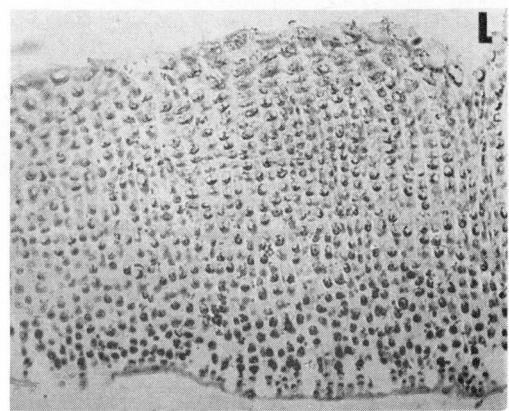
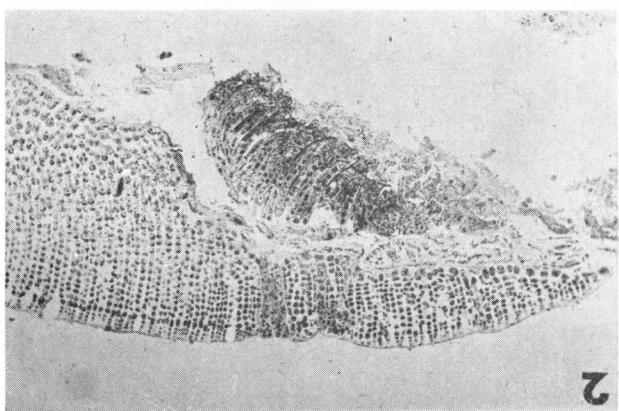
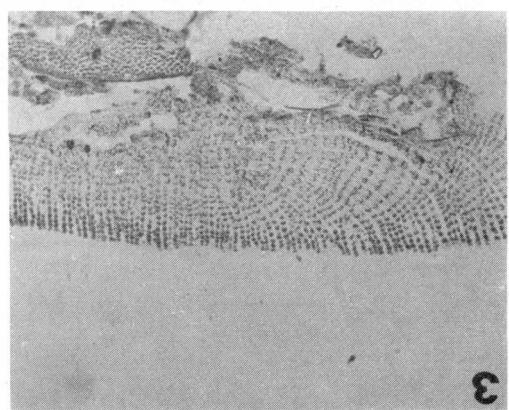
