

Zeitschrift: Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz = Matériaux pour la flore cryptogamique suisse = Contributi per lo studio della flora crittogama svizzera

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 1 (1898)

Heft: 3

Artikel: Algues vertes de la Suisse : pleuroccoïdes-chroolépoides

Autor: Chodat, R.

Kapitel: Morphologie

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-821060>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 16.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

rare et qu'il ne soit plus possible de la retrouver. Le dessin sera ainsi un document permettant la vérification.

Les récoltes sont alors divisées en deux parties, l'une qui entrera dans la collection, l'autre qui sera réservée pour l'étude et la préparation des cultures.

Parlons tout d'abord de la première catégorie; on peut conserver les algues en les faisant sécher sur un morceau de papier blanc ou de mica; ce mode de conservation est mauvais; il faut, lorsqu'on veut réétudier ces végétaux, leur redonner leur apparence quasi-primitive en les faisant gonfler dans l'acide lactique. (Les Cyanophycées se laissent cependant souvent admirablement conserver par la simple dessiccation.)

Il vaut mieux établir une collection en liquides fixateurs et conservateurs. De tous les liquides utilisés je préfère actuellement le formol que l'on ajoute à raison de 3 à 5 % au liquide qui contient les algues. Elles ne subissent de ce fait le plus souvent aucune contraction appréciable, et les moindres détails tels que cils, stigma, enveloppe gélatinée sont conservés avec une admirable netteté. J'ai pu ainsi étudier le nouveau genre *Stapfia*, le *Brachiomonas marina*, etc.

On a proposé le liquide de Ripart, mais j'ai dû y renoncer, car les champignons finissent par l'envahir. L'alcool, l'alcool iodé conviennent parfaitement aux Protococcacées et à beaucoup d'autres algues.

Quant aux méthodes de préparation, de coloration, etc., ce n'est pas ici la place d'en parler. Je renvoie le lecteur au traité de Strasburger (*Das botanische Praktikum*) ou à l'excellent opuscule de M. Pfeiffer von Wellheim (*Zur Präparation der Süßwasseralgen*, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1894, XXVI, 694), traduit dans le Bulletin de la Société Belge de Microscopie, (T. XXIV, p. 22 et seq.), par M. J. Challon.

Protoplasma.

Le Cytoplasma est loin de remplir toute la cavité de la cellule des algues vertes. Cela paraît être cependant chez quelques Protococcacées où l'on n'aperçoit point de vacuoles. Chez beaucoup, il forme un sac continu, parfois très mince, duquel partent des trabécules et des cordons qui, en s'anastomosant, constituent le protoplasma réticulaire de beaucoup de cellules d'algues. Cette disposition est surtout visible chez celles dont les cellules atteignent une dimension considérable (*Eremosphaera*, *Cladophora*). Je ne saurais admettre l'idée de M. Dangeard, selon laquelle le protoplasma de certaines Chlamydomonadées serait limité à un cordon axial ou pariétal, ou à une calotte antérieure ¹⁾.

¹⁾ Dangeard — Histoire d'une cellule, *Le Botaniste*, 1899.

Toujours, le plasma forme une vésicule complète qui n'est, à l'état vivant, interrompue en aucun point. C'est avec raison que ce savant insiste sur le balancement qui s'établit entre les organes de la cellule et en particulier le chromatophore et le cytoplasma ; mais les expériences de plasmolyse montrent que partout ces organes sont renfermés dans un utricule continu.

Comme partout dans les végétaux supérieurs, il est incolore ; on a, il est vrai, prétendu que chez certaines algues le plasma pouvait être partiellement coloré en vert là où le chromatophore n'était pas différencié (*Hydrodictyon*)¹⁾. Cela paraît être ainsi chez plusieurs Protococcacées, mais il est probable qu'en employant des réactifs on arriverait à montrer qu'ici, encore, le chloroleucite est nettement différencié.

Dangeard dans ses belles recherches sur les *Chlamydomonadinées* a constaté les variétés suivantes de protoplasma :

- 1° Cytoplasma homogène chromatique ou achromatique ;
- 2° Protoplasma réticulé chromatique ou achromatique.

Cet auteur n'a pu constater aucune loi dans la distribution de ces deux variétés du protoplasma qui dans les deux cas est en connexion directe avec les flagellums.

Le cytoplasma contient parfois des granulations, des corpuscules qui ne se colorent pas avec les réactifs, d'autres qu'on peut colorer à l'hématoxyline ammoniacale, d'autres enfin que la fuchsine acide teint en rouge vif ainsi que l'hématoxyline. Dangeard les a étudiés chez les *Chlamydomonadinées* ; nous les avons retrouvés chez les algues les plus diverses, Tétrasporeacées, Chétophoracées, *Botryococcus*. Cette dernière catégorie de granulations simule parfois des granulations de nucléochromatine qui peuvent alors, lorsqu'elles abondent, rendre l'étude du noyau difficile.

Ces corpuscules protéiques diminuent ou disparaissent lors de la division ou de la production des zoospores ou des gamètes (*Chlorogonium*, *Botryococcus*, *Palmella*, *Tetraspora*, *Pleurococcus*, *Eudorina*).

L'existence d'un sac protoplasmique continu peut être facilement démontrée par la plasmolyse. J'ai montré, avec M. Boubier²⁾, que quelle que soit la plante examinée l'adhérence du protoplasme à la membrane était très grande et que, dans son retrait, il s'en séparait comme le ferait une substance visqueuse éloignée du substratum auquel elle adhérerait, c'est-à-dire qu'il reste pendant un temps, souvent assez long, relié à cette membrane par un grand nombre de filets de protoplasma homogène et hyalin.

¹⁾ Klebs — *Hydrodictyon*, Bot. Zeit. 1891.

²⁾ Chodat et Boubier, Sur la Plasmolyse et la membrane plasmique, Paris 1898, Journal de Botanique de Morot.

C'est à cet état que se trouve le plasma des *Sphaerella* réuni à la membrane par des filets simples ou ramifiés.

Le plasma de la plupart des cellules d'algues semble être limité à sa cellule. Chez quelques-unes, on a essayé de démontrer l'existence de communications protoplasmiques. A. Meyer¹⁾ a reconnu l'existence de

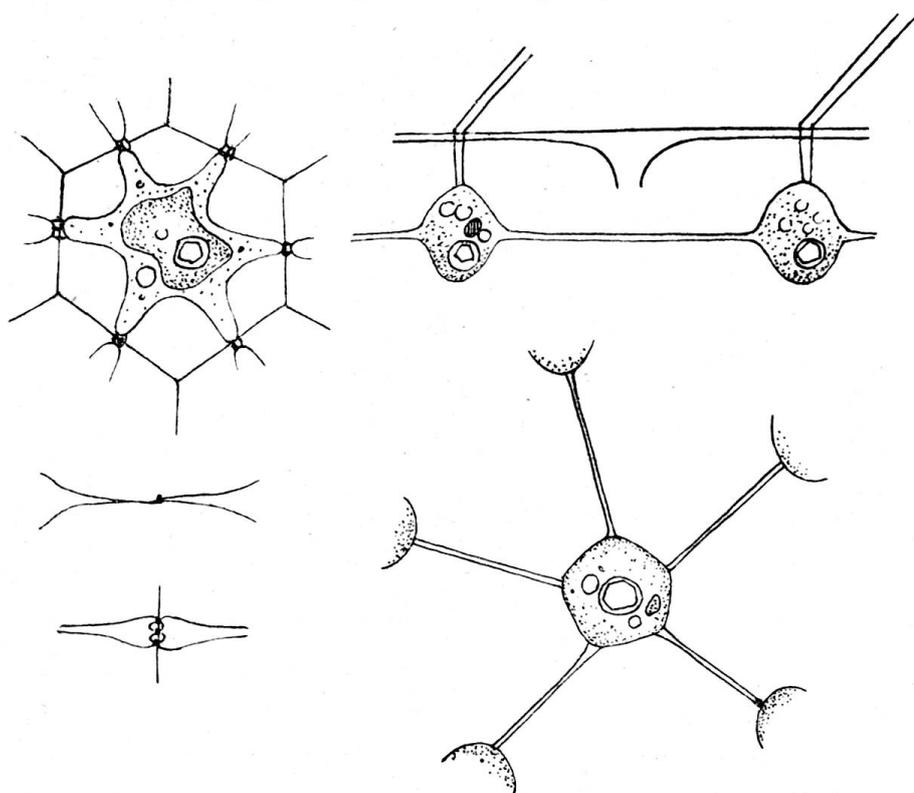


Fig. 1. — *Volvox globator*. — A. Cellule de l'hémisphère trophique, vue de face. On y voit six prolongements protoplasmiques qui vont se joindre aux filets des cellules voisines; B. Pores avec filets connectifs; — *Volvox aureus*. — C. Deux cellules qui envoient au dehors, à travers la gelée, les deux flagellums, réunies par un filet protoplasmique; D. Cellule vivante, vue de face, munie de cinq anastomoses protoplasmiques. (D'après A. Meyer.)

ces filets dans les colonies de *Volvox*, qui constitueraient ainsi *un tout organique*. Klein croyait que la cloison entre deux cellules n'était pas perforée et que les filets latéraux de chaque cellule s'approchaient de très près de ceux des cellules voisines, mais ne se reliaient pas directement à eux. On a prétendu que de semblables communications existeraient entre les cellules des *Gonium*. Je n'ai pas réussi à les apercevoir. Selon Klebs les zoospores d'*Hydrodictyon* sont dès le début réunies par des filets protoplasmiques, ce qui expliquerait leur motilité atténuée et leur disposition régulière en réseau. Senn admet, sans preuve aucune, l'existence de semblables filets entre les zoospores du *Pediastrum*.

¹⁾ A. Meyer, *Die Plasmaverbindungen etc. von Volvox globator, aureus und tertius*, Bot. Zeit. 1896, pag. 187.

La méthode plasmolytique utilisée par Kohl¹⁾ pour démontrer l'existence de ces filets est incertaine ; j'ai montré que ces filets s'observent aussi bien vers les parois latérales que vers les diaphragmes lorsqu'on fait subir une rétraction au protoplasma.

En résumé, ce qu'on sait de certain sur les communications protoplasmiques entre les cellules des algues vertes se réduit à fort peu de chose. Il ne faut pas oublier que l'individualité de chaque cellule est très grande dans la plupart des Chlorophycées et qu'une division du travail ne s'observe que rarement. Istvanfi a montré clairement les communications protoplasmiques qui unissent les *protoplastes* des cellules contiguës dans le *Cladophora glomerata*.

Bibliographie.

- Strasburger, *Schwärmsporen, Gameten und das Wesen der Befruchtung*.
 Dangeard, *La Cellule, Mémoire sur les Chlamydomonadinées*.
 L. Klein, *Volvoxstudien*, Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. XX, 132 (fil. plasmiques).
 Rostafinski, *Ueber den roth. Farbstoff einiger Chlorophyceen*, Bot. Zeit. 1881.
 Kohl, *Plasmaverbindungen bei Algen*. Ber. d. d. bot. Ges. IX, 9.
 Pringsheim, *Bau und Bildung der Pflanzenzelle*, Berlin 1854 (filets plasmiques).
 Townsend, Pfeffer, Ber. der mathm. phys. Classe der K. Ges. Leipzig. p. 506 (filets plasmiques).
 H. de Vries, B. d. d. bot. G. VII (1889) (Tonoplasme de *Spirogyra*).
 Klebs, *Bild. der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon*. Bot. Zeit. 1891 (Plasmolyse et filaments plasmiques qui adhèrent en réseau à la membrane).

Vacuoles.

Les vacuoles des algues vertes ne diffèrent pas essentiellement de celles des autres plantes. On y trouve en solution toute espèce de substances minérales et végétales. De Wildeman a trouvé les vacuoles à tannin très répandues.²⁾

Le suc cellulaire est très rarement coloré. Je n'en connais aucun cas parmi les *Euchlorophycées*. Par contre, les Conjuguées ont parfois le suc cellulaire coloré en violet (*Aucylonema Nordenskiöldii* des neiges — *Spirogyra* diverses [à Champex p. ex.]). Lagerheim qui a étudié ce pigment soluble l'appelle phycoporphyrine.

¹⁾ Kohl, *Protoplasmaverbindungen bei Algen*, Ber. d. Deutschen bot. Gesell. IX, 99, Tab. I.

²⁾ De Wildeman C. R. de la Soc. Royale de Botanique ; Bruxelles, 1886.

La présence d'un pigment surnuméraire est peut-être en relation avec le mode de vie nivale pour ce qui concerne l'*Ancylonema* ; pour le *Spirogyra* et d'autres Conjuguées aucune explication satisfaisante n'a encore été proposée.

Je n'ai pas à entrer ici dans la discussion relative à l'autonomie des vacuoles. Je rappellerai seulement que la vacuole centrale s'individualise dans les grandes cellules d'*Hydrodictyon* (Klebs, l. c.) et que c'est autour d'elle que naît le réseau nouveau. Comme elle ne se divise pas, chaque vacuole centrale des nouvelles cellules sera de néo-formation. J'ai pu constater le même phénomène chez le *Cladophora*. Klebs a d'ailleurs critiqué avec raison la théorie de Went au sujet des vacuoles qui ne sauraient être considérées comme des individualités permanentes de la cellule. Went a défendu l'idée que toutes les vacuoles des algues dériveraient de la vacuole de la zoospore par division. Elles peuvent parfois s'individualiser mais ne sont pas toujours issues d'anciennes vacuoles par division.

Vacuoles contractiles.

Ces curieuses formations ne s'observent pas exclusivement chez les zoospores ou les gamètes des algues vertes. Ce n'est que chez les *Volvocinées*, c'est-à-dire chez des algues qui ont réalisé un état zoospore prépondérant que pendant la période végétative elles sont en activité.

Les vacuoles contractiles sont ordinairement au nombre de deux ; quelques *Chlamydomonadées* et *Volvox globator* en possèdent un plus grand nombre (*Chlamydomonas globulosa*, *Cercidium*, *Chlorogonium*).

Les vacuoles contractiles alternantes sont généralement placées au-dessous des cils, vers la partie antérieure du corps. Parfois on en rencontre dispersées dans tout le corps.

Bibliographie.

- Went, *Die Vermehrung der Vacuolen*, Jahrb. für wiss. Bot. 1888. XIX.
 Klebs, *Einige Bemerkungen über die Arbeit von Went (die Entstehung der Vacuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen)*. Bot. Zeit., 1890, p. 549.
 Cienkovski, *Ueber einige chlorophyllhaltige Gleocapsen*, Bot. Zeit. 1865, s. p. 20 (vacuoles caractéristiques pour les Palmellacées).
 Cohn, Beiträge 2, p. 102, 1877 (vacuoles du Gonium).
 N. Pringsheim, *Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction*, p. 354. Jahrb. f. w. Bot. XII (vacuoles à tannin).
 Pfeffer, *Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen*, p. 335. Untersuch. aus dem bot. Institut. Tübingen, Bd. II. (Vacuoles à tannin).

Lagerheim, *Ueber das Phycoporphyrin, einen conjugaten Farbstoff*, in *Videnskabs-Selskabets Skrifter. I. Mathem.-naturv. kl. 1895, n° 5, Kristiania.*

Flagellums.

Les zoospores et les gamètes de beaucoup d'algues ont comme les cellules des Volvocinées un ou plusieurs cils vibratils qu'on nomme *flagellums*.

Les éléments mobiles des Volvocinées ont deux ou quatre cils ; chez les Protococcacées où l'état zoospore est rare il y a tantôt deux cils (*Dictyosphaerium*, *Eremosphaera*, *Pediastrum*, *Hydrodictyon*) tantôt quatre cils (*Golenkinia*) ; les Protococcacées ont des zoospores à deux cils comme les Trentepohliacées ; chez les Chétophoracées il y en a tantôt quatre tantôt deux, les gamètes ayant le même nombre de cils que les zoospores (*Aphanochaete*) ; tandis que les *Ulothrix* dont les zoospores sont à quatre cils ont des gamètes biciliés, les *Cylindrocapsa* de la même famille ont deux cils aux zoospores comme aux gamètes ; les Ulvacées, Coléochétacées ont deux cils également. Dans toutes ces familles ils sont disposés symétriquement.

Dans les Confervoïdées, les genres *Conferva*, *Hormidium*, *Bumilleria*, et toutes les Chlorothéciacées n'ont qu'un cil sur une zoospore souvent symétrique.

Il faut aller jusqu'aux Oedogoniacées pour trouver des zoospores munies d'une couronne de cils subapicaux ; dans les Siphonacées les seules *Vaucheria* ont une zoospore couverte de cils.

Des genres très voisins comme *Chlamydomonas* et *Carteria* ne diffèrent que par le nombre des cils ; *Chaetophora* et *Draparnaldia* sont évidemment très voisins par tous leurs autres caractères, mais le premier a deux cils à sa zoospore tandis que le second en a quatre.

Il est ordinairement malaisé de compter le nombre des cils pendant que les zoospores sont en mouvement. On se sert alors avec avantage d'une solution de cocaïne (2‰) proposée par Borzi, à la suite des observations de Schnetzler sur l'influence des alcaloïdes sur le mouvement des végétaux inférieurs. Par cet anesthésique le mouvement se trouve ralenti et les cils se laissent mieux distinguer.

On utilise avec avantage le formol qui en fixant ne produit pas de contraction des cils, ou des vapeurs de brome ou d'iode.

Les flagellums des zoospores des algues varient beaucoup comme longueur d'une espèce à l'autre ; en général ils sont finement cylindriques et égaux dans toute leur longueur. Chez les algues vertes les cils

d'une zoospore sont égaux. De quelle substance sont-ils formés ? On sait que les cils des Bactériacées ont été considérés comme dépendant de la membrane ; chez les algues vertes cela n'est certainement pas le cas car on les voit traverser la membrane et venir s'insérer directement sur le cytoplasma. Cela est surtout visible chez les *Chlamydomonadées* fixées par le formol où le cytoplasma un peu contracté est clairement

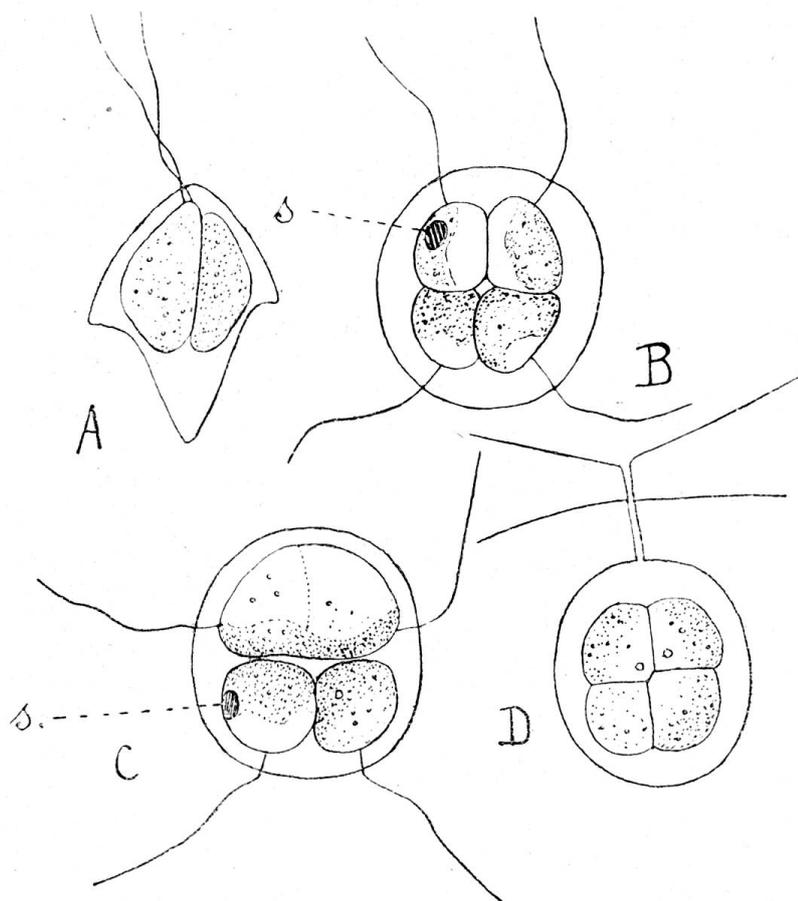


Fig. 2. — *Brachiomonas submarina* (Ajaccio, Mars 1899). — A. Individu en voie de division, montrant les deux cils attachés à l'une des moitiés. — *Eudorina elegans* (Salève, Octobre 1897). — B. Cellule en division; s, stigma; les cils sont régulièrement répartis; C. Phase moins avancée; D. Division pendant que les cils sont encore actifs; on les voit sortir au travers de la gelée; leur point d'attache n'a pu être déterminé exactement.

séparé de la membrane. Nous nous rattachons à la théorie de Hertwig qui les considère comme formés d'hyaloplasma et ressemblant à de minces pseudopodes. On n'a pas jusqu'à présent établi chez les algues vertes une relation entre les flagellums et un centrosome ou blépharoplaste analogue à ceux des Characées, Ptéridophytes et Cycadées-Gingkoacées. Il est important pour la distinction des espèces de *Chlamydomonadées* de noter si ces flagellums naissent de l'extrémité arrondie

antérieure de la cellule ou sur une papille cytoplasmique souvent surmontée d'une papille appartenant à la membrane¹⁾.

