

L'AUXOSPORULATION
CHEZ UNE TABELLARIACÉE MARINE,
GRAMMATOPHORA MARINA (LYNGB.) KÜTZ (DIATOMÉE)

par

Marie-France Magne-Simon

Station Biologique de Roscoff et Laboratoire de Biologie Végétale Marine
(Faculté des Sciences de Paris)

Résumé

Dans ce mémoire est exposé le déroulement de l'auxosporulation chez *Grammatophora marina*. Contrairement aux faits admis jusqu'ici, la formation des auxospores dans cette espèce fait intervenir des phénomènes sexuels : méiose suivie de la copulation de gamètes haploïdes. L'auxospore diploïde subit une mitose supplémentaire, dite métagame, produisant deux noyaux dont l'un, normal, sera le noyau de la cellule primaire et l'autre, anormal, dégénérera soit immédiatement par pycnose, soit à plus longue échéance, après tentative de reconstitution d'une cellule rudimentaire non viable.

La famille des Tabellariacées possède donc des points communs d'une part avec les Centrales, par l'oogamie de *Rhabdonema adriaticum*, d'autre part avec les Pennales raphidées, par la cystogamie de *Grammatophora marina*. Il est possible que, comme von Stosch en a déjà émis l'hypothèse, elle constitue un trait d'union entre les deux grands groupes de Diatomées.

L'auxosporulation est un phénomène d'elongation et de rajeunissement cytologiques particulier aux Diatomées.

Ces algues sont caractérisées par la présence d'une enveloppe siliceuse rigide, le frustule, dont le manque d'élasticité est la cause d'une diminution de la taille des cellules lors de chaque division. Il arrive ainsi un moment où les cellules sont trop petites pour continuer à se diviser normalement. Certaines, alors, meurent simplement après avoir subi quelques divisions supplémentaires, parfois anormales. D'autres subissent des remaniements nucléaires et cytoplasmiques, variables suivant les espèces, et donnent des auxospores, retrouvant par ce moyen une taille normale et une vitalité nouvelle.

VARIATIONS DU MODE D'AUXOSPORULATION
SELON LES GROUPES DE DIATOMÉES

Pendant longtemps, on a considéré que l'auxosporulation pouvait se faire de deux manières différentes, correspondant aux deux grands groupes de Diatomées. Chez les Centrales, on admettait que les auxo-

pores se formaient par voie asexuée, une auxospore provenant d'une seule cellule ou deux cellules voisines formant deux auxospores sans qu'il y ait jamais d'échanges protoplasmiques entre les cellules.

Chez les Pennales, au contraire, on avait dans la majorité des cas observé des phénomènes sexuels au cours de l'auxosporulation. Parfois, il ne s'agissait que d'un échange protoplasmique entre deux cellules isolées dans une gangue mucilagineuse commune, mais dans d'autres cas, on pouvait observer l'individualisation de véritables gamètes et leur copulation.

La famille des Tabellariacées, jusqu'à une date récente, faisait exception à cette règle puisque, bien qu'appartenant aux Pennales, on n'y avait vu aucune manifestation de sexualité. Ce fait avait d'ailleurs conduit Karsten à voir dans ce groupe, dont le type d'auxosporulation était le plus simple parmi les Pennales, un trait d'union entre celles-ci et les Centrales.

Au contraire, pour Chadefaud (1960), l'apogamie des Tabellariacées serait le terme d'une régression du type de sexualité qui existe chez les Raphidées. Cette régression se ferait parallèlement à celle du raphé.

Des travaux récents de von Stosch (1954, 1956, 1958 a, b, c) ont révélé que ces distinctions n'étaient plus valables. D'une part, de nombreuses Centrales présentent une auxosporulation sexuée par oogamie (von Stosch, 1954, 1956, 1958 a). D'autre part, une Pennale de la famille des Tabellariacées, *Rhabdonema adriaticum* (von Stosch, 1958 b et c) forme, elle aussi, ses auxospores par voie sexuée oogame. Cette raison, différente de celle de Karsten, a conduit von Stosch à proposer la même hypothèse sur la position des Tabellariacées comme trait d'union entre Pennales et Centrales (von Stosch, 1958 b).

Les observations qui font l'objet de ce mémoire montrent que chez une autre espèce de Tabellariacées, l'auxosporulation comporte des phénomènes sexuels, qui ne sont pas identiques à ceux que l'on trouve chez *Rhabdonema adriaticum*.

CAS DE GRAMMATOPHORA MARINA DONNÉES HISTORIQUES

La première observation des auxospores dans cette espèce remonte à 1925. Elle est due à Karsten. Celui-ci avait constaté dans du matériel récolté à Naples que chaque auxospore se formait à partir d'une seule cellule-mère dont le noyau se divisait cependant, assez tardivement. Les deux noyaux-fils étaient visibles pendant un certain temps, côté à côté, et, l'auxospore terminée étant finalement unicellée, Karsten pensait que les deux noyaux fusionnaient de nouveau.

Quelques années plus tard, Lebour (1930) cite des observations inédites de Milton sur l'auxosporulation de *Grammatophora marina* et *Rhabdonema adriaticum*. Sur les dessins de ce dernier, chaque cellule-mère d'auxospore est accompagnée d'une cellule plus petite et Milton insiste sur la présence constante de ces petites cellules près des

grosses. D'après Lebour, des faits identiques ont été observés dans d'autres Tabellariacées par plusieurs auteurs, mais aucun d'eux n'a émis d'hypothèse sur la signification de ces petites cellules.

OBSERVATIONS PERSONNELLES SUR GRAMMATOPHORA MARINA

Les observations que j'ai pu faire sur une population de *Grammatophora marina* m'ont montré que les choses ne se passaient pas d'une façon aussi simple que celle imaginée par Karsten, et que les petites cellules décrites par Milton jouaient un rôle bien déterminé.

Cette Diatomée est très répandue sur les côtes de France dans la zone de balancement des marées. Elle vit en épiphyte sur de nombreuses autres Algues. Ses cellules quadrangulaires, réunies par leurs angles, forment de longues chaînes en zig-zag caractéristiques du genre.

Le matériel sur lequel portent ces travaux fut récolté à Roscoff (Finistère) dans le chenal de l'Ile Verte, le 29 janvier 1960. Fixé le soir même dans le liquide de Benoît pendant deux minutes, il fut ensuite traité par la réaction nucléale de Feulgen avec coloration de fond au vert lumière.

Voici les phases successives du processus de l'auxosporulation.

I. Appariement des cellules formatrices d'auxospores.

Le premier signe visible de l'auxosporulation est le rapprochement de deux cellules de tailles différentes, la plus petite, que nous appellerons dès maintenant cellule ♂ puisque, comme nous le verrons, c'est ainsi qu'elle se comportera, venant s'insérer le long d'une chaîne de cellules plus grandes ou cellules ♀ (Fig. 1). Chez *Grammatophora marina*, les cellules aptes à former des auxospores ont des dimensions variables : 30 à 70 μ de côté pour les cellules ♀ et 20 à 50 μ de côté pour les cellules ♂. Mais leur caractère principal est d'avoir, en vue connective, un contour approximativement carré, la largeur de la bande connective étant égale à la longueur de la valve.