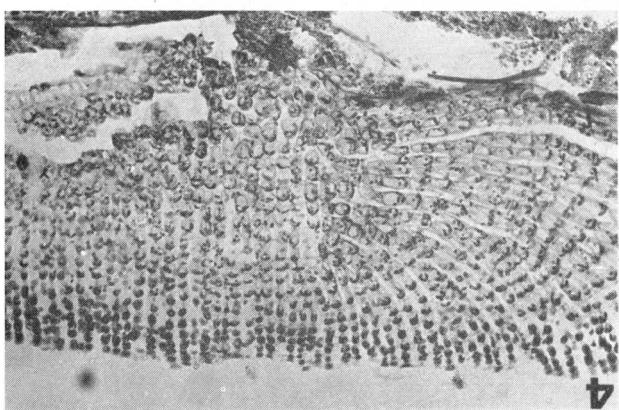
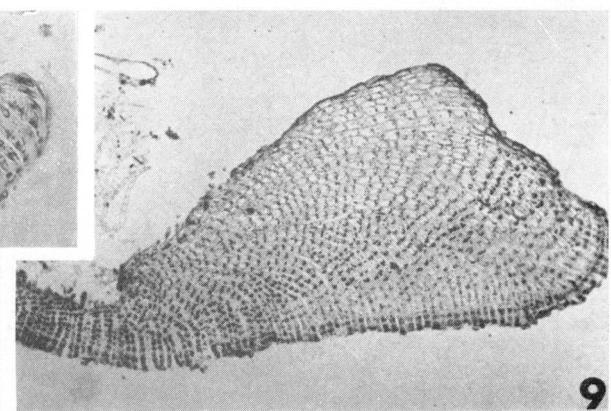
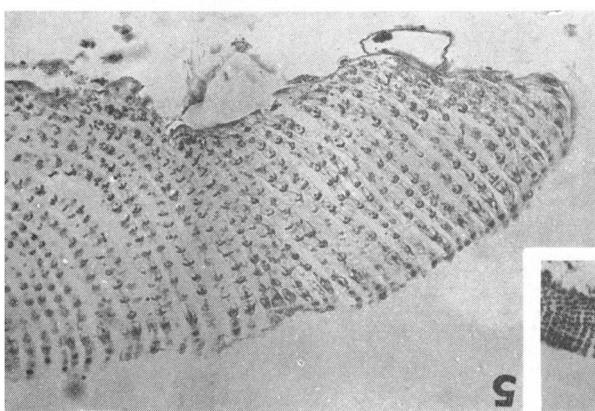
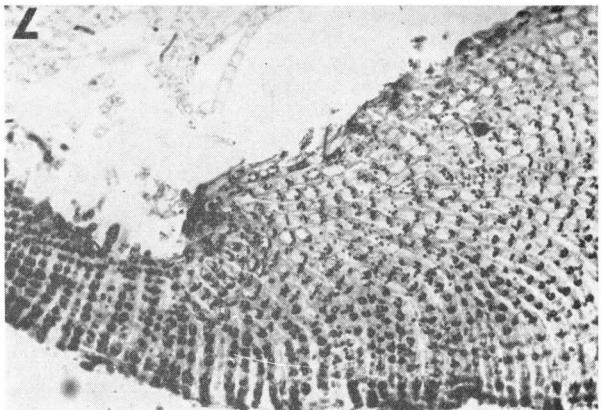