Pas plus que les vacuoles les flagellums ne sont des organes absolument individualisés; tantôt lors de la multiplication ils sont rejetés, tantôt ils sont dévolus par moitié aux deux cellules filles (fig. 2) (à vérifier).

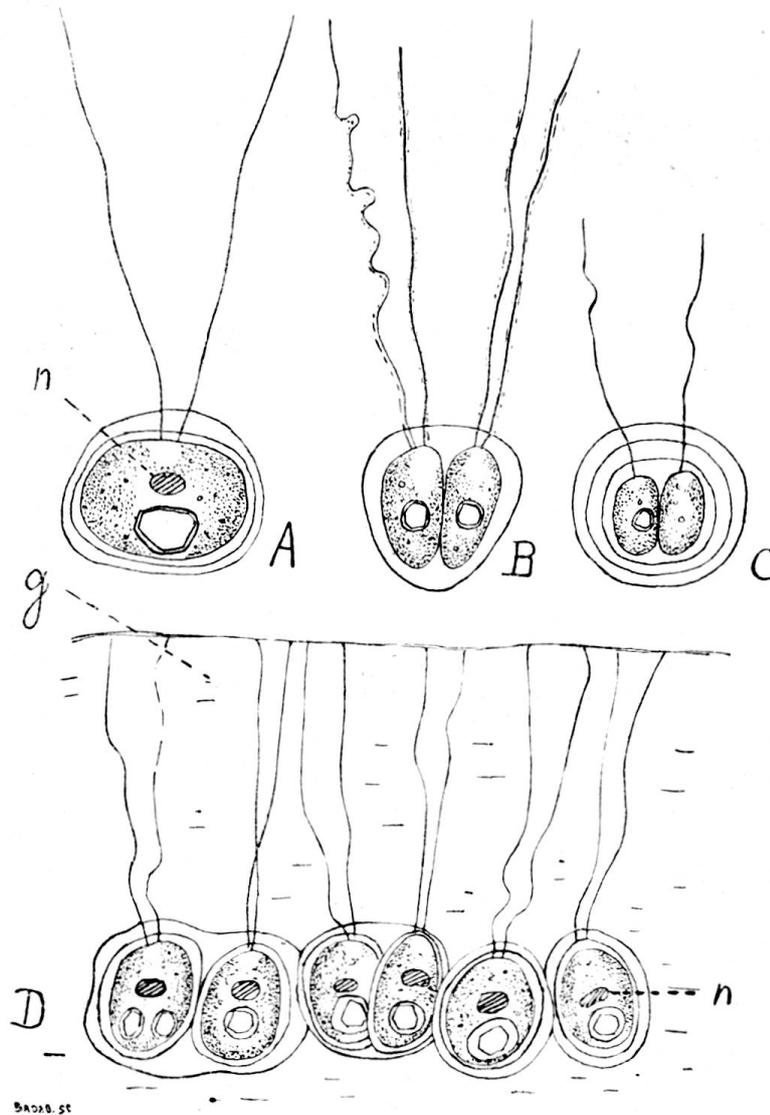


Fig. 3. — *Tetraspora gelatinosa*. — (Genève, Mars 1895). A, B, C. Divers états des cellules en voie de division et munies de leurs pseudo-cils. — *Stappia cylindrica* (Autriche) cellules régulièrement disposées à la périphérie du cylindre gélatineux et poussant leurs pseudo-cils vers la surface de ce dernier; g, manteau périphérique de la gelée; n, nucleus.

Il est intéressant de constater que dans plusieurs cas dûment observés ils sont mobiles durant la division de la cellule en deux, en quatre ou en un plus grand nombre de cellules. J'ai eu l'occasion d'observer ce phénomène plusieurs fois dans les genres suivants: *Gonium*,

¹⁾ Voir Goroschankine, *Chlamydomonas Reinhardi*.

Eudorina, *Brachiomonas*. Dans ce dernier genre les deux cils restent attachés à l'une des moitiés (division longitudinale). Chez *Eudorina* il semble qu'ils restent en relation avec une couche mince de cytoplasma. Comme durant ce phénomène le noyau perd son individualité en se divisant, l'indépendance du mouvement et de l'existence des cils vis-à-vis du noyau me semble démontrée.

Le plus souvent les cils sortent obliquement c'est à dire des deux côtés de la papille de la membrane. Chez le genre *Eudorina* et chez les *Volvox* on voit les deux flagellums sortir parallèlement comme au travers

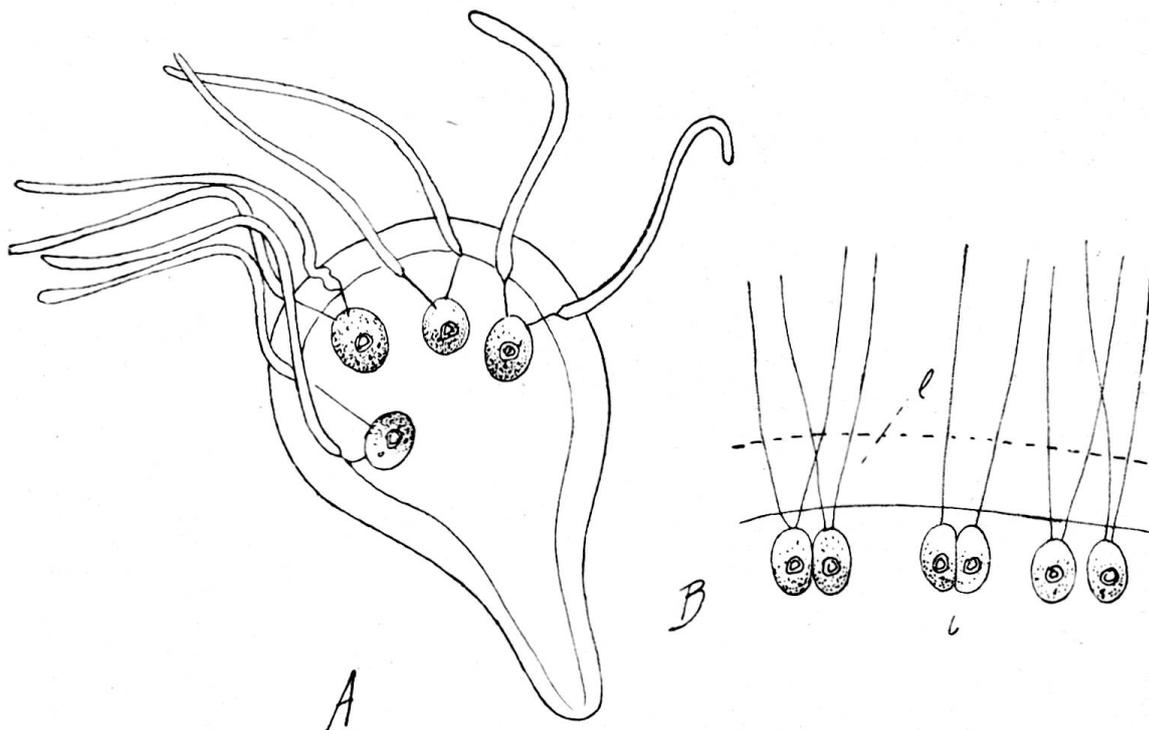


Fig. 4. — *Apicystis Brauniana*. — A. Colonie quadricellulaire dont l'enveloppe plus dense est traversée par les fins pseudo-cils qui au sortir de la colonie s'entourent d'une gaine de gelée spéciale; B. Cellules en voie de division, dont les pseudo-cils traversent le manteau de la colonie; i, cellule dédoublée avec répartition égale des cils; l, manteau de la colonie (d'après Correns).

d'un tube cylindrique qui paraît se prolonger au delà de la membrane générale gélifiée, car ils ne commencent à diverger que peu au delà de cette limite (fig. 2, D).

Le peu d'importance qu'ils jouent dans les phénomènes importants de la vie cellulaire est indiqué par leur manière d'être durant la fusion des gamètes; les deux protoplastes se rencontrent tantôt bec à bec, tantôt latéralement; il importe peu car les plasma sont déjà confondus et les noyaux accolés que les cils simplement additionnés entraînent la zygospore au loin.

Lors même qu'ils viendraient à se rencontrer comme dans le fusionnement apical ils restent distincts.

Comme la membrane plasmique les cils présentent peu d'électivité pour les substances colorantes.

Les pseudo-cils sont des formations analogues que l'on rencontre chez quelques Palmellacées. **Thuret** les a constatés pour la première fois chez les *Tetraspora*, **Fresenius** chez les *Apiocystis*, et **Stapf** et nous même chez les *Stapfia*. **Correns** en a fait une étude approfondie en ce qui concerne *Apiocystis*. Nous les avons vus et examinés dans ces trois genres. Chez *Stapfia* ils naissent à la façon des vrais cils de Volvocinées ou de zoospores de Palmellacées ; ils traversent la gelée spéciale, membrane, puis la gelée générale pour aboutir librement dans le milieu liquide (**Stapf**). Ils sont entourés chacun d'une gaine colorable en violet par le bleu de méthylène ; eux-mêmes se laissent imprégner assez facilement par les couleurs d'aniline, par exemple la safranine-eau d'aniline. Le pseudo-cil dans ces conditions paraît un peu toruleux et discontinu. Cela est sans doute un effet du réactif. Lors de la division les cils ne jouent aucun rôle actif. Il semble que parfois (*Stapfia*, *Tetraspora*) ils sont dévolus par moitié aux nouvelles cellules (fig. 3, C).

Les pseudo-cils d'*Apiocystis* sont entourés d'une gaine épaisse à leur sortie de la colonie, pour le reste ils concordent avec ce qui a été dit de ceux de *Tetraspora* et de *Stapfia* (fig. 4, B).

On ne sait jusqu'à présent quelle est la relation qui peut exister entre ces pseudo-cils et les soies muqueuses des Chétopeltidées (nob). Ces dernières sont probablement comparables aux pseudo-cils engainés des *Apiocystis*.

Bibliographie.

- Dangeard, *Mémoire sur les Chlamydomonadinées*, Le botaniste, 1899.
 Strasburger, *Schwärmsporen, Gameten und das Wesen der Befruchtung*,
 Histolog. Beiträge. Heft IV, 62.
 Thuret, *Zoospores des algues*, Ann. Sc. nat., III sér., 1850, t. XIV, Pl. XXI.
 Fresenius, Abhandl. der Senkenb. natf. Ges. II, 129, tab. XI.
 Correns, *Apiocystis Brauniana*, in Zimmermann Morphol. und Phys. der
 Pflanzenzelle.
 Chodat, *Stapfia, un nouveau genre de Palmellacées*, Bull. de l'Herb. Boissier 1897.
-

Stigma.

On appelle Stigma ou point oculiforme, une tache rouge qu'on rencontre chez les Volvocinées, et à l'état mobile zoospore chez beaucoup de Chlorophycées, de Flagellées et de Phéophycées.

Le stigma varie peu; c'est en général un corps baculiforme ou hémisphérique sous la membrane, à la limite extrême du protoplasma; tantôt situé en avant, tantôt vers le pôle postérieur, sa situation semble invariable chez une même espèce. Cette position si variable d'espèce à espèce ne semble pas parler en faveur d'une fonction visuelle. Son rôle me paraît actuellement totalement inconnu. La substance rouge qu'il contient se colore en bleu par l'iode; elle a donc une certaine analogie avec l'hématochrome des Trentepohliacées et des *Sphaerella*. Le stigma ne prend pas part au phénomène de la division comme élément actif. Chez *Eudorina*, il est dévolu à l'un des produits de la division et doit se former *de novo* dans les autres. (Fig. 2, B, C, s.)

Lors de la fusion des gamètes les deux stigma restent longtemps visibles, ne se fusionnent pas, mais finissent par disparaître (*Chlamydomonas*). J'ai observé que chez les zygotes de *Monostroma*, qui germent immédiatement, les deux stigma sont dévolus aux deux cellules filles.

Il y a des zoospores qui sont dépourvues de stigma; ce sont celles des Confervacées et des Trentepohliacées (?).

Chromatophore.

La question de l'origine du chromatophore chez les algues vertes ne présente pas de difficultés. En effet, aucune cellule capable de se diviser ou de fonctionner comme cellule reproductrice n'en est dépourvue. Les crampons ont le plus souvent le chromatophore très réduit, ou décoloré; il en est de même des rhizines et des poils des Chétophoracées.

Parfois assez difficile à définir (*Hydrodictyon*, quelques Protococcacées), il est le plus souvent très distinct et n'occupe qu'une partie de la cellule.

Chez certaines Chlamydomonadinées il remplit presque la cellule, ne laissant libre que la partie antérieure où sont logés les vacuoles et le noyau cellulaire; chez les Volvocinées et les Palmellacées, il est souvent en forme de cloche plus ou moins massive; parfois sa surface est munie de crêtes longitudinales (Fig. 5. G.) (*Chlamydomonas grandis* Stein) ou fendu en lanières (*Chl. Kleinii* Schmdl.), ou irrégulièrement perforé, réticulé (Fig. 5, A.) (*Ch. reticulata*), ou perforé par

une fenêtre rectangulaire (*Ch. pertusa* Chod.). Cette variabilité extrême qu'il présente dans le genre *Chlamydomonas* est remplacée par une grande uniformité chez les autres Volvocinées, où il est toujours plus ou moins en cloche.

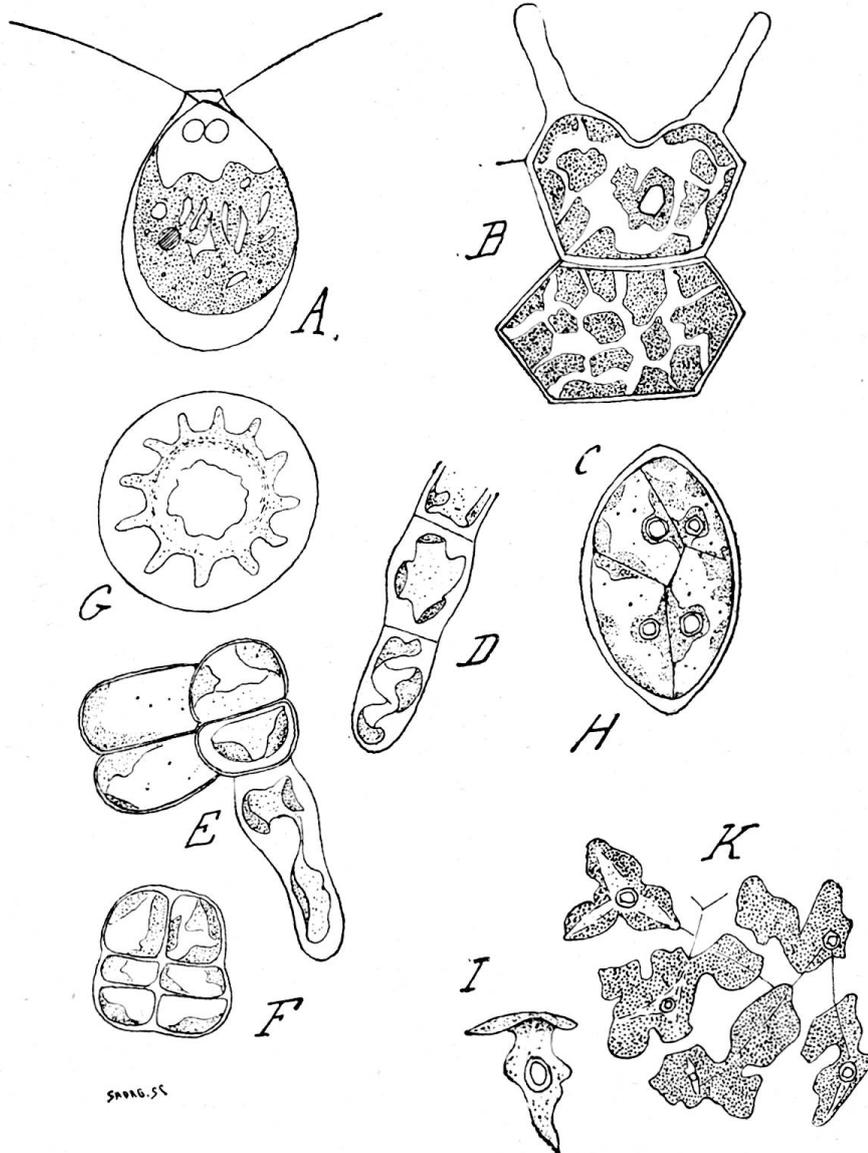


Fig. 5. — Divers aspects du chromatophore chez les Chlorophycées. — A. *Chlamydomonas reticulata*, chromatophore perforé; B. Deux cellules de *Pediastrum Borjanum* montrant la fragmentation du chromatophore; C. Cellule de *Scenedesmus costatus* en voie de division, montrant le chromatophore lobé; D. Filament de *Pleurococcus Nægeli* avec chromatophore en plaque ou lobé ou subspiralé; E, F. Divers états du *Pleurococcus* précédant montrant la variation du chromatophore; G. Section optique du *Chlamydomonas Steinii* Gorosch. montrant les crêtes du chromatophore; I. Chromatophore pulvinulé d'*Eremosphaera* vu de profil; K. Chromatophores du même vus de face.

Chez les Protococcacées, il est ordinairement en plaque pariétale simple ou ondulée (*Dictyosphaerium*, *Golenkinia*, *Kirchneriella*, etc.), épaissie

ordinairement au milieu pour y former le pyrénôïde. Cette plaque pariétale peut, avec l'accroissement de la cellule, devenir lobée, incisée sur ses bords et, par accroissement inégal, finir par être irrégulièrement perforée (Fig. 5, B) (*Scenedesmus quadricaudatus*, *S. Opoliensis* Richt., *S. curvatus* Bohlin, *Pediastrum Boryanum*).

Il en est de même chez beaucoup de Pleurococcacées et de Chétophoracées. Dans le *Pleurococcus Nägelii* nob., la plaque pariétale de

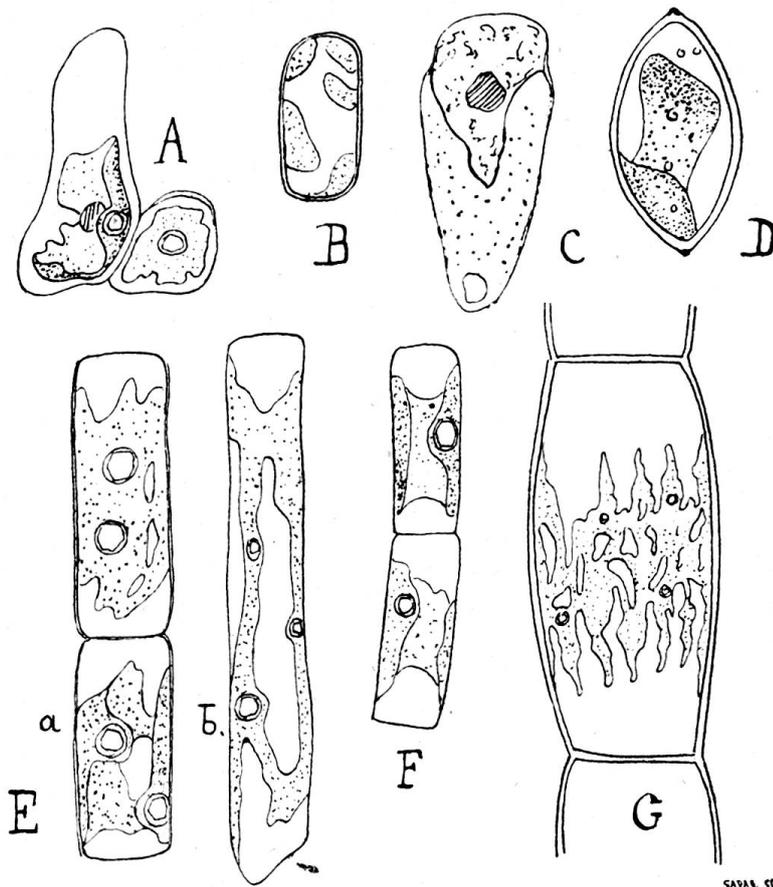


Fig. 6. — Divers aspects du chromatophore chez les Chlorophycées. — A. Cellules embryonnaires du *Coleochaete pulvinata*, le noyau est indiqué par les hachures et le pyrénôïde par le double contour; B. Cellule du *Bumilleria* à plusieurs chromatophores sans pyrénôïdes; C. Cellule du *Botryococcus Braunii*, section optique montrant le chromatophore en ∇ et le plasma nucléé; D. *Oocystis lacustris*, avec chromatophore en plaque; E. Cellules de branches d'ordres divers du *Chatophora cornu-damae*; F. Cellules des branches, G. Cellules de l'axe de *Draparnaldia plumosa* montrant la variabilité du chromatophore.

conchoïdale devient lobée, quadri ou multilobée; si la cellule s'allonge, cette plaque devient plus ou moins spiralée, (Fig. 5, D—F). Le *Pleurococcus vulgaris* Menegh. a un chromatophore central présentant d'un côté une échancrure. De cet axe central plus ou moins massif se détachent des ailes ou des crêtes épaisses ou plus minces, lobées sur leur bord,

ce qui donne à ce chromatophore une apparence étoilée. L'échancrure fait supposer, qu'ici encore, le chromatophore est en cloche massive couverte de crêtes. Le type du chromatophore se maintient dans une même espèce, mais varie dans les branches d'ordre différent.