Dans les chaînes en zig-zag caractéristiques des *Grammatophora*, les cellules sont réunies l'une à l'autre par leurs angles au moyen de coussinets mucilagineux qui restent incolores ou faiblement teintés en gris ou mauve pâle après action du réactif de Schiff et du vert lumière. Les cellules ♂ se fixent sur ces coussinets, généralement du côté de la valve la plus âgée (le « couvercle » de la boîte ou épivalve), par un pied mucilagineux qui, lui, se colore en rose intense sous l'effet du réactif de Schiff. Cette fixation est très fragile. Souvent, au cours des manipulations histologiques, la cellule ♂ se détache, mais son pied coloré reste auprès de la cellule ♀. Grâce à cette particularité, il est possible de reconnaître, même en l'absence de la cellule ♂, les cellules ♀ qui se préparaient à former des auxospores. Inversement, dans tous les cas où les remaniements cytologiques caractéristiques de l'auxosporulation étaient visibles, j'ai toujours trouvé sinon la cellule ♂ elle-même, du moins son pédicelle de fixation.

Il est donc possible d'affirmer dès maintenant que, dans le cas de *Grammatophora marina*, contrairement à ce que l'on admettait jusqu'à présent, l'auxosporulation ne se fait pas par voie asexuée mais nécessite le concours de deux cellules de tailles inégales et de lignées différentes. En effet, la diminution de taille des cellules lors de chaque division n'est pas assez forte pour que l'on puisse trouver en même temps dans la même lignée une différence de tailles équivalente à celle qui existe entre deux cellules accouplées.

2. Méiose.

Dès que la cellule ♂ s'est fixée près de la cellule ♀, les noyaux de ces deux cellules entrent en prophase et vont subir une méiose. Dès le début, les plastes se groupent d'un seul côté du noyau, qui reste central. L'autre moitié de la cellule demeure vide, traversée seulement par quelques tractus cytoplasmiques. La masse protoplasmique ainsi isolée est encore solidement liée à l'une des valves dont le septum lui comprime la base. Dans le cas de la cellule ♀, c'est souvent l'épivalve qui reçoit la totalité du contenu cellulaire, alors que pour les cellules ♂, c'est généralement l'hypovalve.

La méiose se déroule de façon identique dans les deux types de cellules, et il m'a été relativement facile d'en trouver presque tous les stades (Fig. 2 à 11). Seules, les métaphases n'ont pu être observées. D'une part, elles sont très rares dans les préparations, sans doute à cause de la brièveté de cette phase. D'autre part, chez les Diatomées et beaucoup d'autres Algues, la fragilité des structures métaphasiques est très grande et les agents fixateurs les transforment souvent en amas informes, dont l'aspect est d'ailleurs caractéristique, mais ne présente aucune ressemblance avec les magnifiques figures métaphasiques que l'on peut trouver dans d'autres végétaux.

Les autres stades sont plus abondants et plus faciles à observer. Il arrive fréquemment que l'on constate un certain décalage entre l'état des noyaux dans la cellule ♀ et dans la cellule ♂. Sur la figure 1, par exemple, le noyau de la cellule ♀ est au stade pachytène alors que celui de la cellule ♂ n'est encore qu'au stade zygotène. Parfois, c'est le contraire, et j'ai souvent observé des couples où le noyau de la cellule ♂ terminait sa méiose alors que celui de la cellule ♀ n'en était qu'à la moitié.

Le stade diacénète (Fig. 2) permet quelquefois, dans les cellules ♂, moins chargées en plastes et en chromatine, de compter les chromosomes. Ceux-ci sont cylindriques et ont 1 à 2 μ de long. Leur nombre est, avant réduction chromatique, de 12 à 14, ce qui donnerait $n = 6$ ou 7.

A partir de l'anaphase, la moitié des chromosomes, entourés d'un peu de cytoplasme, s'éloignent progressivement de tout le reste du contenu cellulaire vers la partie vide du frustule (Fig. 3).

A la télophase, nous pouvons voir dans la cellule d'une part un corps résiduel contenant un noyau isolé dans une mince couche de cytoplasme, d'autre part, une masse beaucoup plus importante contenant l'autre noyau et presque tous les plastes (Fig. 4 et 5).

Ainsi se termine la division hétérotypique, qui s'est effectuée dans le plan pervalvaire.

La division homéotypique se fera au contraire dans le plan apical, perpendiculaire au précédent. Chaque noyau se divise de nouveau (Fig. 6, 7, 8) sans qu'il y ait obligatoirement synchronisme entre les deux parties de la cellule (Fig. 8).

A la fin de la division équationnelle, chaque noyau donne naissance à un noyau normal et à un noyau anormal qui dégénère par pycnose dès la télophase, si rapidement qu'on n'en retrouve généralement qu'une petite boule de chromatine qui subsistera quelque temps puis disparaîtra à son tour (Fig. 9).

Quand les noyaux sont revenus au repos, les frustules s'ouvrent (Fig. 10). La valve qui ne contient que le corps résiduel se détache et l'entraîne à sa suite. Il reste dans chaque cellule une masse protoplasmique que j'ai appelée gamète, qui contient un noyau haploïde normal et un noyau pycnotique (Fig. 10 et 11. Ces deux figures concernent un même couple de cellules, superposées dans la préparation).

3. Copulation et fusion nucléaire.

La copulation des gamètes est sans doute très rapide et j'en ai trouvé peu d'images intéressantes. Je n'ai pas pu, par exemple, observer la libération du gamète ♂ et son trajet vers la cellule ♀. Mais la figure 12 montre l'arrivée du gamète ♂ et l'établissement d'un pont cytoplasmique entre les deux gamètes. Dans les figures 13 et 14, on peut voir la pénétration du gamète ♂ vers le centre du gamète ♀ et la progression du noyau ♂, qui prend à ce moment une forme allongée, vers le noyau du gamète ♀. Il est possible, pendant assez longtemps après la copulation, de distinguer dans l'auxospore la partie qui provient du gamète ♂ et dont la coloration est légèrement différente de celle du gamète ♀ (Fig. 17).

La fusion nucléaire se produit dès que les deux noyaux, en prophase, sont entrés en contact l'un avec l'autre (Fig. 15 et 16). J'ai pu en observer plusieurs cas et constater que la chromatine, à ce stade, prend des aspects très variables, allant de ponctuations isolées et disposées presque régulièrement à de gros cordons formant une sorte de réseau très irrégulier.

4. Libération de la spore et mitose métagame.

Jusqu'à la fin de la fusion nucléaire, la spore est restée encastrée dans le septum du frustule de la cellule ♀. Mais dès que les transformations caryologiques sont terminées, la spore se dégage progressivement du septum (Fig. 17), s'arrondit tout en conservant à sa partie postérieure un rebord circulaire caractéristique rappelant la contrainte exercée par le septum (Fig. 18) et se dirige vers l'ouverture béante du frustule. Lorsqu'elle y parvient, elle s'est fortement allongée dans le plan apical et entourée d'un épais perizonium côtelé (Fig. 19) qui adhérera longtemps au frustule vide.