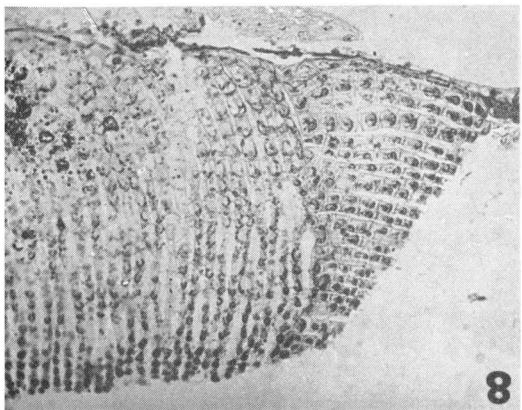


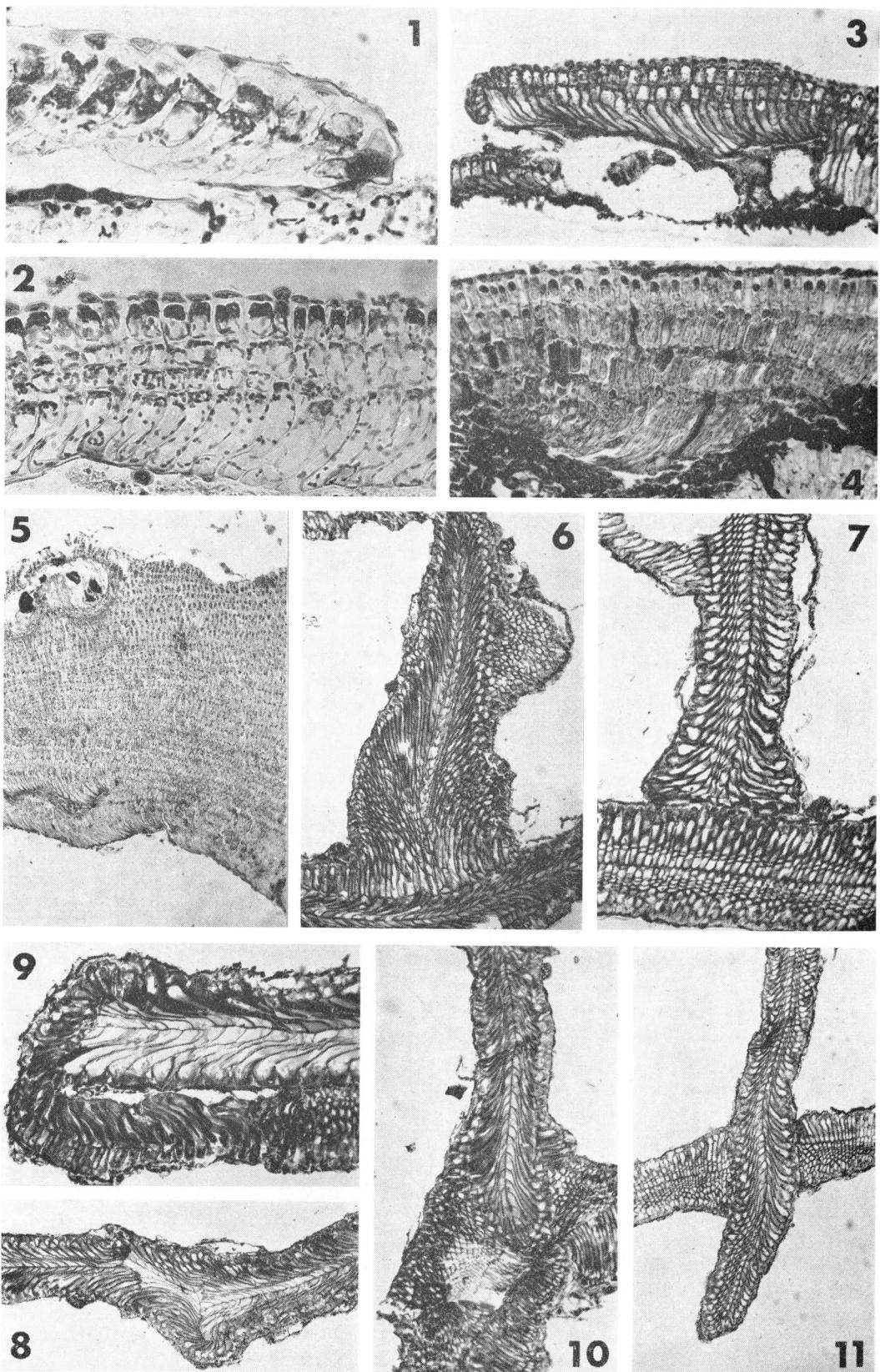


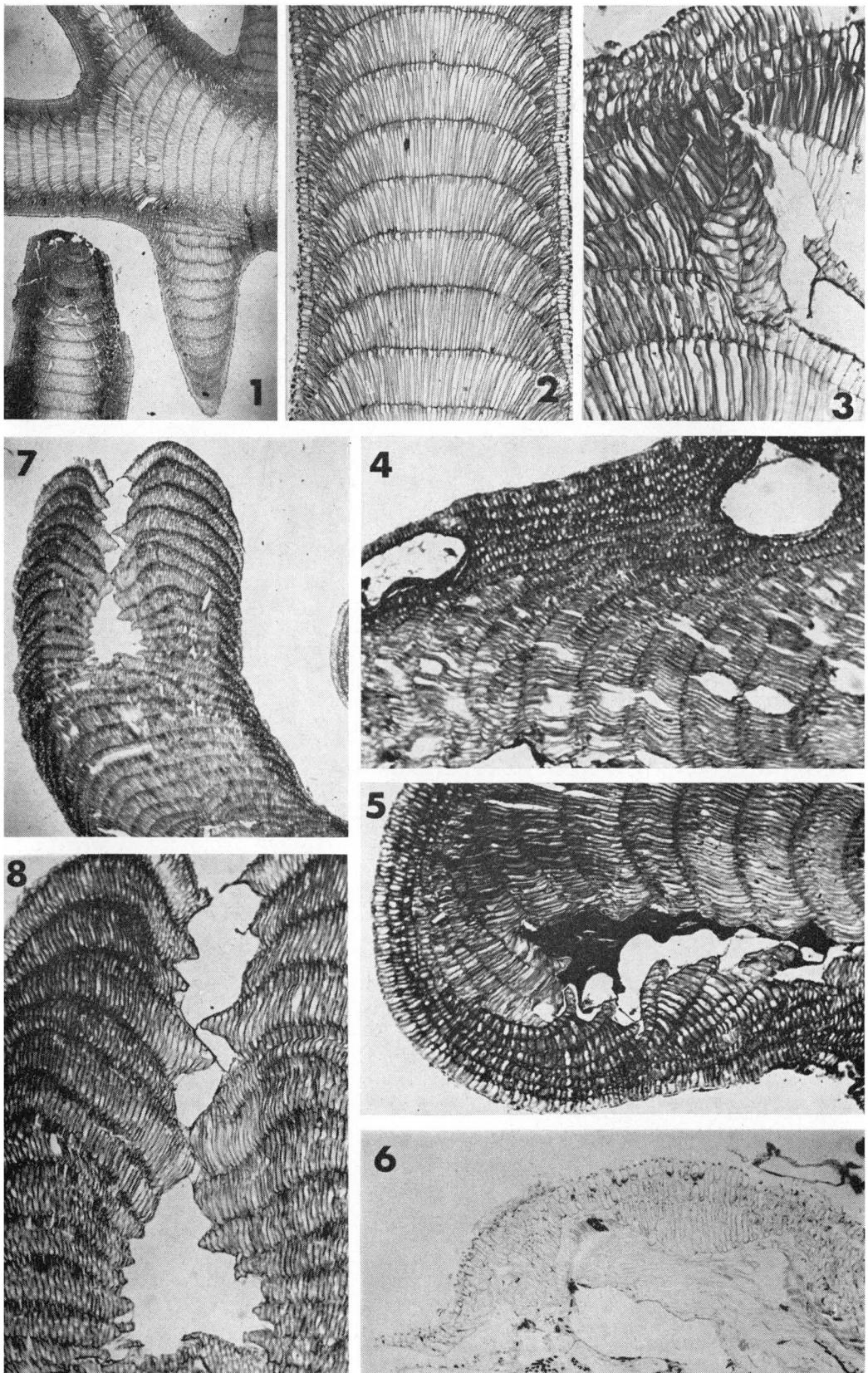