Ceux de l'*Eremosphaera* ont la forme de clous (Fig. 5, I); la tête pulvinulée à bords diversement échancrés, se prolonge en un appendice centripète aigu; dans l'*Oocystis solitaria*, qui est voisin d'*Eremosphaera*, les chromatophores multiples sont en coussinets qui présentent leur convexité vers l'intérieur.

Chez les Ulvacées, les Ulothriciacées, les Coléochétacées, le chromatophore est en plaque pariétale unique. (Fig. 6.)

Celui des Schizogoniées est nettement étoilé. Les Trentepohliacées en ont un assez grand nombre en forme de petits disques. Karsten prétend qu'ils résultent de la division d'une plaque unique. Je n'ai pu vérifier cette assertion.

Les Confervoïdées en ont un ou plusieurs par cellule et dans le *Botryococcus Braunii*, le chromatophore en cloche est lobé sur ses bords. Il y a en somme peu de variations importantes de cet organe de la cellule chez les algues vertes filamenteuses, à l'exception des Desmidiées et des Zygnemacées, où il prend les apparences les plus bizarres. Il n'y a guère que les *Chlamydomonas* qui offrent une variété aussi grande.

Pour autant que nous avons pu nous en convaincre, la structure du chromatophore est spongieuse et le pigment est adhérent au stroma lacuneux.

Comme chez les autres plantes, le chromatophore se reproduit par division. A chaque zoospore ou nouvelle cellule correspond une portion de l'ancien chromatophore. Ce dernier se perfore, puis se divise, si bien que peu avant la formation définitive des nouvelles cellules, la cellule mère semble avoir un nombre considérable ou restreint de chromatophores en petits disques (*Pleurococcus vulgaris*).

Le chromatophore est en général moins chromatophile que le cytoplasma.

Organe d'assimilation par excellence, le chloroplaste est sensible à l'action de la lumière. On n'a pas encore étudié en détail la nature même du pigment chlorophyllien des algues vertes. Il est cependant certain qu'il n'est pas unique, mais que, comme chez les plantes supérieures, il y a plusieurs chlorophylles!

En effet, les différentes algues sont inégalement sensibles à la lumière; les *Ancylonema* et les *Spirogyra*, déjà cités, paraissent protéger leur chlorophylle par un écran de suc cellulaire coloré. D'autres, qui vivent sur la neige, le sol, ou les rochers humides développent un pigment rouge-orangé, l'hématochrome, qui semble également fonctionner

comme écran. Il est à remarquer que beaucoup d'algues aériennes protègent ainsi leur chlorophylle; ce sont les *Trentepohlia*, les *Sphaerella*, les *Pleurococcus* (sur mur), les *Palmellococcus* et beaucoup d'états durables d'algues de diverses familles. C'est ainsi que les zygotes sont souvent colorées en rouge ou rouge-orangé. Le *Botryococcus Braunii* colore également l'huile qu'il excrète en rouge-orangé ou en rouge vif. Cette coloration est-elle le fait de la dessiccation, de la lumière ou d'un changement quelconque des circonstances que détermine la fécondation? Autant que j'ai pu m'en assurer, la lumière active l'élaboration du pigment protecteur, car lorsqu'on cultive *Sphaerella pluvialis*, *Palmellococcus miniatus* ou *Palmella miniata* à l'abri de la lumière directe, la coloration rouge diminue ou disparaît complètement.

Le pigment chlorophyllien, vert chez la plupart, paraît jaunâtre ou olivâtre chez plusieurs Confervoïdées, glauque chez certaines Schizogoniées, bleuâtre chez les algues mal définies étudiées par Lagerheim, Hansgirg et Hieronymus (*Glaucocystis*, *Allogonium*, etc.).

Il y aurait toute une étude à faire sur les pigments chlorophylliens des algues vertes et sur l'influence de diverses conditions sur les fonctions de ces chlorophylles.

Gerassimoff, dans des expériences fort ingénieuses, réussit à montrer que la fonction assimilatrice des chromatophores ne dépend pas du noyau; les cellules non nucléées des *Spirogyra*, obtenues par son procédé de l'abaissement de la température lors de la division, assimilent encore et produisent de l'amidon.

Les chromatophores des algues vertes produisent de l'amidon, qui tantôt accompagne le pyrénolide, tantôt se forme en dehors de ce dernier: ainsi chez les *Chlorogonium*, les *Phacotus*, les *Scenodesmus*, etc.

Bibliographie.

- Gautier, *Pluralité des Chlorophylles*, Comptes-rendus Acad. sc. Paris, 1895.
 Lagerheim, *Ein neues Beispiel des Vorkommens von Chromatophoren bei den Phycochromaceen*. Ber. d. d. b. Ges. I, 302 (*Glaucocystis*).
 Palla. *Ueber ein neues Organ der Conjugatenzelle* (Karyoïdes). Ber. d. bot. Ges. XII, 152, tab. VIII.
 Zopf. Biolog. C. B. XV, 1895, *Hématochrome de l'Haematococcus pluvialis*.
 Schmitz, *die Chromatophoren der Algen*, Bonn 1882. in-4°, 180 p. et 1 pl.

Le Pyrénoloïde.

Les pyrénoloïdes sont très répandus dans la classe des Chlorophycées et ne manquent qu'à quelques Protococcacées, à toutes les Trentepohliacées et aux Confervoïdées.

La nature même de ces corps, encore assez problématiques, n'est pas tout à fait élucidée; on les a comparés aux grains d'aleurone, mais ces derniers ne sont pas accompagnés habituellement d'une enveloppe amyloacée.

Il y a des pyrénoloïdes sans amylosphère. Hieronymus a décrit avec soin celui de *Dicranochaete reniformis*. L'analogie du pyrénoloïde avec le cristalloïde des grains d'aleurone est grande. En effet, tous les cristalloïdes sont loin d'avoir la régularité de ceux du *Ricinus communis*; il en est qui ont un contour beaucoup moins anguleux ou qui paraissent constituer des macles empâtées; la régularité cristallographique n'est pas d'ailleurs nécessaire pour qu'on assimile ces formations à des cristalloïdes. Beaucoup de cristallisations dans des milieux organiques présentent cette absence de contours définis. L'amidon même, dont la biréfringence et la structure intime parlent en faveur d'une structure cristalline intime, n'a pas de contours anguleux et prend parfois des formes bizarres. La réfringence du pyrénolo-cristal, ainsi que nous appelons le corps principal du pyrénoloïde, est faible.

Ce pyrénolo-cristal se colore par les colorants du noyau ou des cristalloïdes d'albumine; la fuchsine acide, le bleu de méthylène, l'hématoxyline, etc., le colorent souvent moins vivement que le noyau. Un de mes élèves, M. le Dr Boubier, auquel j'avais conseillé une étude sur le pyrénoloïde, a examiné celui des Zygnemacées. Il le considère comme entouré d'une membrane qui deviendrait spécialisée et qui serait en rapport avec un épaissement du chromatophore qui réunit les pyrénoloïdes d'une même bande chlorophyllienne.

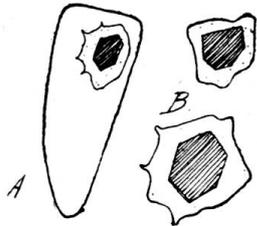


Fig. 7. — *Chætophora cornu-damæ* (Genève).
A. Cellule avec pyrénoloïde, pyrénolo-cristal (hachures) et amylosphère anguleuse; B. Le même, isolé.

Le pyrénolo-cristal est le plus souvent anguleux. C'est ainsi que je l'ai décrit chez le *Stapfia* et plusieurs Volvocinées; les *Chætophora* en ont également de nettement anguleux (v. fig. 7).

Par contre, chez d'autres, les angles sont comme émoussés ou même arrondis.

Cette apparence peut être due au fait que sur le pyrénolo-cristal central sont venues se déposer de nouvelles couches ou que le pyrénoloïde a subi un commencement de dissolution. J'ai pu me convaincre de la structure cristalline de ce corps dans des chromatophores du *Pleurococcus*

vulgaris (sur bouleau). On y voyait parfois deux cristaux maclés et présentant chacun une section hexagonale bien distincte. (Fig. 8, A, B.)

Chez la même espèce, cette forme peut être masquée par une croissance très inégale, comme cela se voit dans les cellules géantes.

Parmi les plus curieux pyrénocristaux cités sont ceux de certains *Chlamydomonas*.

Celui de *Chlamydomonas Monadina* Stein (*Chl. Braunii* Gorosch.) est en forme de fer à cheval disposé perpendiculairement à l'axe et qui entoure le noyau.

Le pyrénocristal se multiplie souvent par division. Il paraît parfois s'allonger en biscuit et se multiplier par segmentation à la façon du noyau dans

la division directe. Je l'ai vu, chez d'autres, se briser à la façon des cristalloïdes de Ricinus, c'est-à-dire se diviser en plusieurs fragments.

On ne sait pas jusqu'à présent avec certitude si la sphère amylocée qui l'entoure est librement plongée dans le chromatophore ou si elle est entourée d'une membrane spéciale à la façon de celle des grains d'aleurone. Chez les *Spirogyra*, en utilisant le réactif de Millon on peut se convaincre de l'existence d'une semblable membrane que M. Boubier considère comme individualisée mais qui pourrait n'être que l'analogue du tonoplaste des vacuoles.

Lorsque le pyrénocristal se dissout, comme cela arrive dans les cellules en voie d'allongement des *Pleurococcus*, ou dans les cellules qui se préparent à la zoosporulation, il reste parfois à sa place une cavité qui persiste pendant longtemps et dont les bords sont bien définis. Cette vésicule est souvent comprimée par la turgescence du chromatophore ; on n'en remarque pas moins une strie, une fente aiguë. Ceci semble parler en faveur de l'existence d'une vacuole bien définie et subindividualisée.

L'amidon qui entoure le pyrénocristal semble le plus souvent former une sphère continue, mais chez les *Spirogyra* il est aisé de s'assurer que cette amylosphère est constituée par un certain nombre de grains séparés par des trabécules de plasma qui partent de la paroi pyrénocristalline.

Parfois la sphère amylocée n'a pas un contour défini mais paraît lobée et comme pénétrant dans le plasma du chromatophore, auquel cas l'existence d'une membrane pyrénocristalline paraît douteuse.

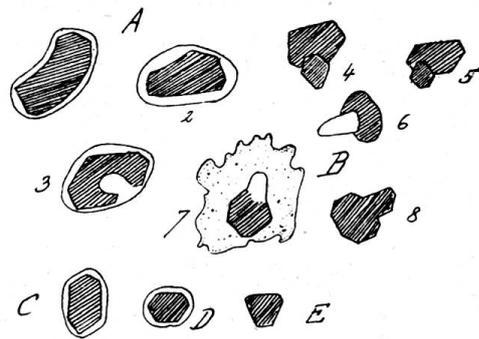


Fig. 8. — Pyrénocristaux. — A. 1—3, de *Pleurococcus vulgaris*, cellules géantes développées sur bois humide; B. 4—8 divers aspects du même pyrénocristal, l'amylosphère n'est pas dessinée, en 7 le contour du chromatophore; C, D, du *Raphidium pyrenogerum* (Ariana, Genève); E, du *Golenkinia radiata*.

M. Boubier a montré que les pyrénoides du *Spirogyra* naissent exclusivement en relation avec une crête particulière du chromatophore, à laquelle il a donné le nom de pyrénodesme.

C'est bien le degré le plus élevé de différenciation et de localisation qu'atteigne le pyrénoidé.

Sa place n'est d'ailleurs pas indéterminée. Chez les Palmellacées et les Volvocinées, comme aussi chez la plupart des Protococcacées, il occupe une place déterminée ; en général logé dans un épaissement du chromatophore il est situé au centre du chromatophore étoilé (*Pleurococcus vulgaris* Menegh. *Schizogonium*), au milieu de la calotte épaissie (diverses Chlamydomonadées) ; en avant et en arrière de la fenêtre du chloroplaste (*Chl. pertusa*). Chez les Chlorophycées filamenteuses où il y a souvent plusieurs pyrénoides par cellule sa situation dans le chromatophore paraît quelconque. Il ne se forme cependant jamais au bord de ce dernier mais en occupe constamment les parties les plus épaisses.

Lors de la division de la cellule ordinairement le pyrénoidé se divise également. On voit apparaître dans la vésicule pyrénoidienne qui grossit, un étranglement ou une fragmentation du pyrénoidé-cristal (Palmellacées, Volvocinées). Parfois, au contraire, le pyrénoidé est dévolu à l'un des protoplastes et de l'autre côté du jeune diaphragme naît un nouveau pyrénoidé-cristal, tout d'abord exigü, puis qui grossit à mesure que la cellule se libère (*Tetraspora*, *Stapfia*, *Eudorina*).

Chez d'autres et chez ceux-ci également, sans que je puisse indiquer pourquoi, le pyrénoidé s'évanouit progressivement à mesure que le phénomène de la division progresse pour réapparaître dans les nouvelles cellules (*Eudorina*, préparation à la production des zoospores dans le *Pleurococcus vulgaris* Menegh).

Les pyrénoides devront donc naître de nouveau. La possibilité de cette origine spontanée du pyrénoidé est parfaitement démontrée lors de la production de cellules géantes hibernantes de certaines Volvocinées (*Haematococcus*, *Sphaerella*, *Pleurococcus*) ou lors de la production de nouvelles colonies dans le genre *Eudorina*.

Le pyrénoidé primitif ne subit aucune altération, ou au contraire il grossit démesurément, tandis que naissent en complète indépendance du premier de petits pyrénoides qui seront dévolus aux cellules filles lors de la division de ces cellules géantes.

En résumé :

Le pyrénoidé se multiplie par divisions égale ou inégale ou se reproduit par néo-formation ¹.)

¹) Chodat, *Stapfia* l. c. et Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoidées.

Il semble que d'une manière générale le pyrénioïde se multiplie par division dans les cellules bien nourries, ou lorsque le phénomène ne nécessite pas une réserve albumineuse trop considérable. Dans les colonies ou les cellules mal nourries l'amidon disparaît d'abord, puis le cristalloïde.

Lors de la production des nouveaux réseaux d'Hydrodictyon c'est ce dernier mode qui a lieu. Il en est de même lors de la production des zoospores chez plusieurs algues (*Pleurococcus*).

La présence ou l'absence du pyrénioïde est un caractère systématique important. Il paraît constant. Ainsi chez les Chlamydomonadées quelques espèces seulement en sont dépourvues. Parmi les Protococcacées le *Raphidium Braunii*, *R. polymorphum*, le *Palmellococcus*, le *Schizochlamys*, etc., en sont constamment dépourvus. (*Pleurococcus Naegelii*).

Par contre, il peut disparaître pendant l'évolution de certaines espèces.

Ainsi lorsque le *Pleurococcus vulgaris* Menegh. donne naissance à des filaments, les pyrénioïdes disparaissent très souvent. Il en est de même lorsque les états Hormotila du même genre donnent naissance aux thalles filamenteux décrits¹⁾.

Ce caractère étant donc de la plus grande importance il doit avant tout être distingué. Malheureusement la plupart des anciens algologues descripteurs ont négligé d'indiquer si leurs espèces étaient pourvues ou non de pyrénioïdes.

Le noyau.

Les cellules des Euchlorophycées possèdent en général un noyau ; il n'y a que les Cladophoracées dont les cellules logent typiquement un ou plusieurs noyaux. Cependant nous avons constaté, M. Huber et moi²⁾, que de très bonne heure déjà, c'est-à-dire dans les colonies peu après leur formation, le nombre des noyaux se multiplie insensiblement de telle sorte que la cellule adulte y est multinucléée.

Cette multiplication de noyau n'est pas suivie immédiatement d'une segmentation correspondante du protoplasma.

Il en est sans doute de même de beaucoup d'algues qui produisent en peu de temps des zoospores et des gamètes (*Ulothrix*, *Hydrodictyon*) ou qui donnent naissance à des autocolonies (*Scenedesmus*, *Polyedrium*, etc.

¹⁾ M. Senn commet une mauvaise plaisanterie quand il me fait dire que des organismes sans pyrénioïdes se transforment en organismes avec pyrénioïdes. Où ai-je dit cela ?

²⁾ Chodat et Huber, *Recherches expérimentales sur le *Pediastrum Boryanum**.

La grosseur des noyaux varie beaucoup. Excessivement petits dans le genre *Pediastrum* ils sont assez gros chez les Volvocinées, les Tétrasporeées et quelques Protococcoïdées pour qu'on puisse les voir sans employer de réactifs.

Soit dans leur constitution, soit dans leur mode de division, les noyaux des algues vertes, d'ailleurs encore incomplètement étudiés, correspondent à ceux des plantes supérieures. La karyokinèse a été décrite chez les Chlamydomonadées par Dangeard¹⁾, chez les *Stappia* par nous-même, chez les *Oedogonium* par Klebahn²⁾, chez les *Coleochaete* par Oltmans³⁾ (en ne considérant que les Euchlorophycées). Aucun de ces auteurs n'a pu constater de sphères attractives et le phénomène en lui-même ne diffère en rien d'essentiel de ce qui est connu des autres plantes.

En étudiant avec Mlle Cretier la cytologie du *Botryococcus Braunii* nous avons découvert dans cette curieuse Confervoïdée (?) deux nucleus, l'un normal, le macronucleus, assez gros muni ordinairement d'un nucléole très chromatophile et l'autre plus petit, situé à la base de la cellule. J'avais déjà cité ce corps dans mon premier mémoire sur ce sujet.

Lors de la division cellulaire il y a division conjuguée. Nous ne savons jusqu'à présent quelle est la signification de la présence de ces macro- et micronucleus.

Notre but n'étant pas de faire de la botanique générale mais de ne signaler que ce qui a une importance algologique, nous nous bornons aux quelques remarques suivantes.

Le noyau a selon Klebs et Haberlandt une importance considérable en ce qui concerne la formation des membranes. Ayant plasmolysé des Zygnemacées de manière à obtenir des protoplastes partiels dont les uns étaient nucléés, les autres sans noyau, Klebs n'a pas vu se former de membranes autour des portions énucléées. Palla arrive à une conclusion contraire ce qui est expliqué par Townsend par la supposition que dans les expériences de ce dernier auteur, les masses énucléées auraient été en relation avec des protoplastes nucléés par des filets protoplasmiques. La question ne me semble pas encore résolue.

Il a été dit plus haut que l'assimilation se fait dans les cellules dépourvues de noyau.

L'importance du noyau dans la cellule n'est pas à établir, cependant son mode d'agir dans la fécondation des algues vertes Euchlorophycées est encore peu connu. Il n'y a jusqu'à présent que des recherches peu récentes de Goroschankine et d'autres peu suggestives de Klebahn et d'Oltmans.

¹⁾ Dangeard, Histoire d'une cellule.

²⁾ Klebahn, *Studien über Zygoten*, Pringsh. Jahrb. Bd. 24.

³⁾ Oltmans, *Die Entwicklung der Sexualorgane bei Coleochaete pulvinata*, Flora. 1898, page 1. Tab. I et II.

Il est cependant certain qu'ici comme autre part la fécondation est caractérisée par la fusion de noyaux.

Bibliographie.

- Klebs, *Beiträge zur Phys. der Pflanzenzelle*, Ber. d. d. bot. Ges. V, 181 (Influence du noyau sur la membrane).
- Palla, *Flora XLVIII*, 1890, 314-331, tab. XIII. (Influence du noyau sur la formation de la membrane).
- Dangeard, *Chlamydomonadinées*, 1899.
- Oltmans, *Sexualorgane bei Coleochaete*, *Flora*, 1898, p. 9. Tab. I et II.
- Klebahn, *Studien über Zygoten*, I et II, Pringsheims Jahrb. Bd. 22 et 24.
- Klebs, *Ueber den Einfluss des Kernes in der Zelle*, *Biolog. Centr. Bl.* 1887, Bd. 7.
- Chodat, *Stapfia*, *Bulletin de l'herbier Boissier*, 1897, p. 939. Tab. V.
- Chodat et Huber, *Recherches expérimentales sur le Pediastrum Boryanum*, *Bull. de la soc. bot. suisse*, 1895.
- Gerassimoff, *Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten*, *Bull. soc. imp. des naturalistes de Moscou*, 1892, p. 109.
- Goroschankine, *Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden*, *Bull. mosc.* 1890, n° 3.
- Heinricher, *Zur Kenntniss der Algengattung, Sphaeroplea*, *Ber. d. d. bot. Ges.* 1883, p. 433.
- Schmitz, *Die Zellkerne der Thallophyten*, *Verhandl. d. Nat. Vereins d. preuss. Rheinlande.* 1879-1880.
- Weber van Bosse (Trichophilus). *Etudes sur les Algues parasites des Paresseux*, *Verhandl. der Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen*, 3, Verz. Deel 5, Stuck I.
- Istvanffi, *Zur Kenntniss von Ulothrix zonata*. *Bot. C. Bl.* 1888. Bd. 35, p. 122.
- Overton. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Gatt. Volvox*. *Bot. C. Bl.* 1889, Bd. XXXIX.
- Rauwenhoff, *Onderzoekingen over Sphaeroplea annulina Ag.* *Verhandl. der Kong. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam*, Deel 26, 1887. (*Archives néerlandaises*, T. 22, 1887, p. 91).
- Askenasy, *Ueber die Entwicklung von Pediastrum*, *Ber. d. d. Bot. Ges.* Bd. VI. H. 3, 1888.