A partir de ce moment, l'évolution de la spore se poursuivra

simultanément sur les deux plans morphologique et caryologique sans qu'il y ait apparemment de rapports très étroits entre les différents stades de cette double progression.

Sur le *plan morphologique*, on assistera d'abord à une très forte élongation de la spore qui peut aller jusqu'au triple de la longueur de la cellule-mère. Peu après se formeront, à l'intérieur du perizonium, une nouvelle valve, parallèle à celle de la cellule-mère (Fig. 20 et 21), puis une seconde, munie d'un septum (Fig. 22). A ce stade, les deux extrémités de la spore font saillie à l'extérieur du perizonium qui subsistera longtemps encore.

Sur le *plan caryologique*, le noyau va subir une *mitose métagame* (Fig. 20). Geitler (1953) et von Stosch (1958 b) désignent sous ce nom la division nucléaire qui, chez de nombreuses Diatomées, suit presque immédiatement la copulation des gamètes au moment de l'auxosporulation. D'après Geitler (1957), ce phénomène serait lié à la formation des valves de la cellule primaire à l'intérieur de l'auxospore. La plupart du temps, ces mitoses sont incomplètes et anormales et n'aboutissent pas à la constitution de deux noyaux viables.

Sur la figure 20, la mitose métagame coïncide avec la formation de la première valve de la future cellule primaire. Mais il n'en est pas toujours ainsi et dans de nombreux cas, j'ai pu observer que la mitose était terminée bien avant la formation de la première valve.

5. Diverses possibilités d'évolution de la spore après la mitose métagame.

La mitose métagame peut se terminer de deux façons différentes, d'où découlent deux voies différentes pour l'achèvement de l'auxosporulation et la formation des cellules primaires.

a) *Dans le premier cas*, le plus fréquent, il se forme à la fin de la télophase deux noyaux presque semblables à cette différence près que l'un d'eux ne possède pas de nucléole visible (Fig. 21). Dès la fin de la mitose, ils se placent côté à côté, parallèlement aux valves de la spore quand elles sont formées, et de façon que le noyau anormal se trouve du côté de la valve aseptée.

Peu de temps après, il se forme entre les deux noyaux une cloison cytoplasmique qui s'étend bientôt d'une extrémité à l'autre de la cellule, isolant du côté de la valve aseptée le noyau anormal, quelques plastes et un peu de cytoplasme (Fig. 22).

A un stade ultérieur, on peut constater que la cloison cytoplasmique s'est imprégnée de silice (Fig. 23), puis s'orne d'un septum (Fig. 24), formant ainsi une troisième valve, intérieure par rapport aux deux premières. Pendant ce temps, le noyau anormal dégénère lentement puis la valve aseptée, devenue superflue, se détache progressivement. A ce stade, le perizonium peut exister encore et gêner le détachement de la valve aseptée. Mais le plus souvent, il a déjà été éliminé, soit par résorption progressive, soit qu'après un déchirement, la spore en soit sortie, comme on peut le voir sur la figure 23. Il reste alors une énorme cellule primaire uninucléée, prête à se diviser et à donner naissance à une nouvelle lignée.

b) *Dans le second cas*, relativement moins fréquent, la mitose

métagame se termine en formant un noyau normal et un noyau pycnotique (Fig. 25). La dégénérescence de ce dernier se poursuit très rapidement pendant que s'achève la silicification des deux valves (Fig. 26) et sans qu'intervienne, dans ces conditions, la formation d'une troisième valve comme dans le processus décrit plus haut.

c) Enfin, *dans un cas exceptionnel* observé une seule fois dans l'ensemble des préparations étudiées, la mitose métagame a eu un résultat différent des deux précédents, bien qu'il se rattache au premier des deux.

A la télophase, deux noyaux se sont reconstitués et, bien que l'un d'eux ne possède pas de nucléole, chacun d'eux a donné naissance à une cellule primaire munie de deux valves (Fig. 27). Vraisemblablement, seule la cellule contenant le noyau normal est susceptible de se diviser et d'être à l'origine d'une nouvelle lignée. L'autre, en effet, ne contient qu'une quantité très réduite de plastes et de cytoplasme, possède des valves rudimentaires et un noyau incomplet, incapable sans doute de se diviser normalement.

CONCLUSIONS

Nous venons de voir que l'auxosporulation chez *Grammatophora marina* faisait intervenir des phénomènes sexuels inconnus jusqu'à présent dans cette espèce. Ces faits nouveaux posent des problèmes d'ordre cytologique, biologique et systématique que nous allons exposer, tour à tour.

I. Problèmes cytologiques.

La tentative de formation de deux cellules primaires à partir d'une seule auxospore, que nous avons précédemment relatée comme un cas exceptionnel, ne présente pas grand intérêt par elle-même. Il est peu probable, en effet, que la deuxième cellule primaire, même dans les cas les plus favorisés, soit apte à assurer sa descendance. Mais cette tentative infructueuse nous éclaire cependant sur l'origine du curieux procédé d'élimination d'un noyau que nous avons observé dans le § a. Il semble en effet que la formation de la troisième valve soit un vestige de la cytocinèse normale consécutive à la mitose métagame.

Geitler (1957) voit dans toute division différentielle ou inégale le résultat d'une différenciation prégamique du protoplasme dans une direction pervalvaire, se traduisant par le développement de l'un des côtés et l'inhibition de l'autre. Il est difficile de déceler l'origine réelle d'une telle différenciation. En revanche, dans le cas particulier de *Grammatophora marina*, il semble que l'origine visible de la dégénérescence de l'une des deux cellules primaires soit la reconstitution d'un noyau sans nucléole lors de la télophase de la mitose métagame.

Il est possible de faire plusieurs hypothèses sur la manière par laquelle l'absence de nucléole dans un noyau empêche la formation

d'une nouvelle cellule autour de ce noyau. D'une part, il semble certain que le nucléole joue un rôle important dans l'élaboration des ribonucléoprotéines cytoplasmiques. A la fin de la mitose, la cellule-fille contenant le noyau sans nucléole serait dans l'impossibilité d'élaborer les matériaux nécessaires à sa croissance et à son entretien. Elle devrait alors subsister avec le seul apport protoplasmique provenant de la cellule-mère et partagé en deux lors de la télophase, ce qui la conduirait rapidement à mourir d'inanition. D'autre part, on a maintenant tendance à considérer que le nucléole entretient des rapports étroits avec les autres éléments du noyau, particulièrement la chromatine, bien qu'il soit encore impossible de préciser la nature de ces rapports. Dans cette hypothèse, on peut penser que l'absence de nucléole n'est que la manifestation visible d'un bouleversement nucléaire plus grave touchant la chromatine et les chromosomes et provoquant rapidement la mort de la cellule.