JACQUELINE CABIOCH

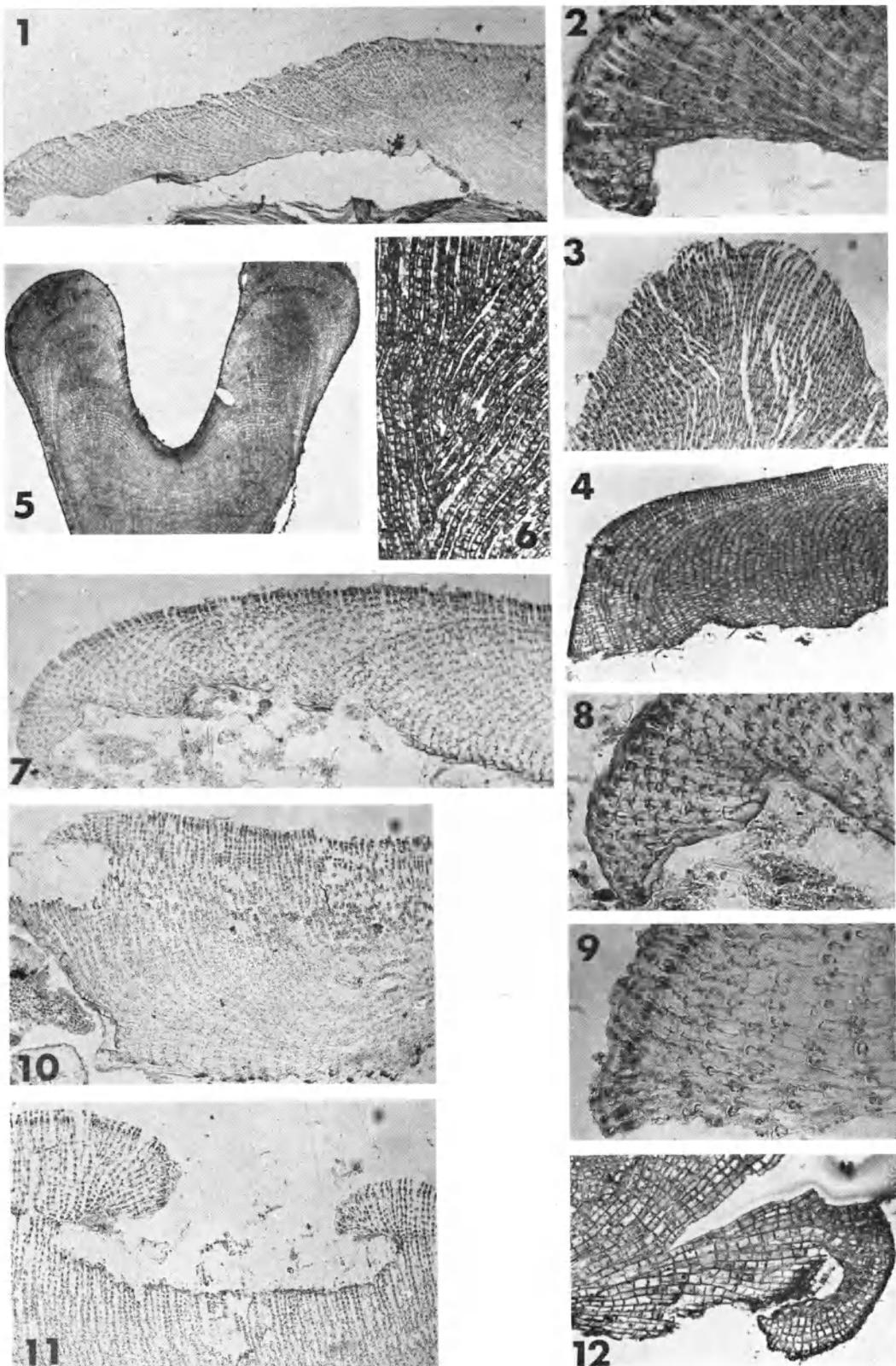
PLANCHE II





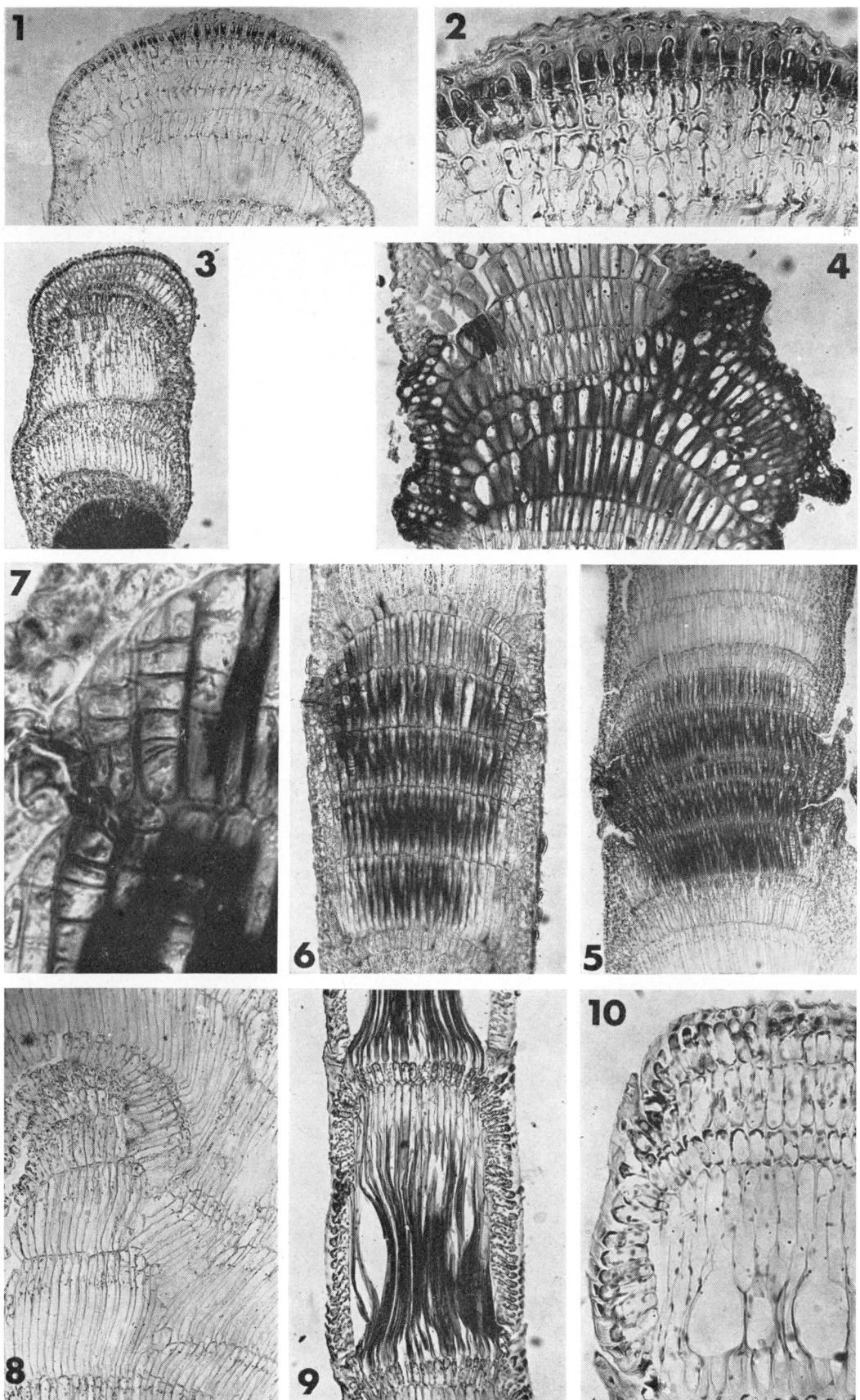


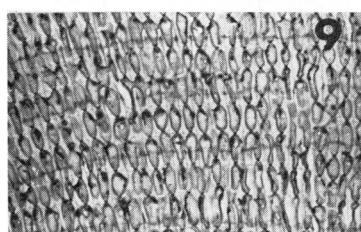