La Membrane.

La question de la membrane est l'une des plus difficiles de la botanique. Les auteurs ne sont pas encore arrivés à une solution satisfaisante quant à son origine et à sa croissance.

La membrane la plus simple est celle qui se forme à la périphérie de tout protoplaste, au contact de l'eau ou d'un suc cellulaire. Cette

zone limite, considérée par les uns comme un organe différencié de la cellule, paraît n'être que le résultat du contact du protoplasme avec un milieu liquide qui produit une espèce de coagulation à la surface de l'albumine vivante.

Plusieurs auteurs l'ont considérée comme l'expression d'une simple tension superficielle. Cette membrane plasmique n'est pas définie vers l'intérieur et ne se laisse pas séparer du plasma sous-jacent. Elle est sans doute le résultat d'actions combinées plus complexes que celles que je viens d'énumérer.

Quoi qu'il en soit, c'est elle qui préside à la régularisation des échanges osmotiques.

Les algues capables de mouvements métaboliques n'ont guère que cette limite éminemment mobile et capable de suivre les mouvements de déformation du protoplasma (*Euglènes*, spores amboïdes de *Golenkinia*, zoospores de Confervoïdées).

Mais de très bonne heure déjà, nait autour du plasma une couche limite qui mérite le nom de membrane cellulaire.

Que l'on vienne à plasmolyser le contenu des cellules d'algues dans une solution additionnée de Rouge-Congo, on pourra suivre pas à pas l'origine de cette dépendance du protoplasma.

La jeune membrane déjà cellulósique, ne se laisse pas séparer du plasma sous-jacent ¹⁾. Elle est continue avec la zone périplasmique. D'ailleurs, plus tard, elle adhère encore fortement à cette zone plasmique périphérique. Nous avons montré ²⁾ combien est générale cette adhérence. La jeune membrane est, comme celle d'autres plantes, de composition variable. Autant qu'on peut en juger par l'emploi des colorants, elle contient de la cellulose, parfois également de la pectose. Les celluloses des membranes des algues ne se colorent pas toutes directement avec le Congo-ammoniacal. Pour s'assurer de la présence de ce corps, il vaut mieux utiliser le chlorure de zinc iodé ou l'acide iodhydrique iodé fumant, qui colorent les celluloses en violet.

En général, une différenciation s'opère dans la membrane peu après sa formation. Les composés pectiques sont refoulés vers l'extérieur où ils forment une bordure plus ou moins épaisse, tandis que le cadre interne reste cellulósique. Ainsi, dans la plupart des algues étudiées par moi : *Pleurococcus vulgaris*, *Scenedesmus quadricaudatus*, *Eremosphaera*, *Pediastrum*, *Oocystis*, *Ulothrix*, etc.

On sait combien variables sont les composés pectiques; les uns, insolubles dans l'eau et les acides; les autres, solubles dans les alcalis ou les carbonates alcalins ou les combinaisons ammoniacales d'acides orga-

¹⁾ Klebs, Gallerte, in Untersuch. aus dem Labor. Tübingen.

²⁾ Chodat et Boubier, Journal de botanique, 1898.

niques (oxalate d'ammoniaque). Ces composés pectiques se laissent imprégner de couleurs d'aniline, parmi les plus importantes desquelles il faut noter la vésuvine ou brun de Bismark, le bleu de méthylène, la safranine, la fuchsine, le violet de gentiane.

Ces composés pectiques, comme les celluloses, peuvent passer par une foule de modifications qui les transforment de plus en plus en mucilages ou en gelées.

Mangin a montré quelle était la relation entre les mucilages et les catégories de membranes dont ils dérivent chez les plantes supérieures.

Il en est de même ici. Certaines membranes se laissent colorer en violet par l'iodure de potassium iodé; elles contiennent donc de l'amylose à côté de leur cellulose (membrane spéciale du *Botryococcus Braunii*).

On dit des membranes qu'elles se gélifient quand elles passent à l'état de mucilage, ce qui n'est pas identique avec une simple hydratation. Il s'agit bien plutôt d'une modification moléculaire; une cellulose à molécule compliquée passe à un état plus simple; le nombre des molécules double ou triple en même temps qu'il y a hydratation. De là le fait qui étonne au premier abord que les déshydratants, comme l'alcool, ne contractent pas toujours d'une manière très énergique les membranes dites gélifiées.

La gélification met le plus souvent en évidence l'accroissement centripète des membranes, qui semble se faire par apposition. Plusieurs auteurs ont vu dans cette production successive des membranes une transformation de la membrane plasmique qui serait ainsi continuellement régénérée. D'autres ne voient dans les membranes qu'un produit secrété à la surface de la membrane plasmique.

Lorsque, comme dans le genre *Gloeocystis*, il y a un emboitement de membranes à la façon de *Gloeocapsa*, les couches les plus jeunes sont internes, et les extérieures doivent s'accroître en surface pour suivre l'épaississement dû à la production constante de nouvelles couches. Lorsqu'il y a division, la membrane de la cellule-mère est conservée et emboîte celles des cellules-filles et ainsi de suite. Les produits de la division primitivement séparés par une cloison mince sont séparés les uns des autres par la gélification des membranes spéciales. Si ces cellules sont disposées selon trois directions et que la gélification se fasse également, les thalles muqueux deviendront des boules ou des masses cérébroïdes, botryoïdes.

Dans les *Tetraspora*, les cellules étant disposées sur un plan, l'emboitement se fera dans deux directions.

On a nommé *Urococcus* des états curieux de Chlorophycées chez lesquels la gélification et l'épaississement de la membrane se fait d'un

seul côté. Il en résulte un pied gélifié plus ou moins allongé, couronné par la cellule arrondie. Il n'est pas certain qu'ici la cellule transforme régulièrement sa membrane d'un côté en une couche gélifiée en forme de croissant ou d'écaille qui vient se superposer au segment précédent.

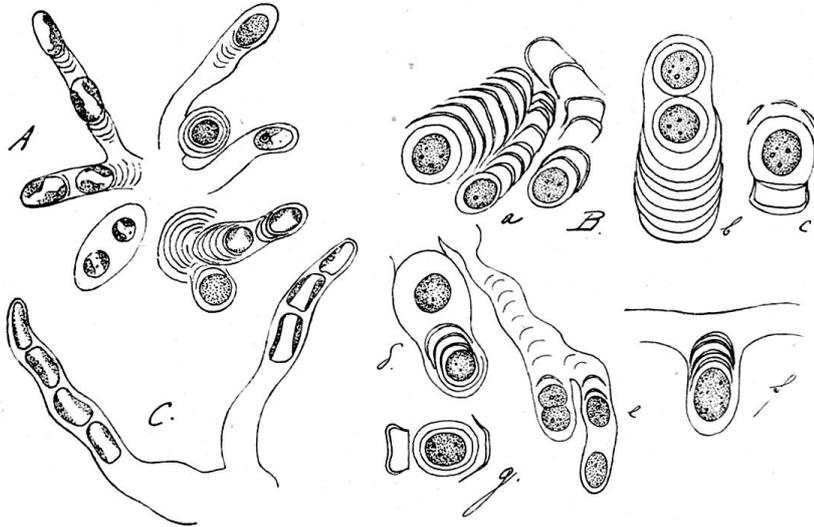


Fig. 9. — Etats *Urococcus* et *Hormotila* d'un *Pleurococcus Naegeli*. — A et B. Origine des pieds gélifiés; on voit en *a* et *b*, la manière dont les anciennes couches sont progressivement rejetées et superposées en pieds gélifiés; C. Cellule rajeunie qui a rompu en arrière la membrane rejetée sous forme de calotte et poussé en avant les débris du couvercle.

Il se pourrait que cette production de pieds fût le résultat d'une excrétion à travers la membrane propre de la cellule.

Il est aisé, dans certains cas, de montrer que la gelée n'est pas une excrétion, mais une transformation de la membrane.

Dans certains états *Hormotila*, il est évident que la membrane primitive a été rompue et que les nouvelles couches superposées sont nées par apposition centripète (v. fig. 9).

Il est intéressant d'étudier ce phénomène chez certaines Protococcacées gélifiées, et en particulier chez les espèces d'*Oocystis*. *L'O. lacustris* Chod. possède une membrane différenciée en une couche interne cellulosique et une couche externe pectosique. Aux deux extrémités de la cellule se trouve une calotte d'épaississement. Lorsque la cellule se divise, il y a gélification et accroissement des membranes. La zone pectosique externe s'accroît beaucoup et reste couronnée de deux calottes caractéristiques. La zone cellulosique se gélifie fortement et se mélange avec de la pectose; il est facile, grâce à la présence des deux calottes d'épaississement, de reconnaître dans la vésicule générale l'enveloppe gélifiée de la cellule-mère.

On a appelé état *Schizochlamys* des stades gélifiés où la membrane de la cellule-mère est rompue en plusieurs écailles par le développement

de la gelée secrétée par les cellules-filles (*Nephrocytium*, *Schizochlamys*, *Palmella*, *Tetraspora*, *Sphaerocystis*, etc.).

Dans le genre *Sphaerocystis*, où les cellules sont disposées à la périphérie d'une sphère gélifiée, on peut reconnaître l'inégalité de la gélification des membranes emboîtantes

qui persistent vers l'extérieur, tandis que vers le centre la gélification très aqueuse a effacé les distinctions entre les différentes couches.

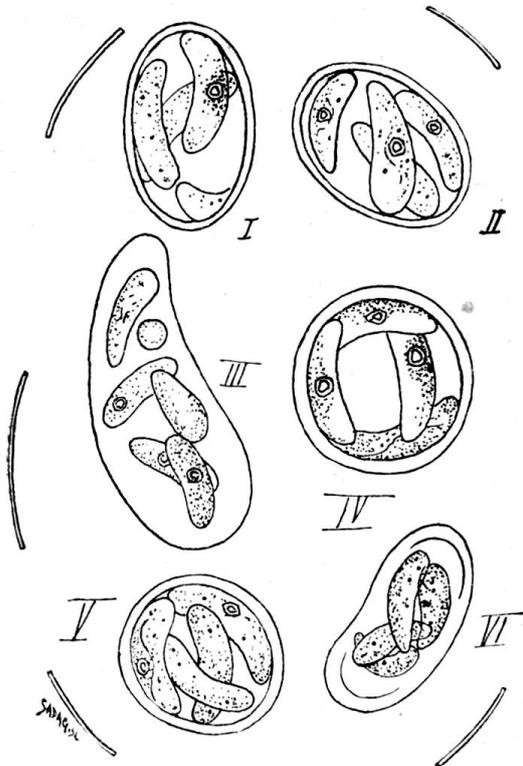


Fig. 10. — Stades *Schizochlamys* du *Nephrocytium Aghardianum*; au pourtour des colonies on voit les débris de l'ancienne membrane.

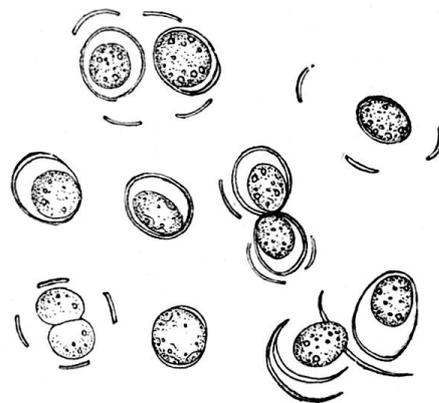


Fig. 11. — *Schizochlamys gelatinosa* (Marais d'Einsiedeln).

Lorsque la production de gelée est très abondante vers le centre de la colonie, les individus deviennent périphériques.

C'est par un procédé semblable que les cellules des *Hormotila* sont élevées sur des pieds gélifiés.

Chez ces dernières, comme chez les *Glœocystes* et les *Sphaerocystes*, il est aisé de voir que la gelée s'est formée à l'intérieur de la membrane, qui finit par se rompre. (En se répétant, ce phénomène produit les structures curieuses représentées par les fig. 9 et 12). Klebs considère les gelées (*Gallerte*) comme distinctes des membranes. Cela n'est juste qu'en partie. Il y a parfois membrane solide et à son pourtour ou à sa face interne un anneau gélifié qui présente la structure lamellaire des vraies membranes. Or, en tenant compte du fait que les vraies membranes peuvent contenir des corps chimiques différents tels que cellulose, pectose, callose, ce qu'on peut démontrer par l'extraction au moyen du réactif de Schweitzer, il n'y a pas lieu de ne pas considérer comme appartenant

à la membrane les gelées qui l'accompagnent. Ces dernières sont parfois excrétées à sa surface externe, parfois à sa surface interne.

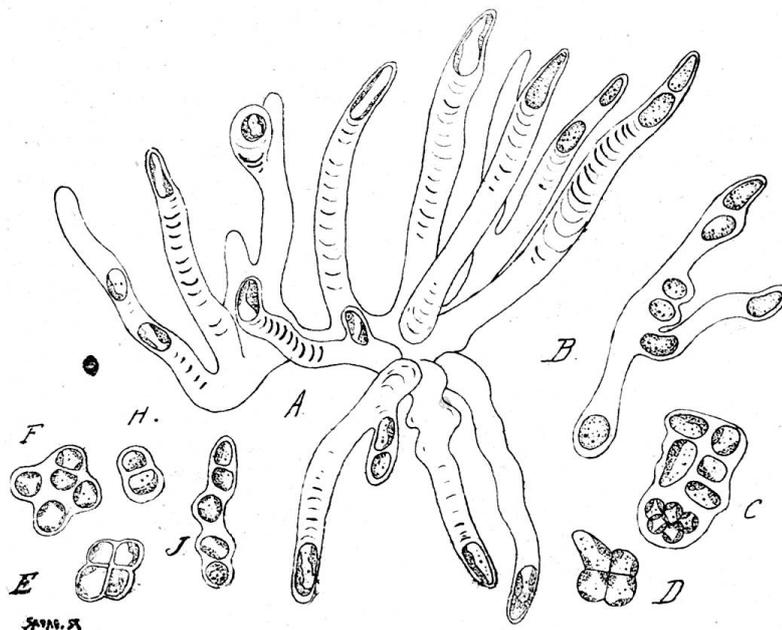


Fig. 12. — *Pleurococcus Naegelii*. — Etats *Hormotila*. — A. Etat parfait; B. Stade intermédiaire, durant la production des pieds; C. Commencement de la gélification d'un thalle de *Pleurococcus*; D. Origine de la ramification; E. Etat initial non gélifié; F—J. Débuts de la gélification.

Ce travail de ségrégation a lieu normalement chez les plantes supérieures où la membrane des jeunes tissus, dans le méristème primitif et les méristèmes secondaires, renferme de la pectose et de la cellulose la pectose est un corps encore mal défini, mais qui retient les mêmes couleurs que les composés pectiques dans lesquels, suivant Mangin¹⁾, elle se transforme avec le temps.

Dans les tissus adultes dont la membrane n'a pas été modifiée par l'incrustation, la région mitoyenne (lamelle moyenne) est toujours constituée par du pectate de chaux, tandis que les lames secondaires présentent une association de cellulose et de composés pectiques, dans laquelle la cellulose est plus abondante vers les couches internes et les composés pectiques plus abondants vers les couches externes. La couche mitoyenne est toujours exempte de cellulose. L'acide pectique se transforme avec facilité en composés isomères plus ou moins gélifiables. D'autre part, la pectose est essentiellement caractérisée par la propriété de se transformer rapidement sous l'influence des alcalis ou des acides, en acide pectique ou en pectates.

On peut alors, dit Mangin, se rendre compte des modifications apportées par l'âge dans les tissus mous. Puisque la membrane contient la

¹⁾ Mangin, Sur les composés pectiques, Journal de botanique, 1892 et 1893.

matière première des composés pectiques chimiquement définis qui constituent le ciment des cellules, le revêtement intercellulaire et les concrétions renfermées dans les méats (boutons, épines, bâtonnets simples ou ramifiés), il suffira d'admettre que, sous l'influence de l'activité du protoplasma, la transformation de la pectose en acide pectique ou en pectates mucilagineux a lieu progressivement...; ces produits sont peu à peu refoulés à travers les interstices moléculaires de la membrane et s'accumulent vers l'extérieur.

Il y a en quelque sorte une exsudation progressive des composés pectiques. Selon Mangin, les composés pectiques imprègnent parfois les membranes, mais n'alternent pas avec les strates de cellulose.

J'ai montré que ces vues s'appliquent également aux algues. Parmi les unicellulaires, les *Scenedesmus*, les *Dictyosphaerium*, les *Golenkinia* et beaucoup d'autres contiennent, dans la membrane jeune, de la cellulose additionnée de matières pectiques. Ce n'est que plus tard que l'exsudation de ces dernières se fait vers l'extérieur; elles y forment alors un cadre plus ou moins solide. Ce cadre est parfaitement visible et colorable par les réactifs des composés pectosiques dans les genres les plus variés; il faut utiliser parfois des solutions concentrées, parfois des solutions faibles. Cette colorabilité est augmentée si autour du cadre, riche en pectose, est venue se déposer une auréole de gelée pectosique: *Golenkinia*, *Dictyosphaerium*, *Kirchneriella*, *Scenedesmus quadricaudatus*.

Cette accumulation des matières pectosiques s'observe également bien dans le *Pleurococcus* et les *Ulothrix*. Ici, et surtout chez les *Pleurococcus*, on voit nettement apparaître la lamelle moyenne de pectate de chaux avec les épaisissements angulaires qui, par leur solubilisation, favoriseront le décollement.

Le ciment qui unit les cellules de *Pediastrum* n'est également jamais cellulosique.

Lors de la division sporangiale, la substance intersporaire qui segmente le protoplasma est cellulosique (*Eremosphaera*, *Palmellococcus*, *Pediastrum*, etc.). Les très jeunes membranes des spores sont parfois exclusivement pectosiques (*Eremosphaera*).

La vésicule qui entoure les zoospores de *Pediastrum* au moment de leur expulsion est nettement cellulosique, c'est donc un mucilage cellulosique. Le squelette qui reste après l'émission des zoospores dans ce genre est exclusivement pectosique; le chlorure de zinc iodé et le Rouge-Congo ne permettent d'y déceler aucune trace de cellulose. Il en est de même des squelettes de *Scenedesmus* et sans doute de beaucoup de Protococcales. C'est ce qui m'a fait admettre que ce revêtement interne est utilisé pour la production de la vésicule d'expulsion.

Il n'y a pas de règle générale quant à la composition de la membrane et à la nature des mucilages et des gelées secrétés par les algues. Ainsi la membrane d'*Ophiocytium* ne contiendrait que très peu de cellulose mais passablement d'acide pectique. Il y a sans doute beaucoup de substances intermédiaires hydrocarbonées dont nous ne connaissons pas encore suffisamment la nature.

Quant aux gelées, elles paraissent également varier beaucoup. Un certain nombre d'algues ne laissent apercevoir aucune gelée ou mucilage périphérique si l'on n'emploie des réactifs. La concentration de ces derniers importe. Chez le *Dictyosphaerium* l'emploi d'une faible solution de bleu de méthylène ne décèle que le squelette di et 4 chotomique, tandis qu'avec une solution plus forte on coagule à la périphérie un sac gélifié général et des auréoles gélifiées spéciales à chaque cellule.

Des solutions faibles de Vésuvine mettent immédiatement en évidence cette zone périphérique, sans doute à cause de l'action du tannin que ce colorant contient.

Sans réactifs il est impossible de se rendre compte de la présence d'un manteau mucilagineux à la périphérie du *Botryococcus Braunii*.

Il est de toute nécessité d'examiner les algues, non seulement à leur état naturel mais dans des solutions colorées ou des réactifs. L'algologue aura toujours sur sa table de travail au moins les réactifs suivants : 1° Congo ammoniacal. 2° Bleu de méthylène. 3° Vésuvine. 4° Chlorure de zinc iodé ou acide iodhydrique iodé fumant. 5° Fuchsine. 6° Eau iodée.