2. Les problèmes d'ordre biologique sont de deux sortes.

a) Détermination du sexe.

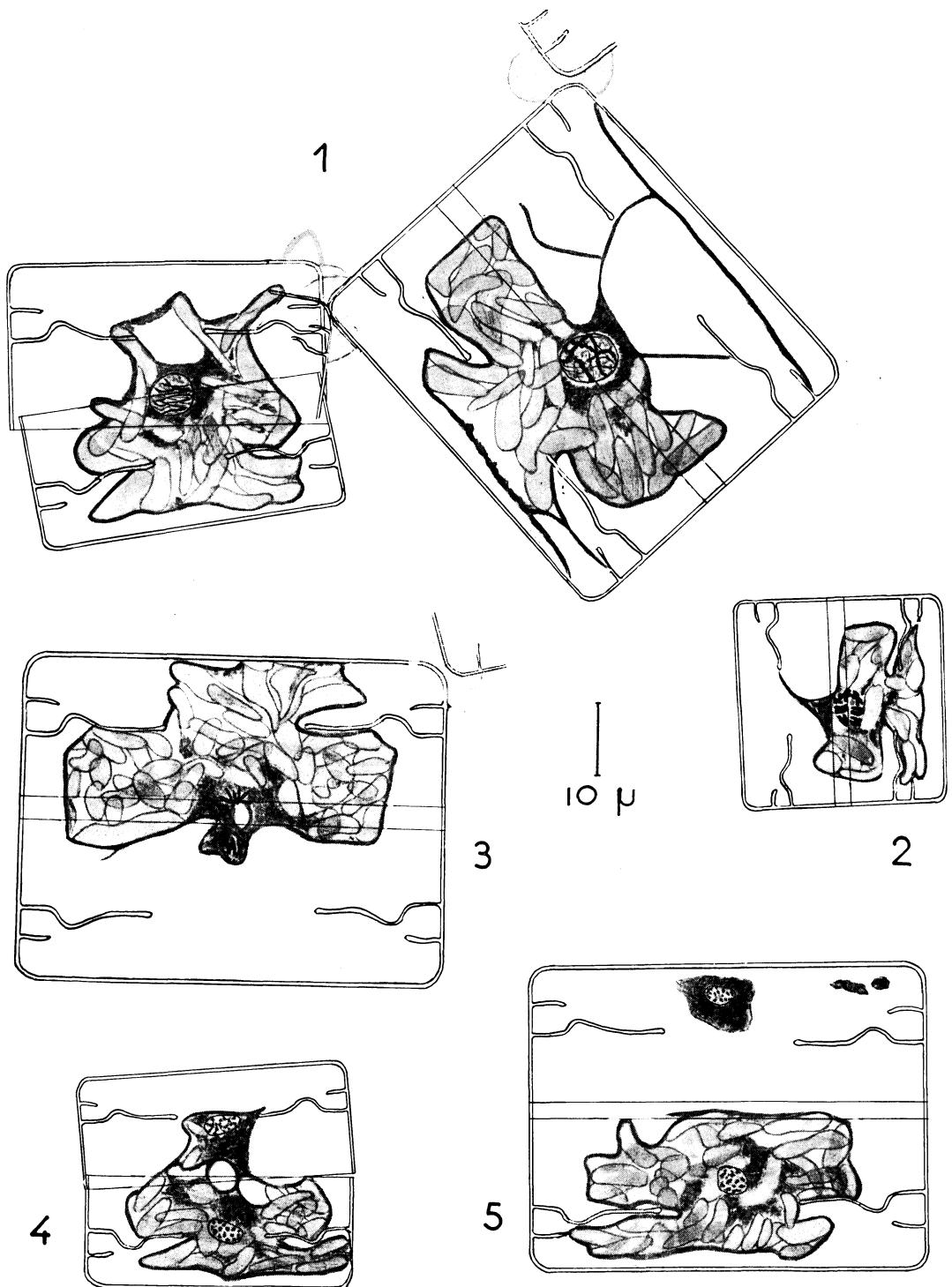
Le matériel utilisé pour ces observations ayant été récolté dans la nature, il ne m'a pas été possible de savoir à quel moment du développement se fait la détermination du sexe des gamétocystes. Seule, la différence de taille des cellules constitue un fait constant et aisément vérifiable. Comme cela fut déjà mentionné plus haut, le taux de diminution de la taille cellulaire au cours des divisions successives est trop faible pour permettre de trouver au même moment dans une même chaîne des cellules de tailles aussi différentes que les gamétocystes ♂ et ♀. Il s'ensuit que les gamétocystes qui s'apparient pour former une auxospore proviennent obligatoirement de lignées issues de deux cellules primaires différentes. Mais rien ne permet de dire si le sexe de chaque lignée est déterminé dès la cellule primaire (dont la taille est variable) ou si, au contraire, la cellule primaire contiendrait potentiellement les deux sexes, qui se manifesteraient ensuite seulement lorsque les cellules ont atteint les tailles respectivement caractéristiques des gamétocystes ♀ et ♂.

L'un et l'autre cas existent dans la nature :

Von Stosch (1958 b) a montré que chez *Rhabdonema adriaticum*, on ne constatait de copulations qu'entre des cellules provenant de deux clones différents. Mais ses travaux de 1954 nous apprennent que chez quelques Centrales (*Biddulphia rhombus*, *Melosira varians*), la détermination du sexe est diplophénotypique. Ainsi, les cellules de taille supérieure au 1/3 de la taille maxima ne donnent que des gamétocystes ♀ tandis que les cellules de taille inférieure au 1/5 de la taille maxima ne forment que des gamétocystes ♂. Les cellules de tailles intermédiaires peuvent donner l'un ou l'autre type de gamétocystes. Il faudrait pour résoudre ce problème entretenir des cultures cloniques de l'espèce pendant assez de temps pour obtenir des auxosporulations.

Une telle expérience permettrait peut-être de résoudre un autre problème :