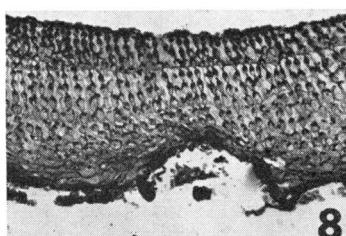
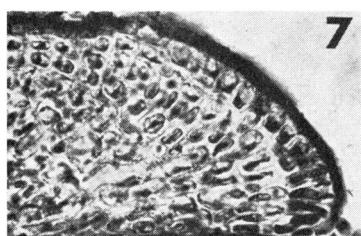
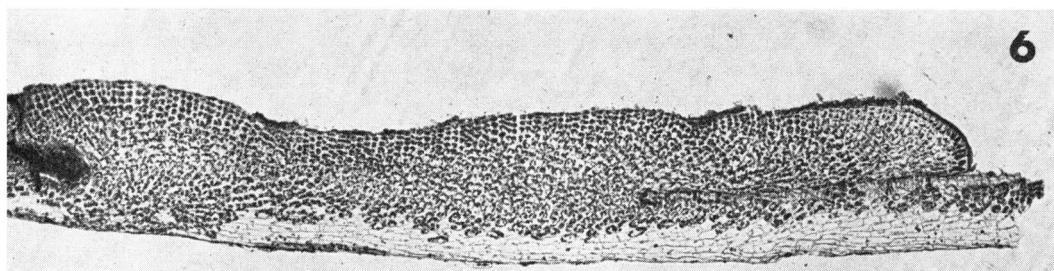