Les gelées et les mucilages sont souvent organisés, ou tout au moins paraissent l'être. L'emploi des réactifs montre, dans le manteau de gelée qui engaine les filaments de plusieurs algues ou le mucus dans lequel elles sont plongées, une structure fibrillaire curieuse sur laquelle Klebs a le premier attiré l'attention. Il se pourrait que l'inégalité de la coloration fût le résultat d'une inégale rapidité de réaction qui trouverait son maximum à la surface de la membrane et progresserait vers l'extérieur avec une rapidité variable. On a rapporté l'organisation fibrillaire de la gelée au fait que cette dernière serait exprimée à travers la membrane par de fins pores qui correspondraient aux rayons de plus forte coloration.

Quoiqu'il en soit, l'emploi des colorants met en évidence cette structure rayonnée de beaucoup de gelées. On l'a observée et j'ai vérifié ces indications, chez les Chétophoracées, les Zygnemacées, le *Dictyosphaerium*, etc. Je l'ai également rencontrée autour des cellules filles du cénobe de divers *Oocystis* et des *Cyclotella* parmi les Diatomacées.

La surface des membranes des Euchlorophycées se couvre parfois de perles, de boutons ou d'épines qui rappellent très exactement ce que

Mangin a signalé à la surface des cellules du parenchyme de plusieurs plantes supérieures, en particulier des *Equisetum*, des Papilionacées et des Fougères.

Ce sont sans doute des sécrétions de la membrane, sécrétions qui contiennent des matières pectosiques ou qui en sont complètement formées. Ainsi les perles et les piquants courts qu'on rencontre à la surface des *Pleurococcus* dans certaines conditions ou sur leurs cellules arrondies connues sous le nom de *Trochiscia protococcoïdes*.

Ce sont les mêmes productions qu'on rencontre sur la membrane externe des *Pediastrum* et qui varient à l'infini ; il n'y a aucun parti à tirer de ces accidents de surface, dans ce dernier genre, au point de vue de la systématique ; on les voit apparaître successivement sur des *Pediastrum* lisses lorsqu'on les cultive dans des milieux appropriés (solutions salines concentrées).

Les piquants qui se développent sur beaucoup de Protococcacées appartiennent à cette même catégorie, c'est-à-dire qu'il sont des dépendances de la membrane externe. Ainsi ceux de *Scenedesmus* et des genres suivants : *Pediastrum (duplex)*, *Lagerheimia*, *Golenkinia*, *Chodatella*, *Richteriella*, etc.

On a dit (Senn) qu'ils appartenait à la gaine mucilagineuse ou gélatineuse (Gallerthülle). Cela est juste en partie, mais leur régularité, leur disposition si constante en font des organes spécialisés de la membrane externe ; comme cette dernière, ils ont une dureté et une compacité assez grandes pour résister à des réactifs puissants comme l'eau de Javelle, les alcalis dilués, le réactif de Schweizer.

C'est une faute que de les confondre avec les véritables gelées et les mucilages. S'ils absorbent parfois les mêmes colorants que ces derniers, Bleu de méthylène, Vésuvine, cela ne prouve nullement qu'ils soient de la même nature chimique que les gelées, mais seulement qu'ils contiennent des substances analogues, comme les vraies membranes.

Tout ce chapitre de l'origine et de la nature des aspérités de la surface des algues est encore à l'étude.

La question de la croissance des membranes est tout aussi compliquée. Il en est qui s'accroissent indéfiniment (vésicules gélifiées des

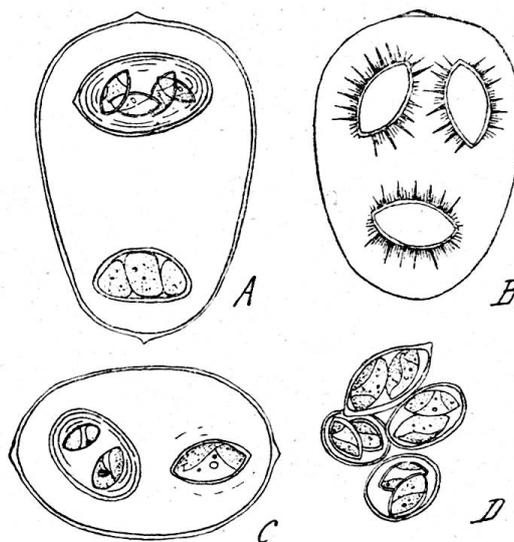


Fig 13. — *Oocystis lacustris* (Lac de Genève). A. Cellule mère géifiée, emboitant des colonies gélifiées de second ordre ; B. structure de la gelée au pourtour des cellules filles, après l'action du bleu de méthylène ; D. Colonies peu gélifiées.

Apiocystes) ; d'autres deviennent assez dures pour que lors de la division du contenu et la production d'une gelée interne elles se rompent en plusieurs écailles ou seulement d'un seul côté.

Il en est ainsi chez les *Schizochlamys* et les états Schizochlamys de plusieurs Protococcacées (*Apiocystis*, *Palmella*, *Nephrocytium*, etc.) On retrouve à la périphérie de la gelée dans laquelle sont immergées les cellules filles, les débris de la membrane ou tout au moins de la portion externe (non cellulosique) de cette membrane. Ce cas n'est en réalité qu'une variante de celui, plus général, où le squelette externe est rompu par une fente et se retrouve à côté des cellules filles ou de la colonie fille. C'est ainsi que les *Pediastrum* et leurs congénères, les *Coelastrum* et les *Hariotina*, les *Scenedesmus*, les *Kirchneriella* et la plupart des Protococcacées en cénobe, laissent lors de la rénovation un squelette généralement imprégné de substances pectiques.

Chez les Confervoïdes, la division des cellules se fait selon un mode particulier qui rappelle celui des *Schizochlamys*; la membrane de chaque cellule est rompue dans la zone équatoriale et une bande connective qui réunit les deux tronçons à la face interne apparaît. C'est d'elle que naîtra la cloison transversale qui découpera la cellule en voie d'allongement (voir sub *Conferva*).

La mode de croissance de la membrane des *Ophiocytium* qui se fait par un curieux mode d'apposition sera également décrit plus loin.

Enfin, la production de bandes d'allongement intercalaires dans les cellules d'*Oedogonium* mérite une mention spéciale :

Lorsqu'une cellule se prépare à la division on voit, après la bipartition du noyau, l'inférieur rester en place, l'autre s'élever et venir se placer à la hauteur de la zone d'allongement dont il va être question. On voit alors apparaître une plaque cellulaire hyaline qui est la première ébauche de la future paroi transversale. En même temps se développe un épaissement circulaire en bourrelet qui proémine dans la cellule. Ce bourrelet est situé bien au-dessus de la plaque cellulaire dont il vient d'être fait mention. Wille considère cette production comme due à un accroissement par intussusception de la membrane en ce point, tandis que Pringsheim, Nægeli et Hofmeister y voient une production indépendante. De Bary et Mohl l'ont considérée comme résultant d'un repli de la membrane. Il semble en tous cas que cet épaissement est constitué de couches riches en eau, ce qui est probable, vu le développement ultérieur qu'il doit subir. Quand cet anneau est préparé ainsi à s'allonger, la membrane de la cellule se fend circulairement exactement à la hauteur du milieu de cet anneau, et les deux moitiés de l'ancienne membrane sont séparées (éloignées) par l'étirement de l'anneau en une lamelle d'allongement fixée au bord interne des deux

valves précédentes. Pringsheim a nommé coiffe (kappe) la portion supérieure de la cellule mère soulevée par l'étirement de la lamelle d'allongement et « gaine » la partie inférieure plus longue.

Mais avant que la cellule fille supérieure ait terminé son allongement, la croissance de la cellule fille inférieure s'accuse, ce qui amène la plaque cellulaire à glisser vers le haut ; elle dépasse finalement un peu la ligne de rupture. Ceci conclut l'allongement de la cellule fille inférieure, tandis que l'autre continue encore à s'allonger un peu jusqu'à ce qu'elle ait atteint la longueur de la cellule mère.

L'anneau qui s'était tout d'abord transformé en un connectif court cylindrique et épais s'étire alors, son épaisseur diminuant dans la proportion où il s'allonge. Des deux cellules filles, après la croissance terminée, l'inférieure reste contenue presque toute entière dans la gaine, dont l'ouverture est indiquée par une ligne circulaire ; la supérieure au contraire sort complètement de la gaine et porte à son sommet la coiffe soulevée ; l'anneau cellulosique est devenu la membrane cylindrique de la cellule fille supérieure.

Il est évident que la division des cellules variera un peu selon qu'elle sera considérée dans la cellule inférieure ou supérieure.

Dans cette dernière, le nouveau bourrelet cellulosique se produit un peu au dessous de la coiffe, et comme la rupture se fait exactement à la hauteur du milieu de cet épaissement, il vient s'ajouter à l'ancienne coiffe une nouvelle coiffe annulaire qui se distingue nettement de la précédente, dont elle est séparée par une ligne saillante. Cette nouvelle coiffe n'est cependant pas complète ; elle n'est constituée que par un anneau détaché de la membrane de la cellule fille supérieure.

Ceci se répétant à chaque division, on voit s'ajouter aux anneaux au dessous de la coiffe, de nouveaux articles, tous situés à un degré plus à l'intérieur que les précédents.

Si, au contraire, c'est l'intérieur qui se divise, l'anneau cellulosique se forme au dessous de la membrane transversale supérieure, et par la rupture il se forme ici une coiffe complète et une nouvelle cellule fille supérieure de second degré et une nouvelle cellule fille inférieure qui prend la place de l'ancienne cellule inférieure du premier degré, maintenant divisée.

Cette nouvelle cellule fille est maintenant cependant fourrée dans deux gaines, l'une, ancienne, qui correspond à celle qui entourait la cellule fille inférieure de premier degré, et une nouvelle, plus interne, formée par la moitié inférieure de la cellule fille inférieure du premier degré, rompue par la division.

On reconnaît facilement les deux gaines, car leurs ouvertures, qui ne sont pas à la même hauteur, se succèdent en escaliers descendant

vers l'intérieur ; ce phénomène se répétant, il en résulte ces gaines superposées dans lesquelles beaucoup de cellules d'*Oedogonium* sont plongées.

Il y a cependant entre les deux sortes de cellules filles une différence essentielle. Tandis que la supérieure se subdivise avec rapidité, l'inférieure est beaucoup plus passive. Il peut arriver que la supérieure ait déjà fourni plusieurs générations avant que l'inférieure n'ait subi aucun cloisonnement. Si l'on tient compte que dans ce développement la cellule supérieure, en se divisant, produit toujours une nouvelle cellule à gaine tandis qu'elle régénère seulement l'ancienne cellule à coiffe — ce qui est aussi le cas, mais en sens renversé, de la cellule inférieure — on reconnaît bientôt que, vu la plus grande activité de la cellule supérieure, qui se subdivise coup sur coup, le nombre des cellules engainées d'un filament doit dépasser de beaucoup celui des cellules coiffées.

C'est ce qui détermine l'apparence singulière des filaments d'*Oedogonium* chez lesquels quelques cellules à coiffes alternent avec des séries de cellules engainées.

Une autre particularité qui frappe l'observateur est la suivante. La croissance de la cellule supérieure est de telle nature qu'en s'allongeant elle n'atteint pas la longueur de la cellule mère mais devient cependant plus large. Cette particularité jointe à la division rapide dans les nouvelles cellules supérieures toujours régénérées produit nécessairement cette curieuse apparence qu'on rencontre souvent chez les *Oedogonium*, savoir que les cellules d'un article deviennent de plus en plus courtes vers le haut mais aussi plus épaisses. Au sommet de chaque article on rencontre, comme cela se comprend, la coiffe au-dessus de laquelle le filament recommence avec un diamètre beaucoup plus grêle. Avec chaque division d'une cellule engainée naît un article nouveau dont la division répétée de sa cellule coiffée produit l'intercalation entre les articles précédents.

La croissance de la membrane des *Bulbochaete* se fait d'une manière analogue mais exclusivement aux dépens de la cellule basilaire.

Je ne veux pas discuter ici la question de savoir si la membrane des algues s'accroît par intussusception ou par apposition. Ce que j'en ai dit montre que cette croissance est complexe et que pour en donner une théorie satisfaisante il faudrait des recherches prolongées. Cette croissance est-elle une propriété de la membrane *vivante*, ou l'activité de la membrane est-elle nulle ou sous la dépendance du plasma ou du noyau, ce sont également des questions si complexes qu'il me semble que les théories proposées sont encore très incomplètes. Pour ma part, l'activité de la membrane ne me semble pas infirmée par les obser-

vations ; la cellule végétale est un complexe où les divers organes sont en dépendance mutuelle.

Il n'est pas logique de déduire de cette dépendance la non activité de certains organes. C'est comme si l'on voulait prétendre que le noyau cellulaire ne fût pas actif parce qu'il est lié au plasma, ou vice-versa.

Bibliographie.

- S. Klebs, *Organisation der Gallerte*, in *Untersuch. Bot. Inst. Tübingen*, II, 1886.
- Id. *Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle*, *Ber. d. bot. Ges.* 5, p. 181.
- Mangin, *Les composés pectiques*, *Journal de botanique*, 1892 et 1893.
- Chodat. *Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoïdées, Eremosphaera, Pediastrum, etc.*, l. c.
- Senn, *Coloniëbildende Algen*, *Bot. Zeit.* 1899.
- Strasburger, *Wachstum der Membranen*, in *Jahrbuch.*, f. w. Bot. 1897, 595.
- Correns, *Apiocystis*, in *Zimmermann, Morph. und Phys. der Zelle*.
- Cienkowski, *Zur Morphologie der Ulothrix*.
- Schütt, *Extramembran. Plasma*, *Pringsheims Jahrb.*, 1899.
- Wille, *Algolog. Mitth.*, *Pringsh. Jahrb.*, Band XVIII, Heft 4.

Multiplication des cellules. Ramification.

Thalles pluricellulaires.

La division des algues unicellulaires est loin de se faire d'une manière uniforme. On a cru pendant longtemps que le plan de segmentation était transversal chez les algues et longitudinal chez les Flagellées (Klebs).

Cette théorie n'a pas résisté à la critique.

Chez les *Chlamydomonas* (d'après Dill et Dangeard), le premier plan de segmentation serait longitudinal dans les espèces suivantes : *C. angulosa* Dill, *Ch. gigantea* Dill, tandis que dans la plupart des autres ce plan serait transversal. Dill croyait également que dans le *Ch. longistigma* et le *Ch. gloeocystiformis* et le *Ch. Monadina*, la première ligne de division serait au début parallèle à l'axe et qu'elle deviendrait finalement perpendiculaire à ce même plan, de telle sorte que, s'il se produit une seconde division, celle-ci serait perpendiculaire à la première et dirigée d'avant en arrière.

Dangeard a montré que cette conclusion était trop absolue. La première division se produit parallèlement à l'axe, et chacune des deux moitiés se divise ensuite en deux parties un peu obliquement à cet axe, mais en sens contraire. Finalement, l'arrangement définitif est tel qu'il

semble que le second cloisonnement était réellement axial et que la première cloison a subi une déviation de 90° .

La direction des plans de cloisonnement suit certaines lois générales déjà anciennement formulées par Sachs ¹⁾, complétées par Bertrand ²⁾,

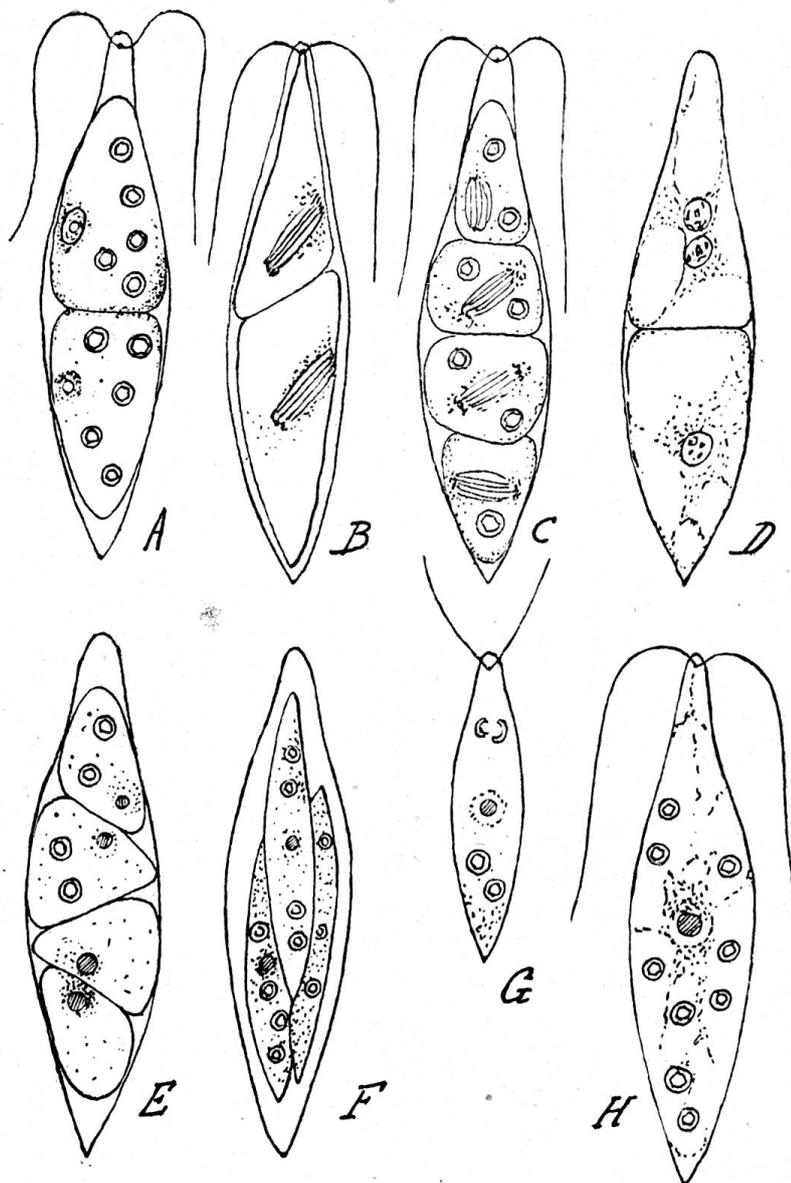


Fig. 14. — *Chlorogonium euchlorum*. — Division et formation des zoospores dans le sporange (d'après Dangeard).

Lignier et expliquées dernièrement par les très intéressantes recherches de Kny ³⁾. Voir aussi le mémoire de mon élève Tchouproff ⁴⁾.

¹⁾ Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, p. 525.

²⁾ C.-E. Bertrand, *Lois des surfaces libres*, Bull. Soc. bot. de France, XXXI. 1884.

³⁾ Kny, Ber. d. bot. Ges., 1896, Ueber den Einfluss von Zug und Druck.

⁴⁾ Tchouproff, *Sur le fractionnement du bois axial de Mendonzia Schomburghkiana*. Travaux du laboratoire de botanique, Genève, 1897, Bull. Herb. Boiss. n° 5.

Sachs avait montré en particulier que la forme de la cellule mère du pollen dans les *Neottia* influait sur la direction des plans de segmentation. Il insistait sur le fait que les nouvelles parois sont perpendiculaires aux anciennes et que les cellules filles sont de *volume* égal.

Dans les *Chlamydomonas*, les deux plans de segmentation sont en croix, mais déjà dans les *Chlorogonium*, qui sont en fuseau allongé, ces deux sectionnements se font dans le même sens et sont transversaux. Les quatre nouvelles cellules sont primitivement superposées. (Fig. 14.)

Mais de bonne heure déjà chaque portion tend à s'allonger et à prendre la forme primitive; il en résulte une déviation des plans de segmentation. Finalement, les produits sont groupés parallèlement dans le sporange et la division paraît alors avoir été longitudinale.

Cette même disposition se rencontre dans les *Raphidium*, dont les cellules bacillaires ou aciculaires subissent une série de bipartitions transversales. Les plans de segmentation qui étaient transversaux deviennent obliques et le faisceau 4-8 cellulaire de *Raphidium* paraît en définitive être issu d'un cloisonnement longitudinal. Les *Nephrocytium*, les *Kirchneriella* et certaines *Scenedesmus* (*S. acuminatus*) se comportent de même parfois.

Mais partout où la cellule n'est pas très bacillaire, les cloisonnements successifs sont perpendiculaires les uns aux autres ¹⁾.

La succession des plans de segmentation chez les Volvocinées n'est pas encore complètement élucidée en ce qui concerne les genres les plus élevés. Mais on la connaît exactement jusqu'au stade 16 cellulaire et 32 cellulaire.

Par deux cloisonnements en croix, la cellule de *Gonium* ou de *Pandorina* ou d'*Eudorina* se trouve divisée en 4 cellules subtriangulaires. (Fig. 15, *A*, *B*). Dans chacune naît une segmentation qui, en concordance avec la loi de Sachs, viendra s'insérer perpendiculairement à la paroi externe et ira couper vers son milieu l'un des bras formés par la croix des deux premiers cloisonnements. (Fig. 16, *C*, 2-2).

Les cellules triangulaires ainsi détachées grossissent inégalement et viennent se placer dans le prolongement des bras de la croix centrale. Il y a eu ainsi déviation des plans de segmentation selon le schéma (*C* et *D*).