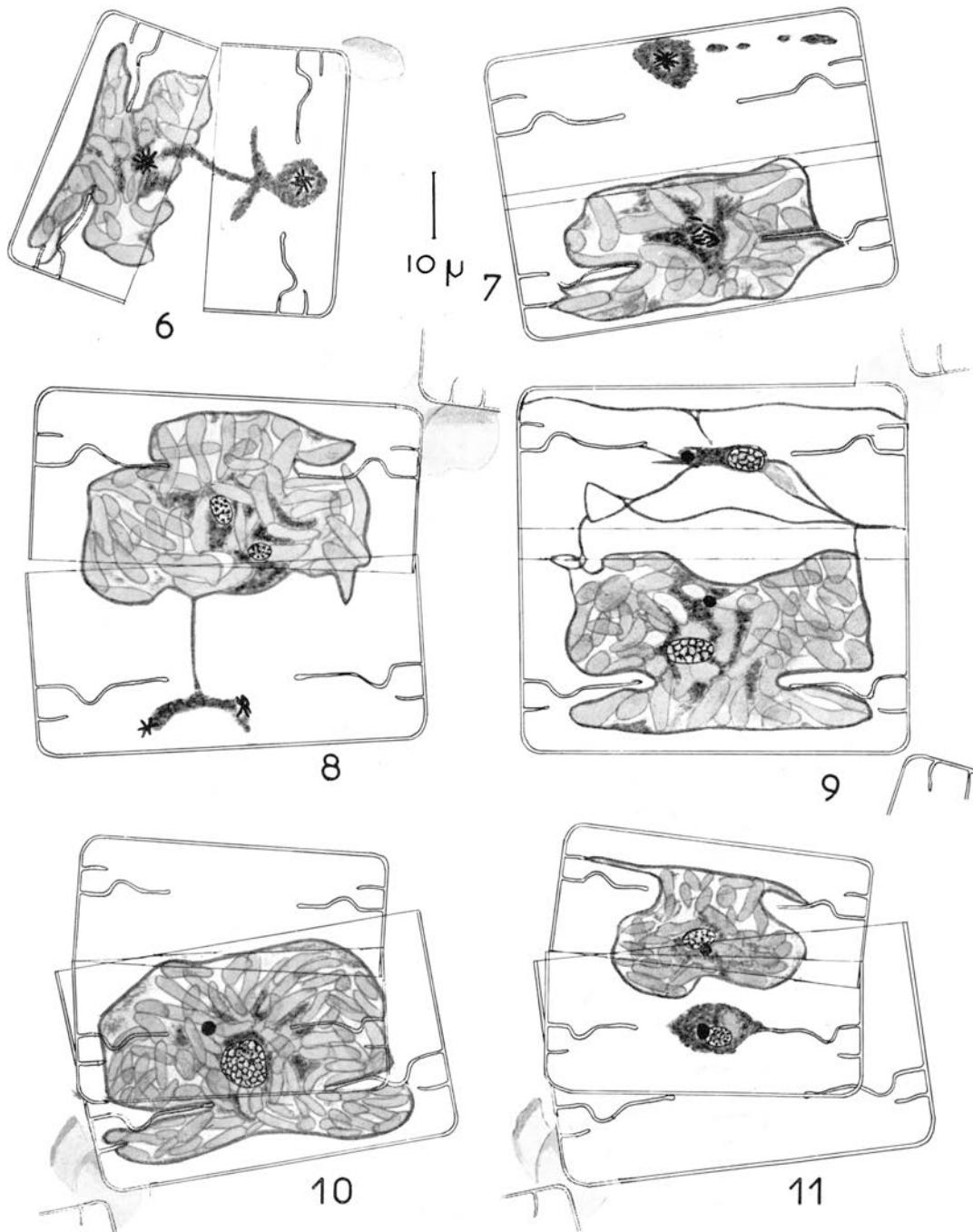
b) Quels sont les facteurs d'ordre biologique qui interviennent pour déterminer l'auxosporulation ?



M.F. MAGNE-SIMON

PLANCHE I

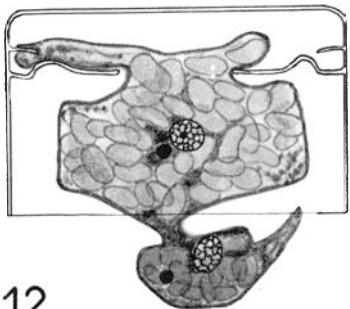
1. Accouplement des cellules ♂ (zygotène, à droite) et ♀ (pachytène, à gauche).
2. Diacinèse dans une cellule ♂.
3. Télophase hétérotypique dans une cellule ♀.
4. Fin de mitose hétérotypique dans une cellule ♂.
5. Fin de mitose hétérotypique dans une cellule ♀.



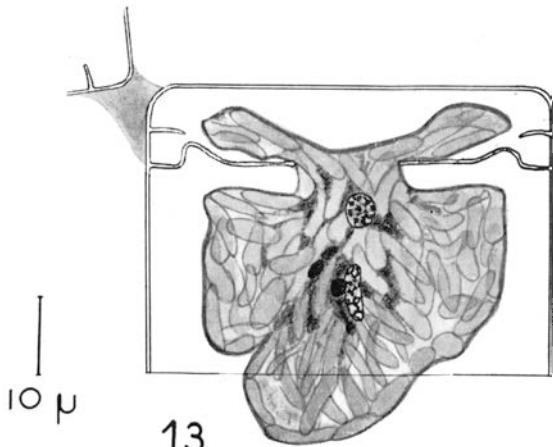
M.F. MAGNE-SIMON

PLANCHE II

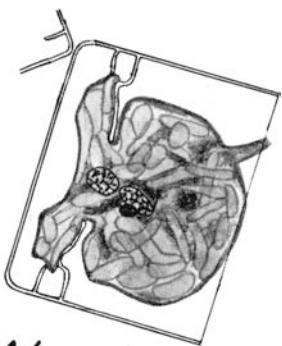
6. Métaphase-anaphase homotypique dans une cellule ♂.
7. Métaphase-anaphase homotypique dans une cellule ♀.
8. Cellule ♀ en fin de méiose.
9. Méiose terminée dans une cellule ♀.
- 10 et 11. Couple de gamètes (10 = gamète ♀, 11 = gamète ♂) entre la fin de la méiose et la copulation. La cellule ♀ est ouverte, la cellule ♂ ne l'est pas et contient encore, à côté du gamète, le corps résiduel nucléé.