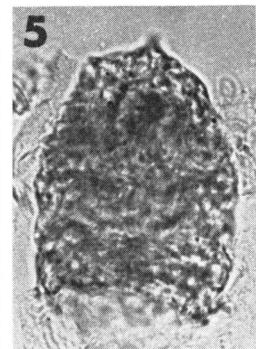
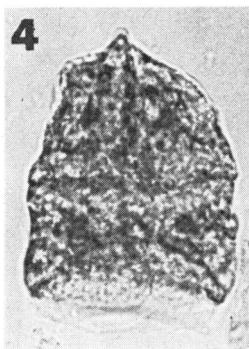
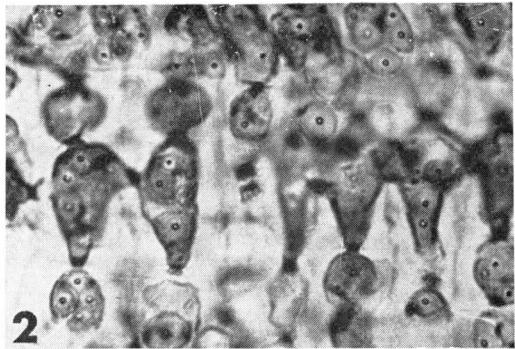
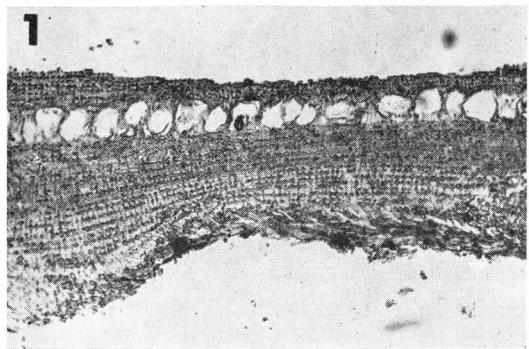


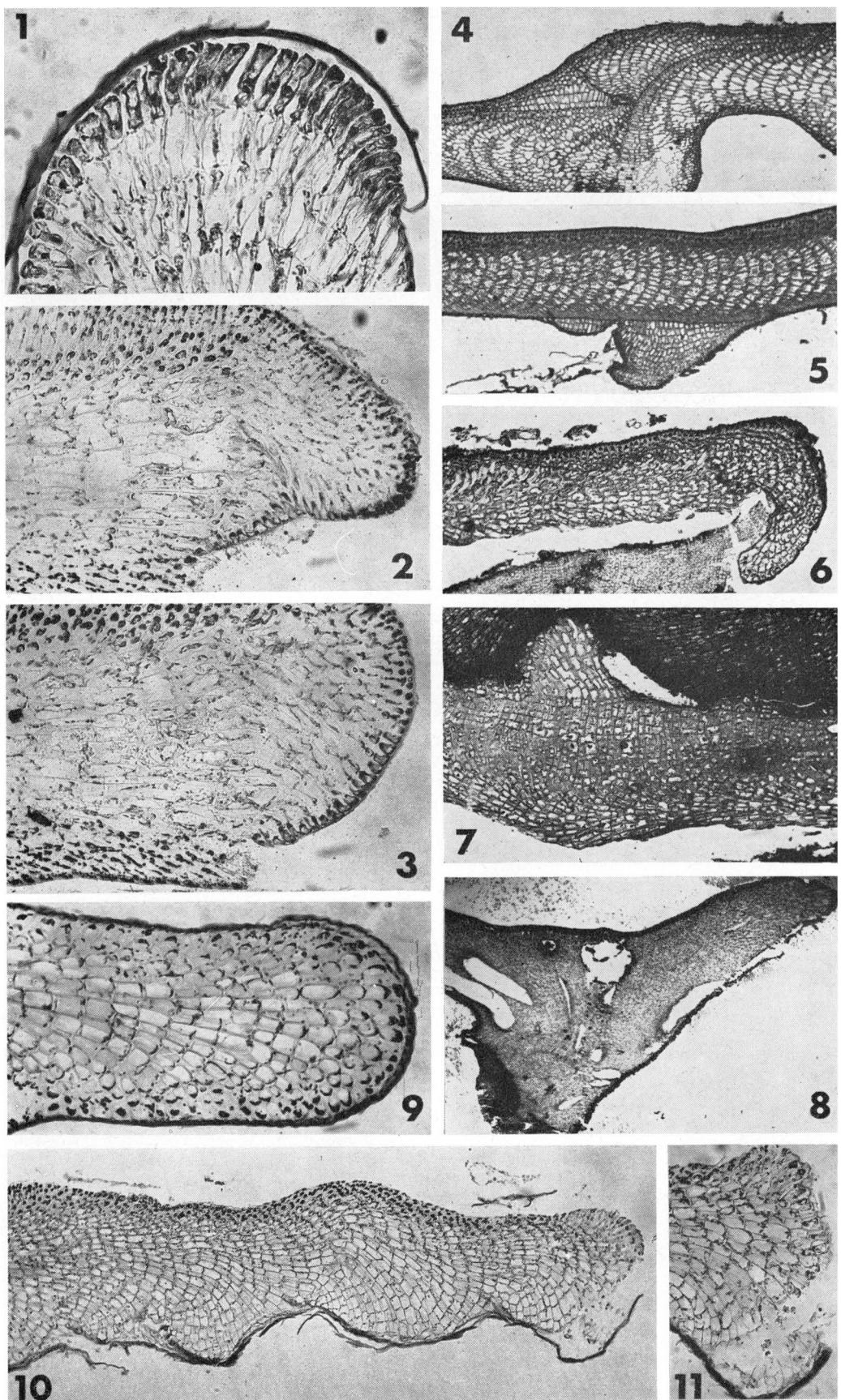


JACQUELINE CABIOCH

PLANCHE VII







JACQUELINE CABIOCH

PLANCHE X