Un nouveau plan perpendiculaire au précédent vient diviser en même temps et la cellule triangulaire et la cellule quadrangulaire (*F*, 3, *F*).

¹⁾ Voir pour plus de détails le chapitre consacré aux Protococcacées où les variantes sont énumérées.

C'est ici que s'arrête le cloisonnement dans le genre *Gonium*, mais dans les *Eudorina* les cloisonnements continuent selon le mode exprimé par le schéma *I* et *K*.

C'est ainsi qu'on peut s'expliquer la formation de 32 cellules groupées en cinq anneaux, dont deux de 4 et trois de 8 cellules.

Le schéma indiqué est en partie théorique, car avec l'accroissement des cellules filles s'efface la régularité du clivage et la plaque larvaire tend de bonne heure à s'invaginer en doigt de gant ou en vésicule.

En résumé, par ce mode de cloisonnement se forment 4 cellules centrales disposées en croix et 4 cellules alternant avec les bras de

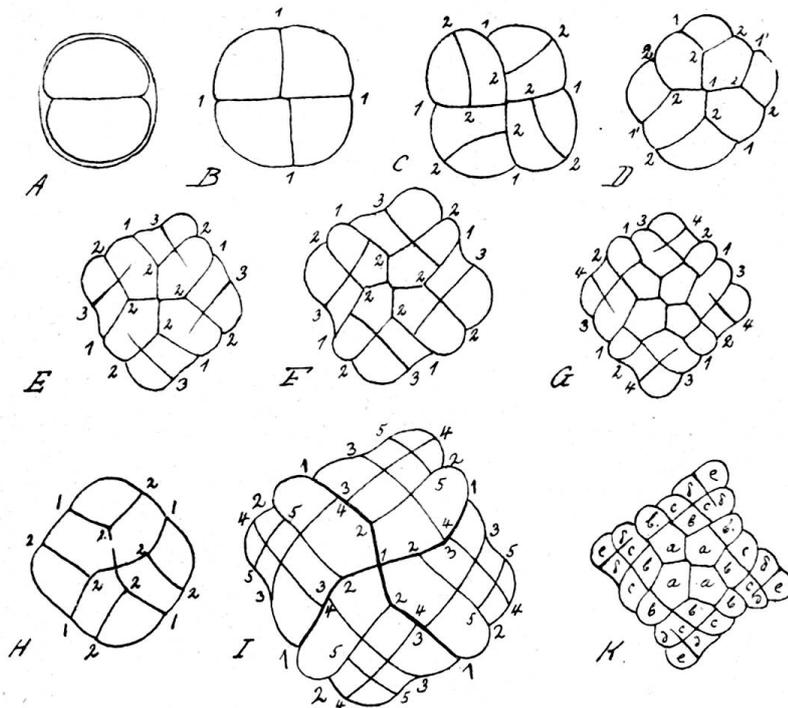


Fig. 16. — Schéma indiquant la succession des plans de segmentation dans l'état larvaire des Volvocinées. — A—F. Stades *Gonium*. G, I, K. Stades *Eudorina*.— Les séries 4 cellulaires *a* et *e* ainsi que les 8 cellulaires *b*, *c*, *d*, seront celles qui dans *Eudorina* seront arrangées en anneaux.

cette croix. Pour produire le stade *Gonium*, chacune se divise encore une fois; pour produire l'état *Eudorina* les cellules en croix ne se divisent qu'une fois, tandis que les cellules triangulaires donnent naissance aux 24 autres cellules par un triple cloisonnement.

Ce mode de division se retrouve chez des algues très différentes. C'est ainsi qu'il préside à l'arrangement des colonies tabulaires de *Crucigenia Hofmaniana* nob, aux premiers débuts du thalle épiphyllé des *Cephaleuros*, etc.

Les jeunes thalles de *Pleurococcus* naissent par des cloisonnements rectangulaires et perpendiculaires dans un plan. Il en est souvent de

même chez les *Monostroma* et les *Tetraspora*. Alors les cellules sont régulièrement groupées par 4. Parfois, la multiplication des cellules se fait avec moins de régularité. Par exemple : dans le thalle de *Tetraspora*, une cellule, avant de se diviser, se renfle à l'une des extrémités ; les deux tronçons qui en résultent sont disposés en T et se subdivisent à leur tour. Au lieu de tétrades régulières, on obtient des groupes comme ceux indiqués dans la fig. 17, A et G.

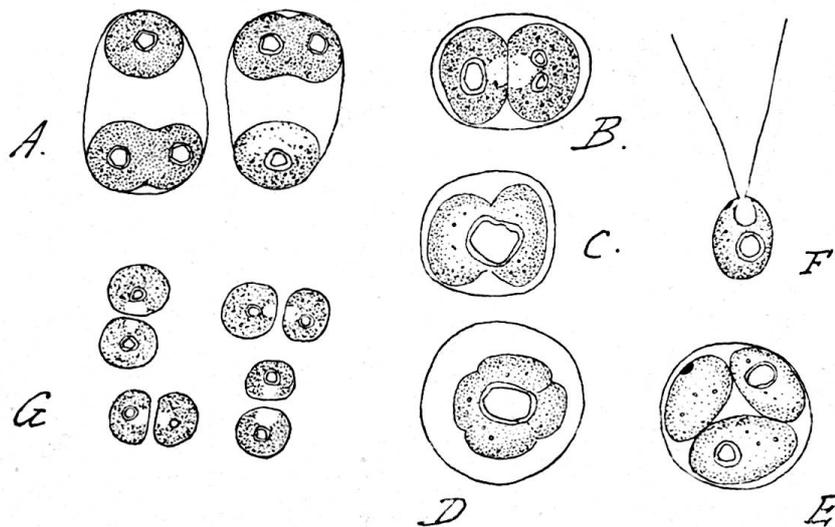


Fig. 17. — *Tetraspora gelatinosa*. — Divers états de division : A—D. — E. Zoosporange. F. Zoospore.

La croissance des filaments est ordinairement intercalaire, chaque cellule pouvant se subdiviser. Ce n'est cependant pas toujours le cas.

Chez les *Chatophora*, l'accroissement devient apical, tandis que des cellules plus profondes ont perdu habituellement le pouvoir de se diviser. Il en est de même des *Draparnaldia* et des *Stigeoclonium*.

Cependant l'accroissement intercalaire s'observe parfois très bien dans ce dernier genre (*S. lacustre*).

Les cellules des algues vertes filamenteuses ne se divisent ordinairement que transversalement.

Ce n'est guère qu'à l'état gélifié que les *Stigeoclonium*, les *Hormospora*, les *Cylindrocapsa* subissent quelques cloisonnements longitudinaux. Le genre *Pleurococcus* fait exception, car ses filaments courts sont le plus souvent rapidement transformés en lames ou en rubans par des cloisonnements dans les deux directions.

Ce même phénomène se rencontre dans le genre *Bumilleria* (Fig. 18) et surtout dans les Schizogoniées, où des lames ou des thalles foliacés se forment par un cloisonnement alternativement transversal et longitudinal.

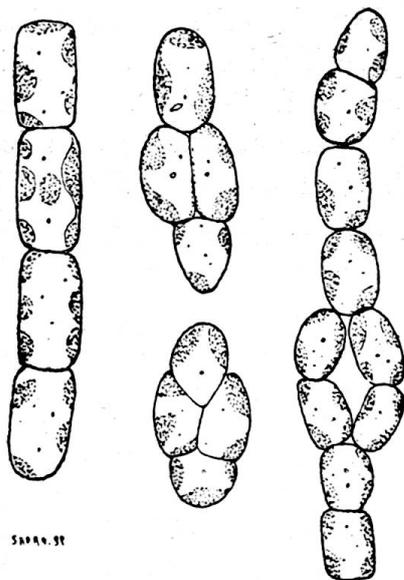


Fig. 18. — *Bumilleria sicula* (Carouge). — Division longitudinale et désarticulation des cellules.

Dans le genre *Prasiola*, la segmentation rappelle beaucoup celle qui s'observe chez les Rhodophycées. Les cellules du thalle sont souvent disposées en files rayonnantes et ramifiées dichotomiquement.

La ramification des algues filamenteuses est toujours indéfinie. Je ne connais aucun exemple de ramification sympodiale.

Le rameau naît le plus souvent du fait qu'une cellule fait hernie au dessous de la cloison supérieure (*Stigeoclonium*, *Draparnaldia*, *Chatophora*, *Microthamnion*, *Cladophora*, etc.).

Le ramuscule, une fois allongé, est séparé au moyen d'une cloison qui s'insère obliquement par rapport à la direction du filament principal. Ces rameaux peuvent être alternes ou plus ou moins verticillés (*Draparnaldia*).

Mais que les ramuscules naissent immédiatement au dessous de la cloison supérieure n'est pas une loi absolue. Même chez *Stigeoclonium*, la cellule produit parfois une hernie vers son milieu, de telle sorte que le rameau est strictement latéral.

Il en est de même dans les *Trentepohlia*, où les ramuscules naissent souvent exactement du milieu de la cellule. Cela est surtout réalisé lorsque d'un prothalle rampant s'élèvent des ramuscules dressés.

La ramification dichotomique ne se rencontre ordinairement que dans les espèces qui vivent empâtées dans une gangue calcaire ou qui adhèrent en épiphytes à la surface des feuilles ou de divers substratums plans. Cette ramification s'observe dans les genres *Gongrosira*, *Pleurococcus*, *Cephaleuros*, *Trentepohlia*, *Coleochaete* sans qu'on puisse dire qu'elle soit caractéristique pour le genre ou l'espèce, car elle dépend évidemment du mode de vie.

Chez ces espèces la croissance est alors strictement marginale, mais si, pour une cause ou une autre, la croissance des filaments est facilitée, alors réapparaît la ramification alternante botrytique. Voir pour plus de détails les articles qui traitent des Trentepohliacées, des Coléochétacées et des Pleurococcacées. Cette ramification dichotomique dans un plan aboutit à la production de disques souvent très réguliers.

¹⁾ Berthold, *Untersuchungen über die Verzweigung einiger Süßwasseralgen* (Nov. Act. Leop. Carol., Bd. XL, 1878, 214, 215).

Les ramuscules de certaines Cladophoracées sont connivents par leur base avec la cellule de l'axe qui est immédiatement superposée à leur cellule mère ; M. Magnus a pensé que cela serait dû à un phénomène de condescence congénitale ; il n'en est rien. Le rameau nouvellement formé n'est pas connivent ; il l'est un peu plus tard. En réalité, il se fait une véritable soudure entre le rameau et l'axe ; les couches celluliques extérieures sont refoulées par le rameau naissant ; elles continuent à l'envelopper et leur tension maintient l'ensemble du rameau contre la base de l'axe (Kolderup-Rosenvinge).

Poils, soies, piquants.

On n'applique la désignation de poils¹⁾ qu'aux prolongements articulés pluricellulaires ou unicellulaires des Chétophoracées et de quelques Trentepohliacées.

Les poils incolores unicellulaires des Chétonémées, des Aphanochétées et des Coléochétacées reçoivent le nom de soies.

Poils. Il y a parfois une transition insensible entre les rameaux effilés et les poils des Chétophorées. Ceux-ci ne sont en effet que des rameaux dont les cellules se sont fortement allongées et ont perdu leur chlorophylle. Ils dépassent de beaucoup en longueur les autres ramuscules. Parfois la plupart des rameaux sont terminés par des poils (*Draparnaldia*) ; le plus souvent, un certain nombre, parfois un seul par glomérule, sont pilifères. (Fig. 13, C, D.)

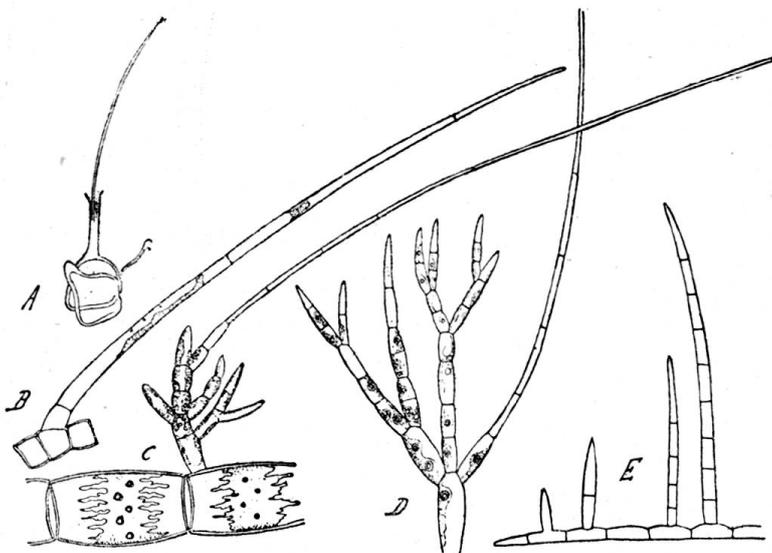


Fig. 19. Poils et soies. — A. Soie engainée sur une jeune plante de *Coleochaete pulvinata*. B. Poil du *Stigeoclonium lacustre*. C. Poil sur un ramuscule de *Draparnaldia*. D. Poil latéral de *Chatophora Cornu Damae*. E. Poils dressés du *Trentepohlia Leprieuri*.

¹⁾ Huber, *Poils et soies des Chétophoracées*, Journal de Botanique 1892.

Chez *Stigeoclonium* les cellules du poil atteignent parfois 10-15 fois la longueur des cellules végétatives. Les chromatophores y sont encore très visibles au début, de même que de petits pyrénoides. Le noyau persiste avec ses caractères normaux. (Fig. 13, B.)

L'accroissement de ces poils se fait, selon Berthold, par une cellule basilaire qui fonctionne comme cellule génératrice produisant par son cloisonnement, aussi bien des cellules végétatives vers le bas que des cellules du poil vers le haut. C'est ainsi, en effet, que les choses semblent se passer, le plus souvent, lorsque le poil a atteint une certaine longueur, mais au début il semble que les cellules ont toutes le pouvoir de se diviser, y compris la cellule apicale qui est parfois la plus courte.

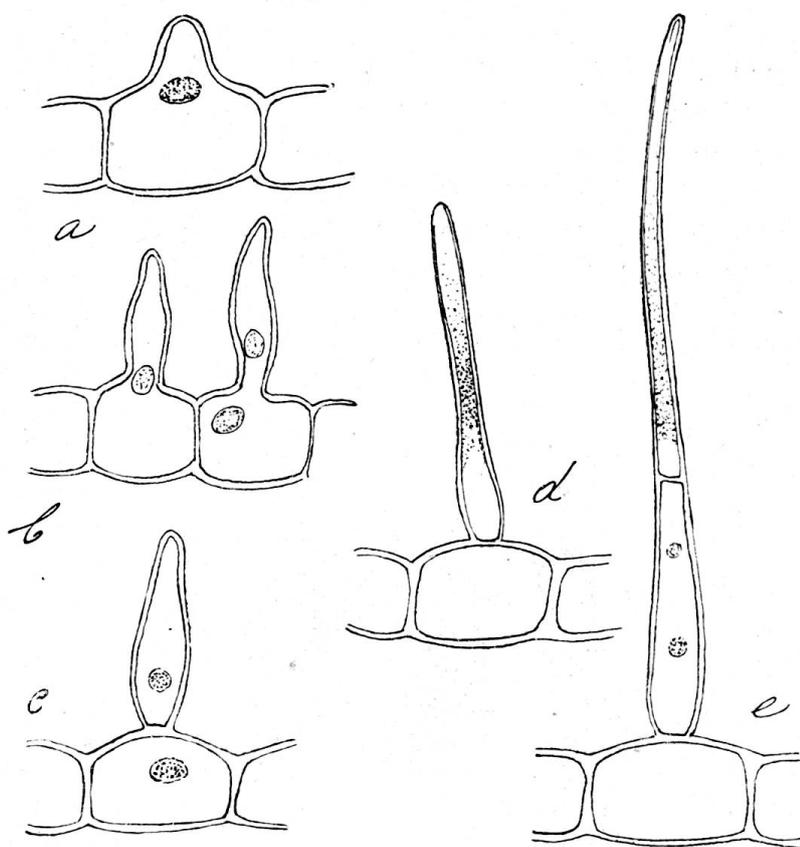


Fig. 20. — *Stigeoclonium polymorphum* Huber. — *a, b, c*, premiers développement des poils; *d*, poil unicellulaire; *e*, poil pluricellulaire avant la division de sa cellule basilaire (Huber).

Les poils des Chétophoracées-Chétophorées se manifestent de bonne heure. Les zoospores de *Chætophora* en germant se prolongent directement en un poil avant même de donner naissance à un rhizoïde.

Les plantules de *Stigeoclonium* donnent naissance également à un poil peu après leur germination (v. fig. sub *Stigeoclonio*).

On sait que dans ce genre il se fait souvent, au début, un thalle rampant constitué par une ramification intense sur un plan. Les ramuscules, s'appliquant étroitement les uns contre les autres, constituent un disque fermé. C'est de ce thalle que s'élèveront les filaments dressés; selon les circonstances ces filaments dressés seront des poils ou des filaments normaux. Tous les stades de passage peuvent se rencontrer.

J'ai déjà signalé les poils des Trentepohliacées qui sont du même ordre (*T. Leprieuri*) et qui naissent également comme ceux du thalle rampant de *Stigeoclonium* aux dépens d'une papille dorsale médiane et dont l'allongement a lieu également aux dépens de cellules basilaires (fig. 19, E). Mais dans cette famille les poils sont assimilateurs, à l'ex-

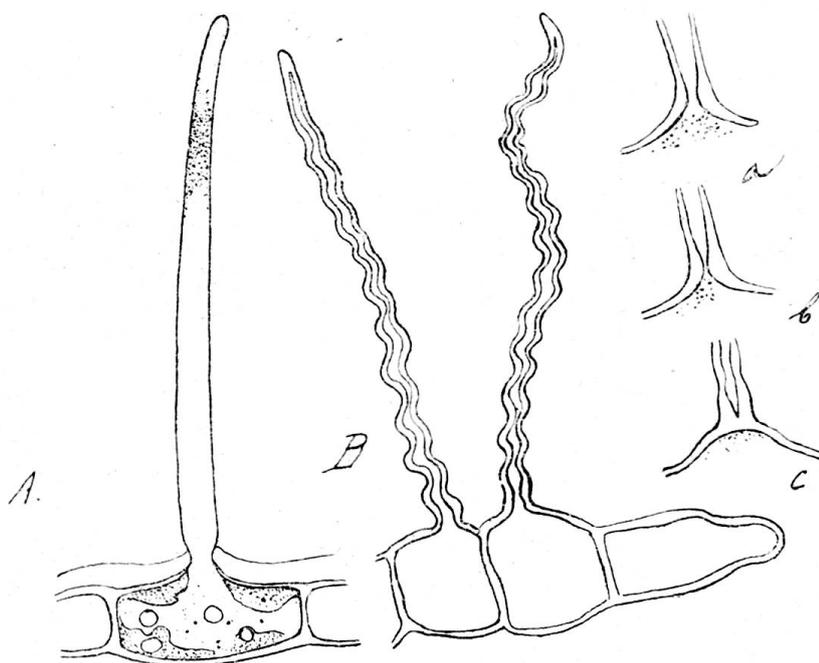


Fig. 21. — Soies de Chétophoracées. — A. *Entocladia viridis*. B. *Phaeophila*; a, b, c, fermeture basilaire de la soie. (Huber.)

ception peut-être de la cellule terminale aiguë, et le diamètre du poil n'est pas inférieur à celui du filament rampant qui le porte. Il vaudrait mieux appeler ces productions, des filaments dressés piliformes. Les filaments ordinaires des Trentepohliacées peuvent être également piliformes; ainsi dans le *T. setifera* Farlow qui n'est guère qu'un *T. aurea* à ramuscules acuminés.

On rencontre des poils unicellulaires chez d'autres Chétophoracées et aussi chez les Oedogoniacées. Ces poils unicellulaires sont également des ramuscules dressés modifiés. Leur valeur morphologique est semblable à celle des poils pluricellulaires. Dans l'*Aphanochaete repens* et *A. pilosissima* Schmdl. les poils dorsaux sont renflés à la base en un petit

tubercule ; chaque cellule peut porter ainsi un poil unicellulaire qui tombe assez rapidement. A côté de lui naît plus tard un autre poil de même forme. On trouve alors, sur la même cellule, les bases des anciens poils à côté des nouveaux. Ici le poil est très rarement terminal, tandis que ceux de *Chaetonema* sont tantôt latéraux tantôt terminaux. Leur ordonnance dans ce dernier genre correspond si bien à celle des ramuscules

qu'on ne saurait les considérer que comme des modifications de ces dernières.

Les *Chaetonema* vivent, comme on le sait, dans le mucus du *Batrachospermum*, du *Coleochaete pulvinata*, du *Schizochlamys gelatinosa*, etc.

C'est surtout l'extrémité des rameaux qui produit, à la limite du mucus de la plante hospitalière, des poils nombreux, terminaux, qui se dirigent vers l'extérieur.