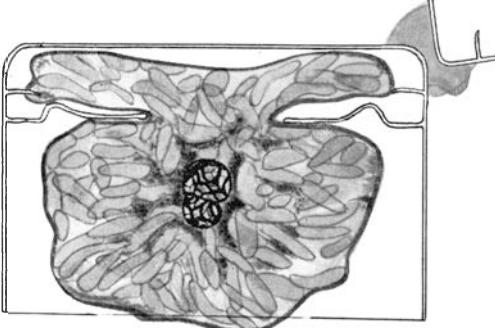
12



13



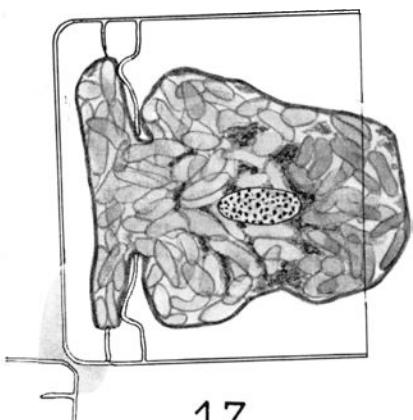
14



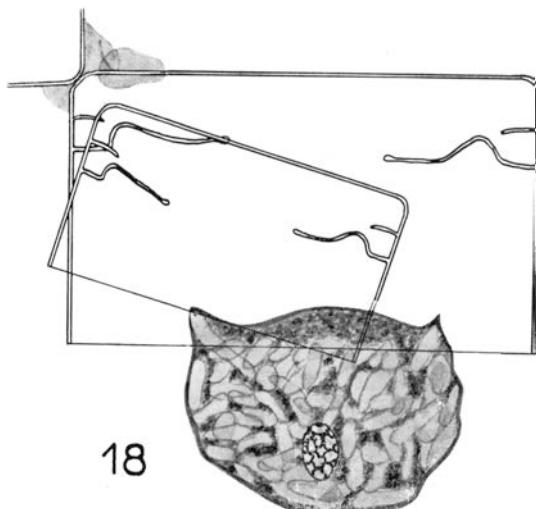
15



16



17

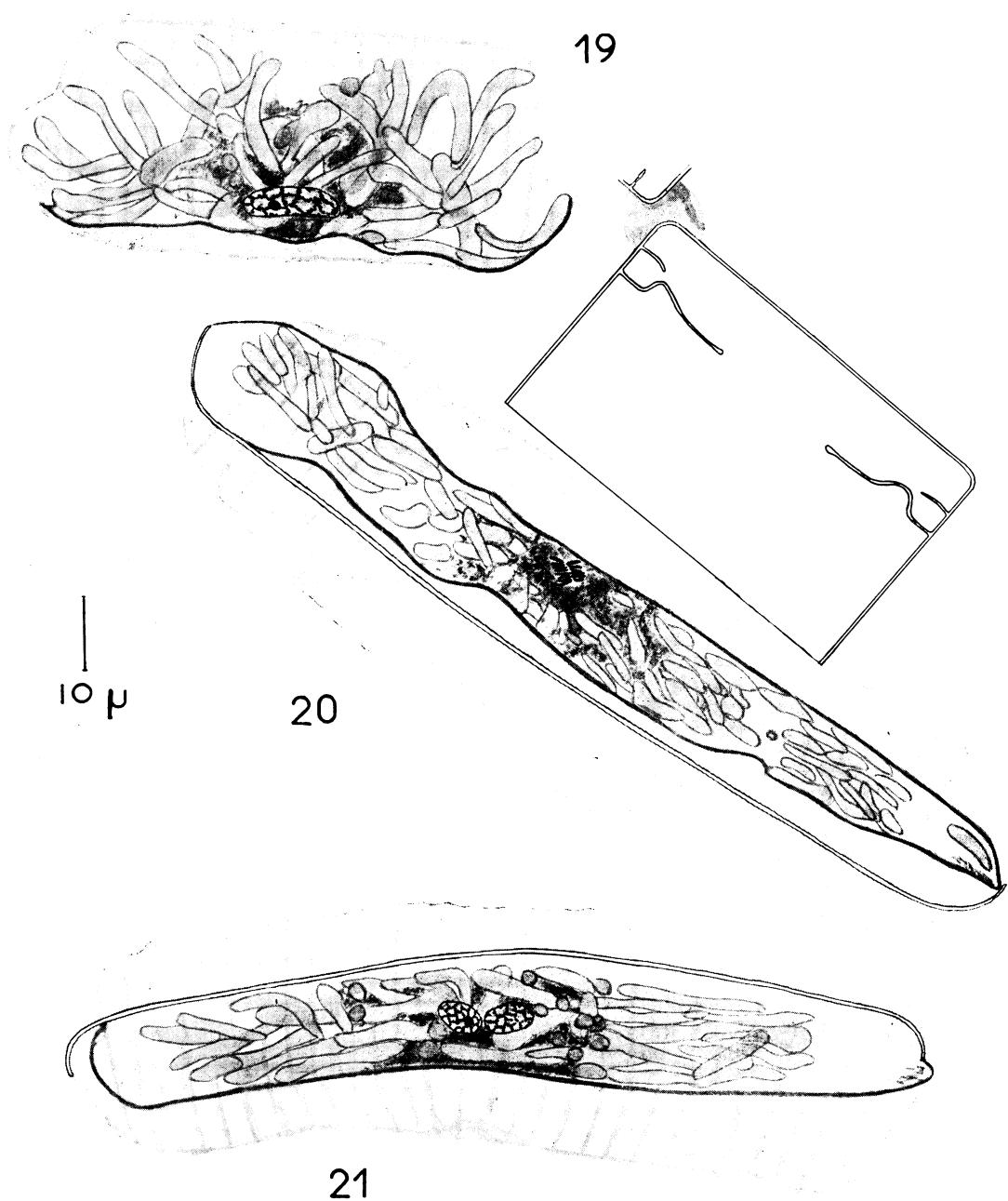


18

M.F. MAGNE-SIMON

PLANCHE III

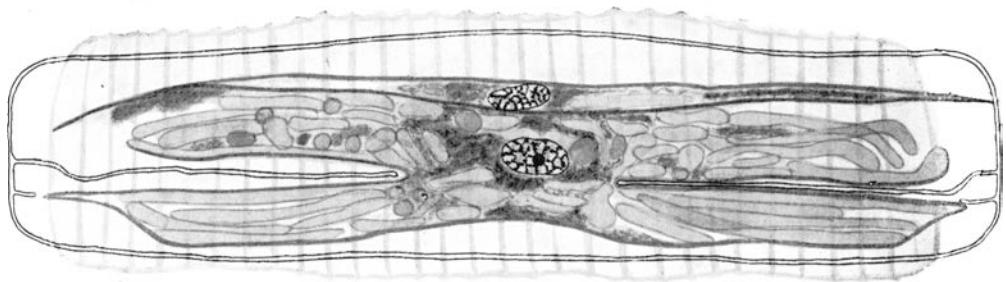
12. Copulation.
- 13 et 14. Pénétration du gamète ♂ dans le gamète ♀.
15. Fusion nucléaire.
16. Détail de la fusion nucléaire.
17. Spore encore retenue par le septum.
18. Spore s'échappant du frustule de la cellule-mère.



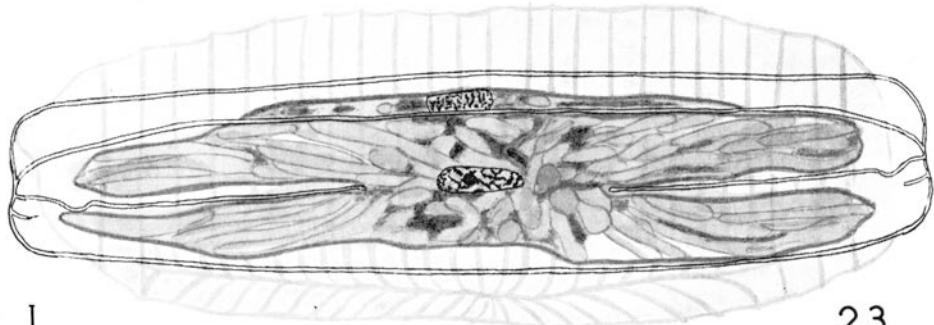
M.F. MAGNE-SIMON

PLANCHE IV

19. Formation du perizonium autour de la spore.
20. Formation de la première valve, aseptée, et métaphase de la mitose métagame.
21. Fin de la mitose métagame par formation de 2 noyaux dont un dépourvu de nucléole.

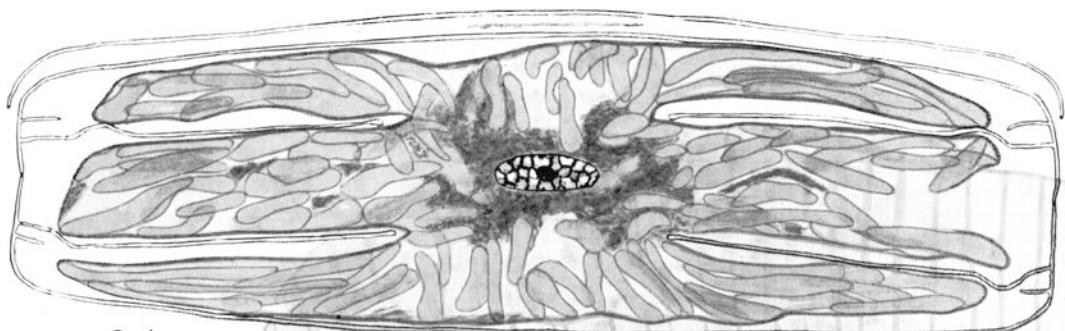


22



23

↓
10 μ

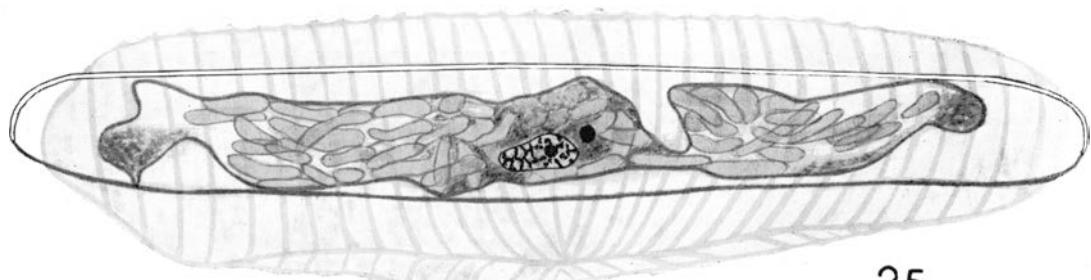


24

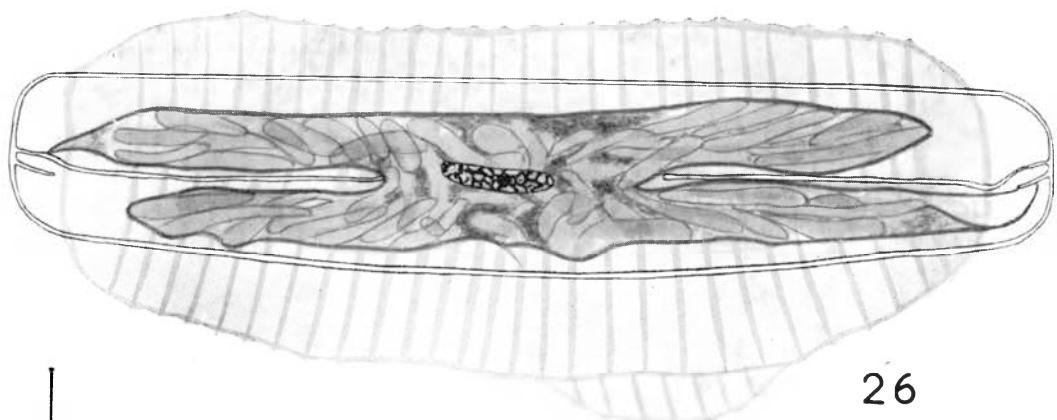
M.F. MAGNE-SIMON

PLANCHE V

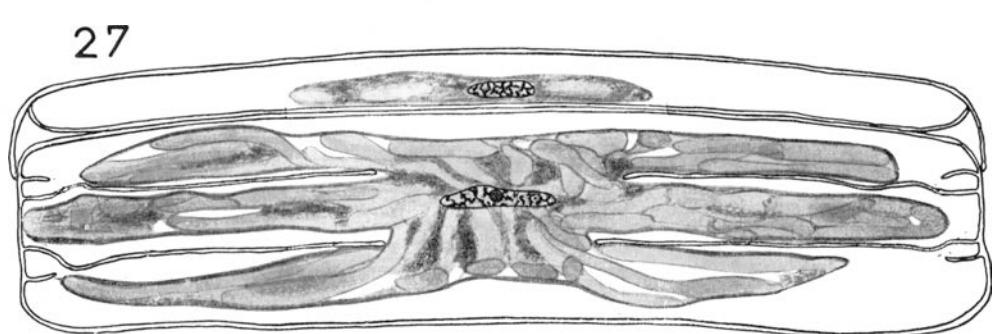
22. Formation de la 2^e valve, septée, et isolement du noyau anormal par une cloison cytoplasmique.
23. Formation de la troisième valve par silicification de la cloison cytoplasmique.
24. Résorption du noyau anormal et élimination de la première valve et du perizonium. L'auxosporulation est terminée.



25



26



M.F. MAGNE-SIMON

PLANCHE VI

25. Formation de la première valve et fin de la mitose métagame donnant un noyau normal et un noyau pycnotique.
26. Formation de la deuxième valve et élimination du noyau pycnotique. L'auxospore est terminée.
27. Tentative exceptionnelle de formation d'une seconde auxospore à partir du noyau anormal issu de la mitose métagame.

Ici aussi, deux hypothèses se présentent à nous.

D'une part, il se peut que l'auxosporulation soit déclenchée par la rencontre fortuite de deux lignées de cellules de sexes opposés et de tailles convenables. L'accouplement accidentel provoquerait ensuite la méiose.

La seconde hypothèse s'appuie sur le fait, déjà cité, que l'on observe souvent une absence de synchronisme dans la méiose, entre les gamétocystes ♂ et ♀. Il serait possible que, sous l'effet d'un facteur lié à la taille de la cellule, le noyau de l'un des futurs gamétocystes entre en méiose. Un chimiotactisme guiderait ensuite vers cette cellule une cellule de sexe opposé dont le noyau entrerait à son tour en méiose.

Dans un cas comme dans l'autre, il est difficile d'expliquer de quelle façon le gamétocyste ♂ se déplace pour aller se fixer sur un coussinet angulaire de la chaîne ♀, puisqu'il ne possède aucun moyen de locomotion.

3. Problème phylogénétique.

Il nous faut maintenant envisager la possibilité de placer le cas de *Grammatophora marina* dans l'hypothèse de von Stosch sur la filiation Centrales-Pennales par l'intermédiaire des Tabellariacées.

Si nous faisons exception des espèces des deux grands groupes chez lesquelles la sexualité a dévié pour aboutir à l'autogamie, nous constatons que l'oogamie est le type de sexualité le plus répandu chez les Centrales : gamète ♀ gros et immobile, gamète ♂ petit et flagellé.