Ceux d'*Oedogonium* et de *Bulbochaete* sont également des cellules terminales transformées (voir sub Oedogoniacées).

Quant aux autres Chétophoracées elles n'ont que des soies comme les *Coleochaete*. Ces soies ont la même origine que les poils mais ne se séparent pas par une cloison (*Endoderma*, *Acrochaete*, *Bulbocoleon*, *Phaeophila*, *Blastophysa*, *Chaetosiphon*, *Ochlochaete*). Parfois elles sont li-

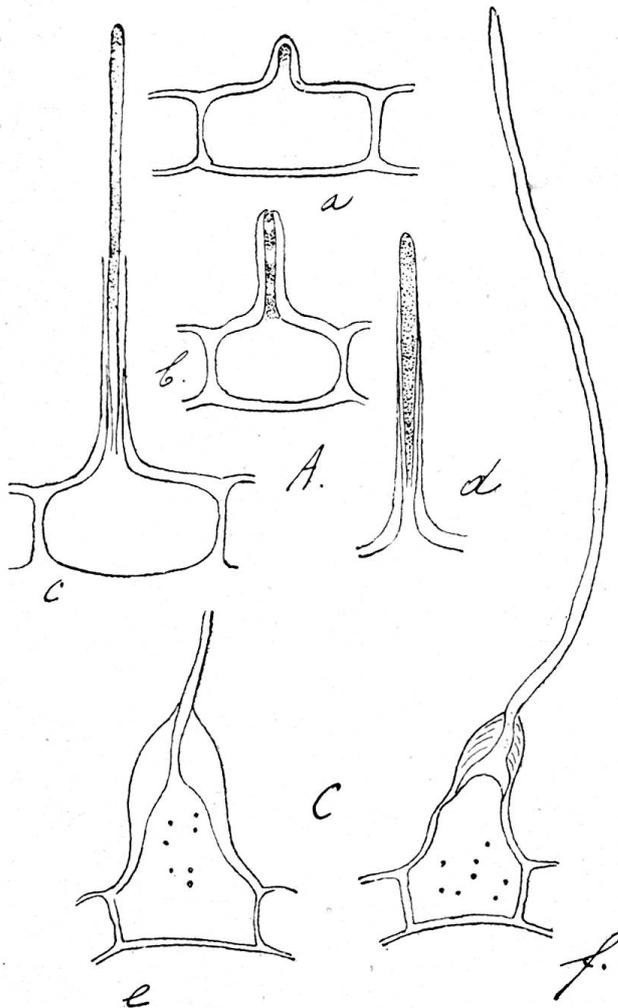


Fig. 22. — Soies engainées. — A. *Aphanochaete* sp. (repens Hansg. ? non A. Br.) a, b, c, d, origine et développement. C. Soie engainée d'*Acrochaete*. (Huber)

limitées à certaines cellules bulbeuses (*Acrochaete*, *Bulbocoleon*) et sont reconstituées si elles viennent à se casser. Dans ces conditions la soie est engainée à sa base. Parfois elle est séparée de la cellule support par un épaissement cellulosique. Alors la soie paraît extérieurement semblable à un poil. L'absence de noyau la caractérise suffisamment.

A cette catégorie de soies doivent être rattachées celles des Coléochétacées (fig. 19, A). A leur origine ces soies sont semblables à celles

d'un *Endoderma* c'est-à-dire que le plasma pénètre dans le prolongement piliforme ; mais bientôt la substance plasmique disparaît ; elle est remplacée par un épaissement de la membrane qui s'allonge en soie pleine et solide. Durant cet allongement la soie se détache en partie des couches basales de la membrane, plus épaisses, qui constituent finalement une gaine très caractéristique.

Les soies muqueuses sont encore peu connues. Dans tous les cas elles paraissent être des productions issues uniquement de la gelée qui entoure la cellule. On n'a pas montré jusqu'à présent qu'elles fussent traversées par un cordon protoplasmique analogue à celui qui occupe

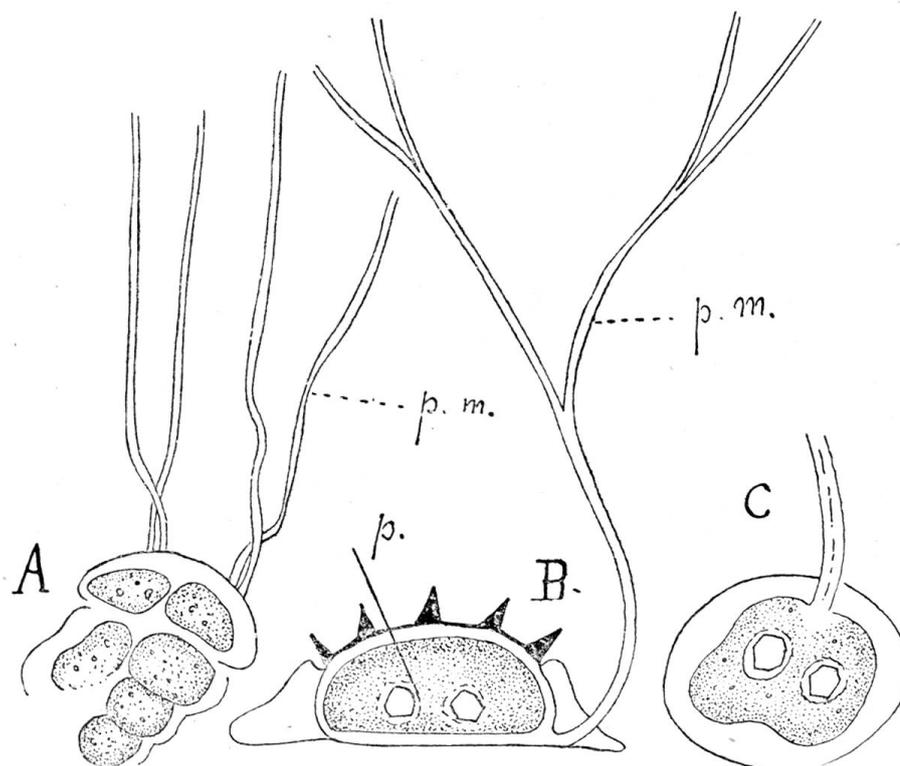


Fig. 23. — Soies muqueuses. — A. Chaetopeltis. B. *p. m.* Soie muqueuse ramifiée de *Dicranochaete reniformis*. C. Origine de cette soie muqueuse. (B.—C. d'après Hieronymus.)

l'axe des pseudo-cils des Tétrasporecées avec lesquels ces poils muqueux ont beaucoup d'analogie. (Fig. 16 et 17.)

Elles sont caractéristiques pour les Chétopeltées. On les a pris pendant quelque temps pour des filaments de Bactériacées.

Parmi les Protococcacées les soies ne sont pas rares. Ici, comme dans les cas précédents, on peut rencontrer tous les passages entre les prolongements dont le centre est occupé par le plasma et même parfois par le chromatophore et ceux dont la lumière a progressivement disparu et où la soie n'est plus qu'un accident de la membrane. En faisant cette comparaison il est loin de mon esprit de prétendre

qu'entre ces diverses productions il existe un lien génétique; je veux simplement exprimer l'opinion qu'il n'est pas possible d'établir des catégories strictes.

Ainsi dans le genre *Pediastrum*, le *P. Ehrenbergii* a des cellules lobées; dans le *P. Boryanum* ces lobes se prolongent parfois en cornes dont

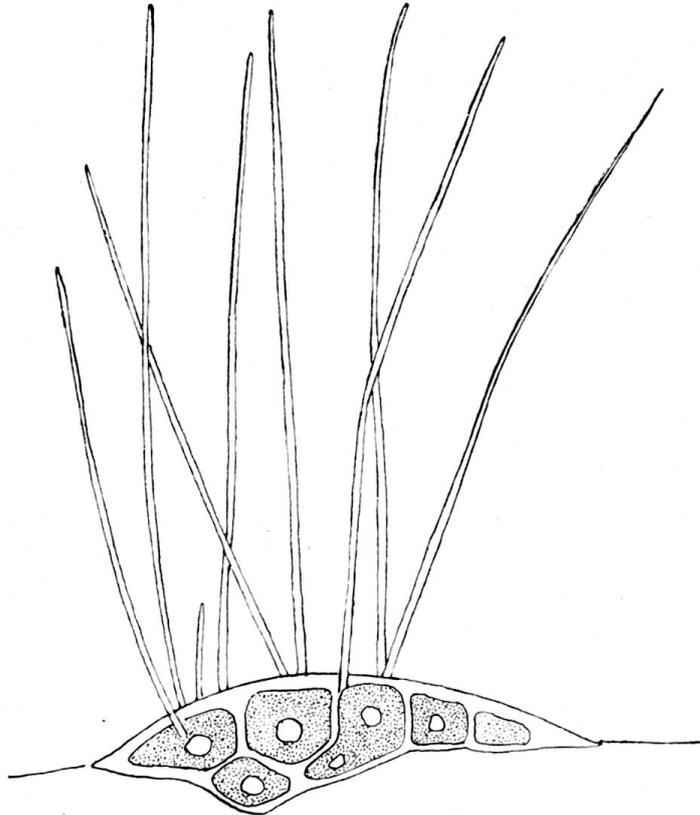


Fig. 24. — *Chaetopeltis orbicularis*. Jeune plante avec soies muqueuses.

l'axe est encore plus ou moins cytoplasmique. Tous ces passages s'observent avec netteté dans les prolongements du *Pediastrum duplex* où les cornes finissent par être terminées par un bouquet de très fines soies.

Une semblable constatation peut être faite dans le genre *Scenedesmus* où les espèces *S. alternans*, *S. curvatus* sont dépourvues d'antennes, tandis que les *Sc. acutus* et *S. falcatus* nob. ont leurs cellules prolongées en pointe, dont l'axe est cyto-

plasmique tandis que les *S. Opoliensis*, *S. quadricauda* et *S. hystrix* portent des arêtes solides. (Fig. 25 et 26, 1 et 3). Toutes ces variations s'observent également dans les genres *Coelastrum*, *Sorastrum*, *Polyedrium*, etc.

Les soies qu'on rencontre parfois autour des cellules des Protococcées à cellules arrondies offrent tous les passages entre les

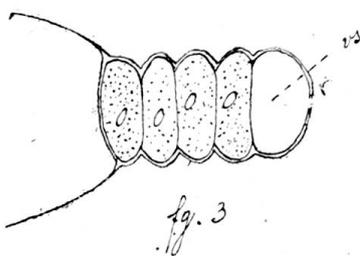


Fig. 25.

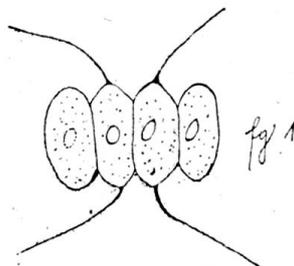


Fig. 26.

soies muqueuses des *Cohniella* et de l'*Oocystis lacustris* gélinifié et celles plus solides, fragiles même des *Golenkinia*, *Lagerheimia*, *Chodatella* et *Richteriella*. Dans ces dernières les soies ne sont guère

que des accidents de la membrane externe. On aurait donc tort de les homologuer aux soies vraies telles que nous les avons définies.

La fonction des poils, des soies et des piquants est loin d'être la même dans les différents cas.

Il est à remarquer que le plus grand nombre des algues vertes filamenteuses qui portent des soies ou des poils sont des algues fixées ou plongées dans un substratum muqueux. Les Chétophorées sont muqueuses; le *Chaetonema* vit dans la gelée du *Batrachospermum*; la plupart des Chétonémées sont endophytes; le *Batrachosperme* lui-même entre dans cette catégorie. Ces cellules ne sont pas dans des conditions favorables de respiration; il semble que les poils et les soies puissent fonctionner comme organes respiratoires; je rappelle que ces organes sont tous dirigés vers l'extérieur et souvent dépassent le mucus; ainsi dans les *Chaetonema*, les *Apiocystis*, les *Stappia* (pseudo-cils), et parmi les Siphonées les *Codium*. Ils paraissent ainsi établir une communication avec l'extérieur et l'utilité de celle-ci ne peut être que respiratoire.

Huber a montré que lorsqu'on cultive des *Chaetonema* dans des solutions nutritives les poils disparaissent, soit que l'énergie utilisable fut meilleure, soit que le milieu fut plus aéré que le substratum naturel dans lequel elles vivent plongées (mucus de *Batrachosperme*).

Quant aux productions analogues des Protococcacées, il en sera question à l'article: Algues pélagiques.

Rhizoïdes et organes de fixation.

Beaucoup d'algues unicellulaires ou pluricellulaires développent des organes de fixation.

Le mode le plus rudimentaire consiste à appliquer simplement l'algue par la sécrétion d'une substance visqueuse adhésive. C'est ce qui semble se passer là où les algues rampent à la surface du substratum comme dans les Chétopeltidées, les talons des *Stigeoclonium*, des *Cephaleuros* et des *Coleochaete*. Il en est de même chez quelques algues filamenteuses comme l'*Aphanochaete*.

Mais les algues dressées ont besoin d'organes spéciaux au moyen desquels la fixation soit assurée pour un temps.

Les Protococcacées fixées comme certains *Raphidium* (dans certaines conditions), les *Characium* et parmi les Confervoïdées les *Characiopsis*, *Chlorothecium*, ainsi que les *Sciadium* tantôt se fixent en développant à l'une de leurs extrémités un disque agglutinant (*Raphidium*, *Actidesmium*, *Characium sessile*) tantôt en formant un stipe qui se termine par une

¹) J. Huber, *Poils des Chétophoracées*, Journal de Botanique, 1892, 339, 340.

petite pelotte ou un disque d'adhésion (*Sciadium*, *Characiopsis*). Ce mode de fixation s'observe également dans le genre pleurococcacéen, *Microthamnium*

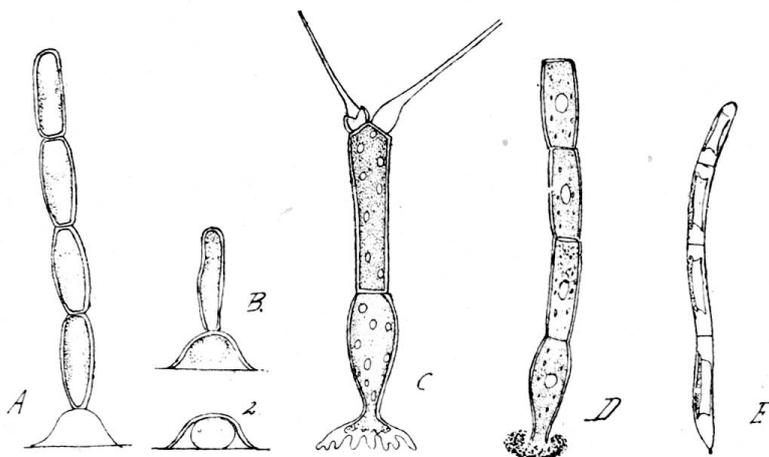


Fig. 26. — Modes de fixation de quelques algues filamenteuses. — A. *Oedogonium africanum*, cellule basilaire en forme de disque. — B. Id. plus jeune. — C. *Bulbochaete setigera* avec cellule basilaire munie de papilles crampons. — D. *Oedogonium ciliatum* avec disque d'adhésion. — E. *Microthamnium*, adhérent par son extrémité amincie.

où la base accuminée adhère par un disque. Les conferves en germination sont également fixées à la façon des *Sciadium* (fig. 26, E).

Borge¹⁾ a montré que chez plusieurs algues le contact est la cause irritante qui fait apparaître les rhizoïdes (*Spirogyra*, quelques espèces, *Mougeotia*). Il en

est de même, selon nous, chez certaines Protococcacées (*Raphidium*). Mais chez d'autres la production de rhizoïdes est constante, que l'on sectionne les filaments ou qu'on fasse germer les zoospores (*Draparnaldia*, *Chaetophora* sp. et *Ulothrix*); chez *Stigeoclonium* les rhizoïdes sont beaucoup plus rares.

D'après Borge les jeunes plantules d'*Oedogonium* ont seules la faculté de produire des rhizoïdes, tandis que les anciennes l'ont perdue.

La nature des rhizoïdes dont il est question ici est très différente de celle dont il a été parlé plus haut. Ce sont des cellules ou des filaments différenciés en une sorte de crampons.

Ceux d'*Oedogonium* et de *Bulbochaete* (fig. 26, C) sont simplement des crampons issus de la cellule basilaire qui émet tantôt des papilles disposées en couronne simple ou ramifiée (si le contact se fait immédiatement), ou qui se prolonge en un ou deux tubes chercheurs dont l'extrémité se ramifie en crampons. Je désignerai ces productions sous le nom de papilles radicantes pour les distinguer des vrais rhizoïdes.

Certaines Schizogoniées développent des rhizoïdes sur le parcours de leurs filaments ou de leurs thalles. On les a crus jusqu'à présent unicellulaires et simples, en continuité avec la cellule qui leur donne naissance, mais j'ai pu me convaincre que tel n'est pas toujours le cas; ils sont parfois pluricellulaires et même ramifiés (fig. 28).

¹⁾ O. Borge, *Ueber die Rhizoidenbildung*, Upsala, 1894, Nya tidnings actiebolags T 2.

Ceux d'*Ulothrix* (fig. 29, C-D) sont ordinairement simples ou à peine ramifiés, unicellulaires ou paucicellulaires comme ceux de *Gongrosira* tandis que les Chétophoracées, *Draparnaldia* et *Chaetophora* en émettent un grand nombre, non seulement de la cellule basilaire comme *Ulothrix*, mais d'un grand nombre de cellules des parties inférieures. Ces rhizoïdes sont ramifiés et pluricellulaires.

Dans un *Stigeoclonium* épiphyte sur les Cladophores du lac de Genève que j'identifie avec le *St. lacustre* nob., les rhizoïdes sont quasi simples, paucicellulaires et naissent ordinairement du milieu de la cellule (ordinairement un par cellule) ou parfois de la base ou du sommet. Ils s'en séparent de la même manière que les rameaux (v. fig. 30).

Ce sont des rhizoïdes analogues à ceux des Chétophoracées, que développent les *Foreliella* au contact du test des Anodontes; tant que ces rhizoïdes se contentent de

(Haptères d'Istvanffi.)



Fig. 27. — *Foreliella perforans*. Chod. — A., pénétration des rhizoïdes perforants dans la couche prismatique (c. p.). B., rhizoïdes perforants menant de la couche prismatique (c. p.) dans la couche nacrée (c. n.).

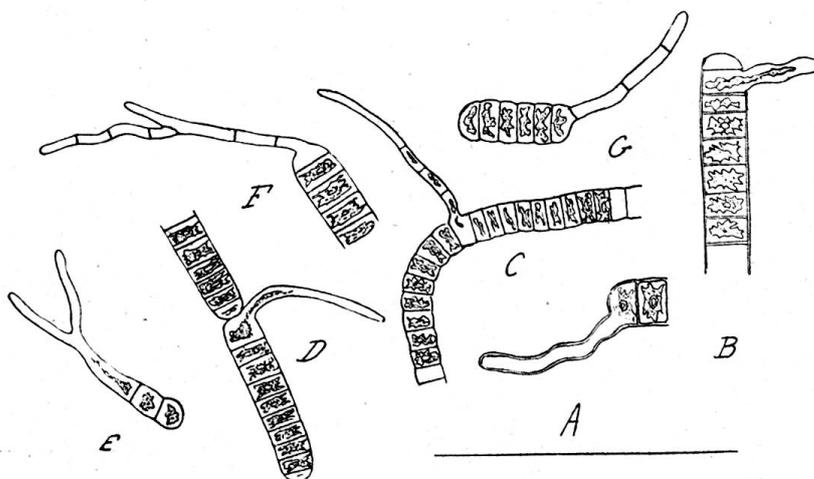


Fig. 28. — Rhizoïdes du *Schizogonium murale* (Genève).

perforer perpendiculairement la coquille, ils restent minces et réguliers

(fig. 30), mais arrivés sur l'autre face ils se transforment en rhizoïdes suceurs et se terminent en suçoirs simples ou ramifiés dont il sera plus particulièrement question au chapitre des algues perforantes.