Chez les Pennales raphidées, on observe au contraire une cystogamie isogamique ou anisogamique : le gamète ♀ et le gamète ♂ sont morphologiquement semblables, non flagellés, mais la copulation peut avoir lieu soit à l'intérieur du gamétocyste ♀ (anisogamie faisant penser à l'oogamie des Centrales), soit entre les deux gamétocystes d'où les deux gamètes se sont échappés en rampant (isogamie).

Quant aux Tabellariacées, elles constituent un groupe à part parmi les Pennales à cause de l'absence du raphé. Nous trouvons parmi elles le genre *Rhabdonema* qui présente une oogamie caractéristique semblable à celle que l'on trouve chez les Centrales, avec toutefois cette différence que les spermaties ne sont pas flagellées et doivent se déplacer en rampant jusqu'à l'oogone.

Le genre *Grammatophora*, dont le présent mémoire expose le comportement sexuel de l'une des espèces, est relativement proche, du point de vue systématique et cytologique, des *Rhabdonema*. Mais ici, il n'y a pas oogamie mais cystogamie anisogamique. Les deux gamétocystes ♀ et ♂ se comportent au cours de la méiose de façon rigoureusement semblable. Il y a dans chacun d'eux élimination de trois des quatre noyaux issus de la méiose et conservation de la masse cytoplasmique indivise. La copulation se fait ensuite dans le gamétocyste ♀ par la réunion du contenu entier des deux gamétocystes. Le mode de reproduction est typique des Pennales et se retrouve dans de nombreuses espèces de raphidées.

Ainsi, nous voyons que les Tabellariacées, si elles se classent

sans équivoque parmi les Pennales par leurs caractères morphologiques et cytologiques, présentent tout de même par les caractères de la reproduction une double ouverture, d'une part vers les Centrales par les espèces oogames, d'autre part vers les Pennales par les espèces cystogames.

Il est certain que l'oogamie de *Rhabdonema* est insuffisante pour établir une filiation directe des Centrales aux Pennales par les Tabellariacées. Mais les faits que nous venons de résumer peuvent apporter un appui supplémentaire aux hypothèses avancées par Karsten, puis par von Stosch sur la situation de cette famille comme trait d'union entre les deux grands groupes de Diatomées.

Summary

Hitherto, the details of the formation of auxospores by *Grammatophora marina* were unknown. It was established only that they existed, that they are binucleate at a certain stage of development, and it was supposed that they were formed by a sexual process.

The observations of the author on this species have revealed that auxosporulation involves meiosis, followed by copulation of haploid gametes. Meiosis takes place in identical fashion in males and females, and results in the formation of a single haploid gamete per gametocyst, following the elimination of 3 of the 4 nuclei. Copulation occurs in the frustula of the female gametocysts, giving a diploid spore which rounds up, leaves the frustula, and lengthens considerably while forming at the same time a striated mucilaginous coat, or perizonium, which persists for a fairly long time. Shortly after formation of the perizonium, one observes within it the formation of the two silicated valves, one after the other, of the primary cell. These are about three times longer than those of the mother cell. Simultaneously, there takes place in the auxospore a metagenetic mitosis which can terminate in one of two ways. In one instance, apparently the less frequent situation, only one of the two telophase nuclei reforms completely: the other degenerates through pyknosis. In the other instance, the two nuclei are reconstituted side by side, but one lacks a nucleolus. The nucleus lacking a nucleolus is eventually separated from the rest of the cell by a cytoplasmic wall in which silica is deposited, forming a third valve within the first one. When the perizonium disappears, the first valve detaches itself, and the abnormal nucleus is eliminated in this fashion. In both instances there is produced at the end of auxosporulation a uninucleate cell, having three times the length of the cells from which it was formed, and from this cell new clones will arise.

The family of Tabellariaceae, which belongs to the Pennales, has for a long time been considered, for various reasons, to be intermediate between the Centrales and the Pennales. The most frequent mode of sexuality in the Centrales is oogamy, while in the Pennales one encounters more often isogametic or anisogametic cystogamy. Recent studies of von Stosch have shown that oogamous Tabellariaceae exist: in particular, several species of the genus *Rhabdonema*. The genus *Grammatophora* is fairly close to *Rhabdonema* with respect to structural and cytological characteristics. The dual outlook of the Tabellariaceae, on the one hand toward the Pennales in *Grammatophora*, and on the other toward the Centrales in *Rhabdonema*, can be considered an argument in favor of von Stosch's hypothesis to the effect that this family occupies an intermediate position between the two major groups of Diatoms.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CHADEFAUD, M., 1960. — Traité de Botanique systématique. T. I : Les végétaux non vasculaires. Paris.
 GEITLER, L., 1953. — Das Auftreten zweier obligater metagamer Mitosen ohne Zellteilung während der Bildung der Erstlingsschalen bei Diatomeen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 66, p. 621.

- GEITLER, L., 1957. — Die sexuelle Fortpflanzung der pennaten Diatomeen. *Biol. Rev.*, 32, pp. 261-295.
- GEITLER, L., 1961. — Organisation und sexuelle Fortpflanzung der Diatomeen. *Fortschr. und. Fortschr.* 31, pp. 102-104.
- KARSTEN, G., 1925. — Zur Entwicklungsgeschichte der Diatomeen. I. Die Tabellarieen und ihre Auxosporenbildung. *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 13, pp. 326-333.
- KARSTEN, G., 1928. — Bacillariophyta in : *Engler & Prantl, Naturlichen Pflanzenfamilien*, 2, pp. 105-303.
- LEBOUR, M., 1930. — The planktonic Diatoms of northern seas. London.
- MAGNE-SIMON, M.F., 1960. — Note sur le processus de l'auxosporulation chez une Diatomée marine, *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 251, pp. 3040-3042.
- VON STOSCH, H.A., 1954. — Die Oogamie von *Biddulphia mobilis* und die bisher bekannten Auxosporenbildungen bei den Centralen. *Rapp. Comm. 8^e Cong. Intern. Bot.*, 17, pp. 58-68.
- VON STOSCH, H.A., 1956. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischer Diatomeen. I. Geschlechtszellenreifung, Befruchtung und Auxosporenbildung einiger grundbewohnender Biddulphiaceen der Nordsee. *Arch. f. Mikrobiol.*, 23, pp. 327-365.
- VON STOSCH, H.A., 1958 (a). — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischer Diatomeen. III. Die Spermatogenese von *Melosira moniliformis* Ag. *Arch. f. Mikrobiol.*, 25, pp. 274-282.
- VON STOSCH, H.A., 1958 (b). — Kann die oogame Araphidee *Rhabdonema adriaticum* als Binderglied zwischen den beiden grossen Diatomeengruppen angesehen werden ? *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 71, pp. 241-249.
- VON STOSCH, H.A., 1958 (c). — *Rhabdonema adriaticum*, an oogamous pennate Diatom. *Abstr. 3rd Intern. Seaweed Symp.*, p. 26.