Les algues carinantes comme certains *Gongrosira* (*G. codiolifera*, entre autres) déve-

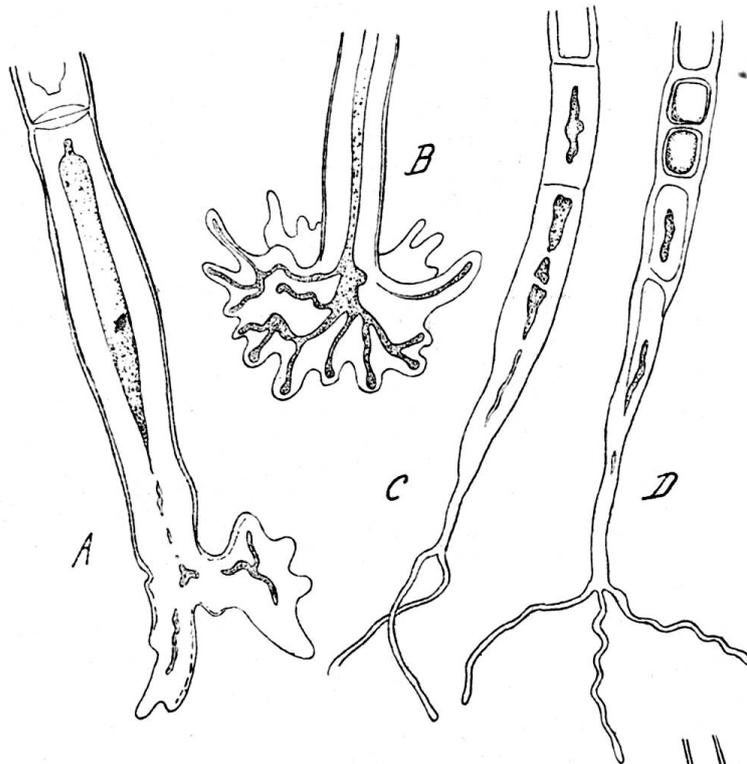


Fig. 29. — A, partie inférieure d'un *Spirogyra* fixé sur les galets du rivage du Léman; on voit l'épaississement des membranes et les papilles crampons. B. Id., disque papilleux basilaire. — C et D, partie inférieure des filaments de l'*Ulothrix zonata*, dans les mêmes stations.

loppent sur les cellules codioliformes qu'elles émettent des papilles munies d'une membrane épaisse, parfois remplacées simplement par un crampon cellulosique simple ou ramifié (v. fig. 32).

Le caractère des rhizoïdes (*rhizines* de Gay) varie dans une même famille. Ainsi les *Oedogonium* n'ont que des papilles radicales, tandis que dans le genre *Oedocladium* se développent de véritables rhizoïdes. Les *Trentepohliacés* en sont généralement dépourvus, tandis que le genre *Cephaleuros* développe un système rhizoïdal parfois extrêmement compliqué, ramifié et pluricellulaire.

Ces organes ne sont évidemment, dans l'immense majorité des cas, que des organes de fixation ou de soutien. C'est ce qui est évident

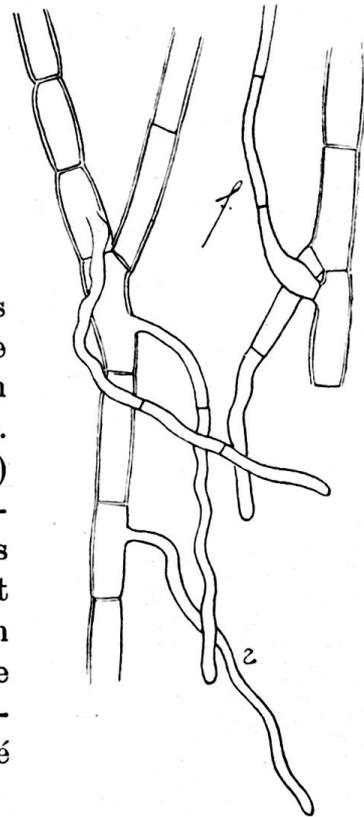


Fig. 30. — *Stigeoclonium lacustre*. — Rhizoïdes crampons (2), dressés (1).

dans les Confervoïdes, les Protococacées et les Chaetophoracées. Chez ces dernières il peut exister un thalle rampant rhizomateux et des rhizoïdes qui en augmentent la stabilité (*Chaetophora* et *Stigeoclonium* sp.). Souvent ces moyens de fixation ne sont que passagers; ainsi chez beaucoup d'*Oedogonium*, de *Conferva*, d'*Ulothrix* et de Conjuguées.

Les algues des eaux agitées de lacs sublittoraux, comme les *Enteromorpha intestinalis* du Wateneverstorfer Binnensee (Holstein) développent des crampons dans les endroits exposés aux vagues, tandis que dans les baies tranquilles ils ne forment que des ouates librement nageantes (Lemmermann). Dans les eaux courantes et les grands lacs à vagues fortes les crampons se développent de préférence (*Stigeoclonium*, *Cladophora*, *Ulothrix*, *Spirogyra*, etc. [fig. 29]). Les *Ulothrix* du lac de Genève, fixés sur les galets ont développé des rhizoïdes à parois épaisses et très résistantes.

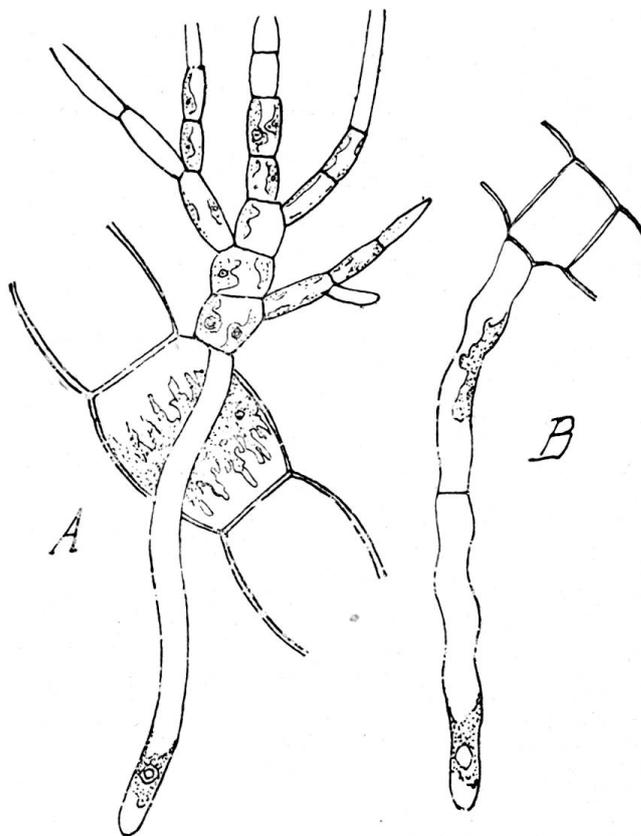


Fig. 31. B. — *Draparnaldia glomerata*; origine des rhizoïdes.

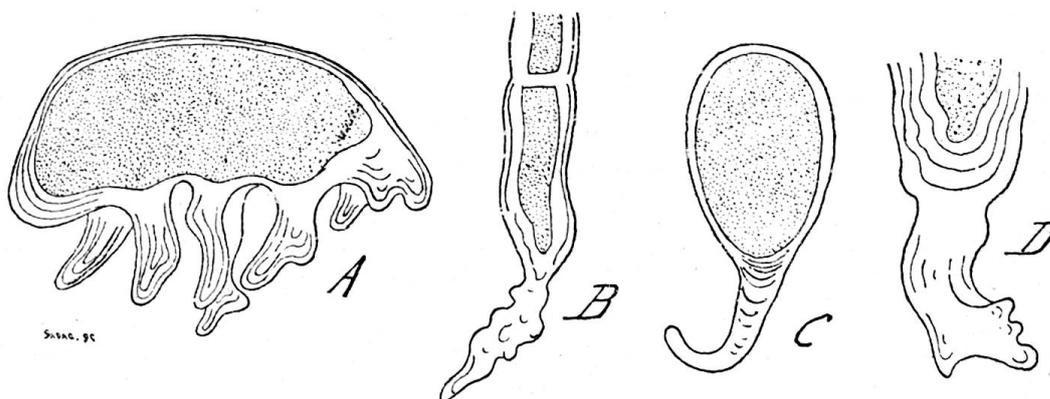


Fig. 32. — *Gongrosira codiolifera*; divers aspects de cellules codioliformes munies de prolongements celluloseux perforants.

Mais dans le genre *Cephaleuros* les papilles et les rhizoïdes nom-

breux qui se forment à la face inférieure du thalle ont une toute autre fonction. Cette algue, ordinairement couverte d'une cuticule assez épaisse, est évidemment gênée dans sa respiration et son assimilation. Par les papilles en question elle se trouve soulevée au-dessus de la surface de la membrane de la feuille et l'air peut circuler plus facilement.

Karsten a vu que dans certaines espèces de ce genre les rhizoïdes pénètrent jusque dans les cellules de l'épiderme et fonctionnent peut-être comme suçoirs (v. l'article sur *Cephaleuros*).

Bibliographie.

- Wildeman de, Bulletin de la Soc. Roy. de Belg. XXIX, 93,130, 2 pl. (crampons fixateurs).
 Schöenfelt, Biol. C. B. XXXIII, 1888 (crampons).
 Lemmermann, Plœn III, 52 (crampons).
 Dangeard, Le Botaniste, sér. II, 1891, 161—162 et 228 (crampons).
 Istvanffi, Bot. C. Bl. XXXV, 1888 (rhizoïdes d'*Ulothrix*).
 Borge O., *Ueber Rhizoidenbildung*, Upsala, 1894.
-

Organes de multiplication.

La multiplication des cellules a déjà été décrite; je me bornerai ici à parler des moyens spéciaux de multiplication.

Une véritable scissiparité n'existe pas chez les unicellulaires; la multiplication y a toujours lieu par division à l'intérieur d'une membrane qui fonctionne comme sporange. Ce n'est que dans les genres demi-flagellés, dépourvus de membrane cellulaire, que la scissiparité a lieu (Pyraminomonadées, Euglènoïdes, etc.). On a souvent cité le genre *Raphidium* ou *Actinastrum* comme se multipliant par fractionnement. Il suffira de suivre le développement de ces plantes pour s'assurer qu'ici encore la membrane entourante persiste jusqu'à la mise en liberté des produits de la division qui s'accroissent dans son intérieur. Dans ce cas les cloisons séparatrices n'ont aucune persistance; il n'en résulte jamais un corps strictement filamenteux ou parenchymateux.

Tout autres sont les cloisons dans les algues filamenteuses ou thalleuses. Les cloisons s'attachent aux anciennes parois et divisent les cellules en chambres définies. Le genre *Pleurococcus* qu'on persiste à tort de ranger parmi les *Protococcacées* en est l'exemple le plus simple. Le stade *Pleurococcus*, c'est-à-dire celui où les cellules sont disposées par quatre sur un plan ou en paquet par huit ne se retrouve sous cette forme chez aucune *Protococcacée*.

Chez ces dernières les cloisons séparatrices se dissolvent ou se ramollissent de bonne heure, tandis que la membrane de la cellule mère ou tout au moins son cadre externe (souvent très pectosique) persiste et finit par être rompu par le gonflement d'une gelée (souvent cellulosique et apparemment due à la gélification de la couche interne de la membrane) qui entraîne au dehors les produits de la division.

Cette gelée vésiculeuse (fig. 33) entoure pendant un temps plus ou moins prolongé les spores ou zoospores; souvent elle se dissout peu après ou pendant l'émission des produits de la division ou persiste encore pendant quelque temps (*Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Palmelloccus*, etc.).

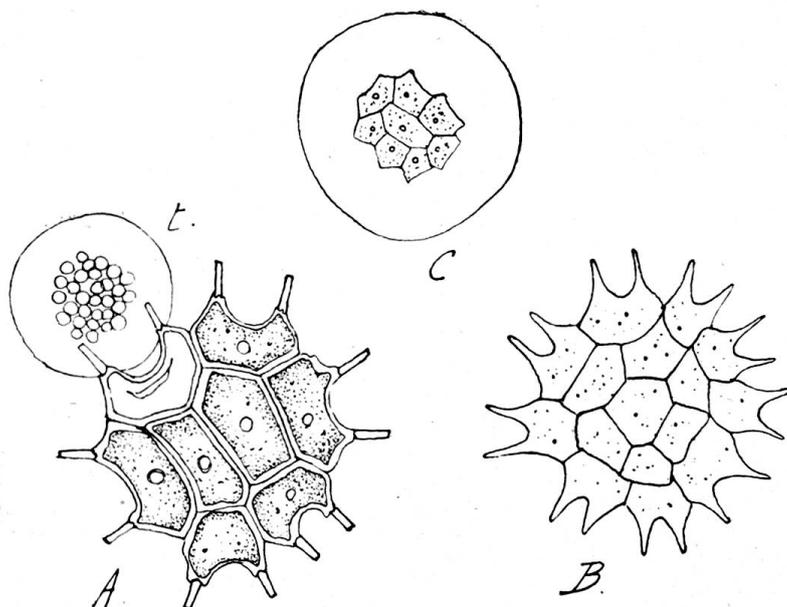


Fig. 33. — *Pediastrum Boryanum*. — A. Emission de la vésicule avec zoospores. B. Jeune colonie. C. Très jeune colonie encore entourée de l'aurole gélifiée.

Cette gelée est-elle entièrement formée par la couche interne de la membrane ou est-elle en partie produite par la membrane plasmique, c'est ce qu'il est très difficile d'affirmer actuellement. Pour ma part je pense qu'elle doit ordinairement son origine principalement à la couche interne gélifiée par un ferment coagulant. Dans certains cas l'ectoplasma peut continuer à produire des couches nouvelles qui se comporteront semblablement, comme il sera indiqué plus loin.

L'utilisation du revêtement interne cellulosique de *Coelastrum reticulatum* (*Hariotina*) est contestée par Senn. C'est un point à revoir.

Ce mode d'expulsion s'observe surtout chez les algues qui émettent des zoospores (*Pediastrum*, *Euastropsis* [sec. Lagerheim])¹⁾ ou celles qui produisent des spores nues (*Palmelloccus*). L'existence d'une vésicule semblable paraît problématique chez celles dont les produits de la division sont différenciés au moment de leur sortie de la cellule mère. C'est ainsi

¹⁾ Lagerheim, *Ueber arctische Kryptogamen* (vid. sub Euastro). — Chodat et Huber, *Recherches expérimentales sur le Pediastrum Boryanum*. (Bull. de la Soc. bot. suisse, 1895).

que dans nos expériences sur le *Pediastrum Boryanum*, nous avons vu la vésicule en question se réduire au fur et à mesure que les cellules acquièrent dans la cellule mère une forme plus rapprochée de celle qui leur est définitive.

Nous avons pensé que dans ces conditions cette substance était utilisée pour former les membranes du jeune cénobe.

Les zoospores d'*Ulothrix*, d'*Ulva* etc. sortent de la cellule mère entourées d'une semblable vésicule qu'elles doivent dissoudre avant de

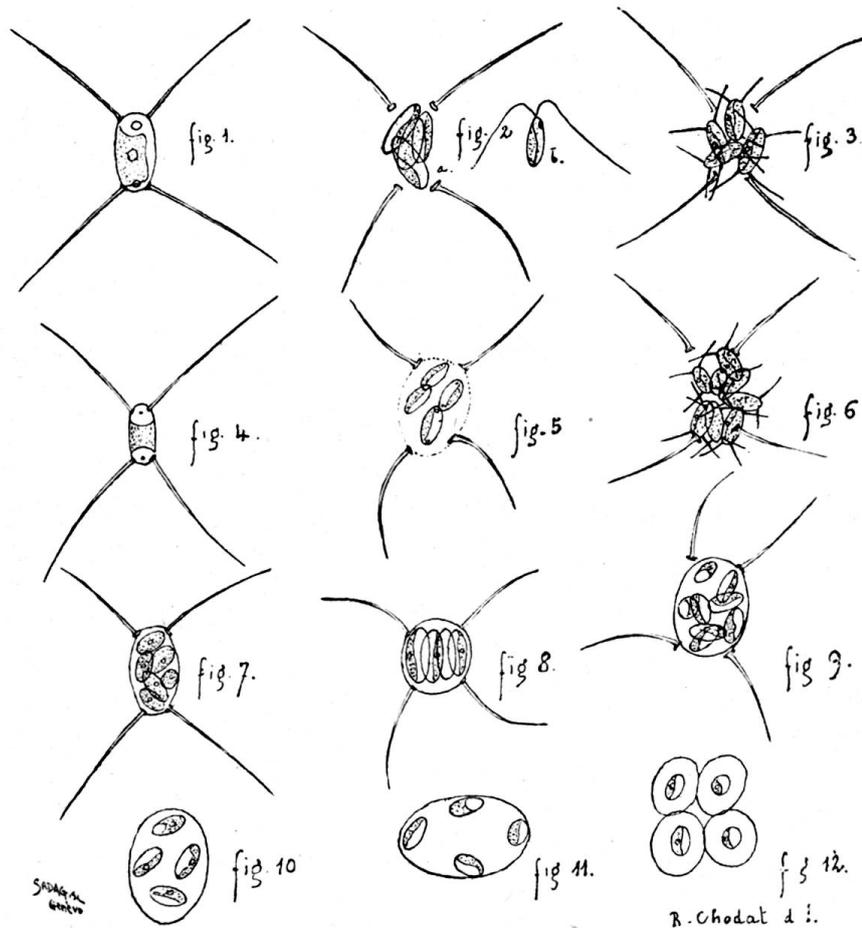


Fig. 35. — *Lagerheimia genevensis* Chod. — Fig. 1 et 4, cellules vegetatives; 2, naissance des zoospores (?); 3 et 6, production d'autospores; 7-12, spores naissant dans la cellule plus ou moins gelifiée.

pouvoir émigrer. Il en est de même chez plusieurs Chlamydomonadées.

Dans nos expériences sur le *Pediastrum* nous avons montré comment on peut transformer les zoospores en spores et finalement en autospores ou en autocolonies. Cette question fait l'objet d'une discussion au chapitre des Protococcoïdées.

Je nomme autospore une cellule spore de Protococcoïdée qui acquiert dans la cellule mère, même, les caractères définitifs de cette

dernière. Ainsi les cellules filles fusiformes d'un *Raphidium* sont des autospores, car en sortant du sporange fusiforme elles ont déjà la forme caractéristique de la plante adulte; de même les cellules réniformes du *Nephrocytium*, celles du *Kirchneriella* qui sont déjà demi-lunaires; les spores armées des *Lagerheimia* (fig. 35) ou des *Chodatella* sont des autospores.

Par auto-colonie ou auto-cénobe je comprends cette sorte de spores qui dans la cellule mère contractent avec leurs voisines les relations qui seront caractéristiques pour le cénobe définitif. En général les cellules de ces auto-cénobes ont déjà dans la cellule-mère les prolongements ou les sculptures de cette dernière. (*Celastrum*, *Pediastrum* (dans nos expériences), *Hydrodictyon*, *Scenedesmus*, *Sorastrum*, etc.)

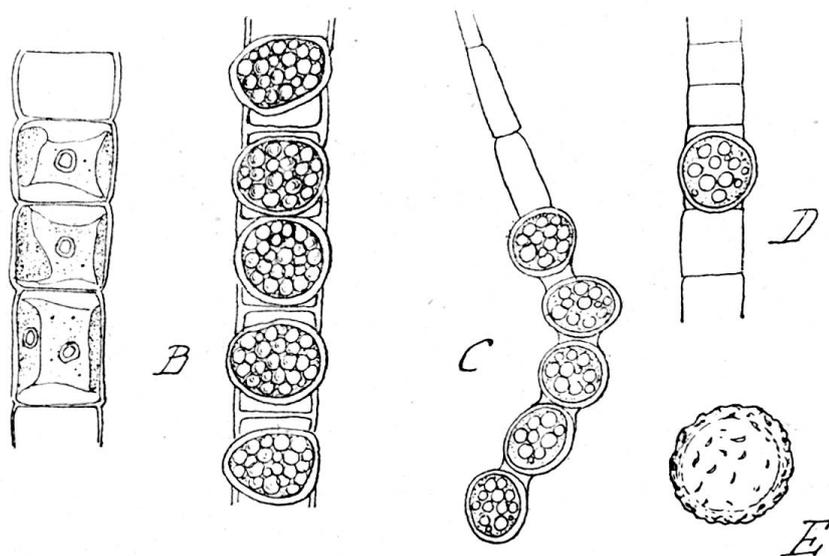


Fig. 36. — A. *Ulothrix* sp. filament normal. — B. Production d'hyphospores. — C et D. Hyphocystes de *Stigeoclonium*. — E. Hyphocyste d'*Apiocystis*. — A—D. D'après Gay. E. Original.

L'autospore comme l'auto-colonie sont simplement le résultat d'une maturation avancée, jointe à une certaine persistance de la membrane sporangiale.

Lorsque, pour une cause ou une autre, les zoospores d'*Ulothrix* sont empêchées de sortir du filament, on les voit germer à travers la membrane, retenues dans la cellule par un court rhizoïde. C'est une forme d'autospore ou d'auto-cénobe.

Dans le genre *Pediastrum* en utilisant des solutions nutritives contenant plus de 5—10‰ de substances salines les zoospores sont remplacées par des éléments immobiles qui restent groupés en colonies (auto-colonies).

De faibles différences de lumière ou d'obscurité déterminent une variation dans le mode d'émission des organes reproducteurs.

Hypnocystes.

Nous appelons *Hypnocystes* (à la suite de Gay) des cellules qui, au lieu de se diviser pour se multiplier ou émettre des zoospores, grossissent beaucoup, tout en épaisissant leur membrane. Ce sont en partie les *Dauersporen* des Allemands, en partie les Acinètes de Wille.

Cet état apparaît lorsque des circonstances défavorables, concentration du milieu de culture, intensité lumineuse, dessiccation, etc., ralentissent la croissance et rendent la division impossible.

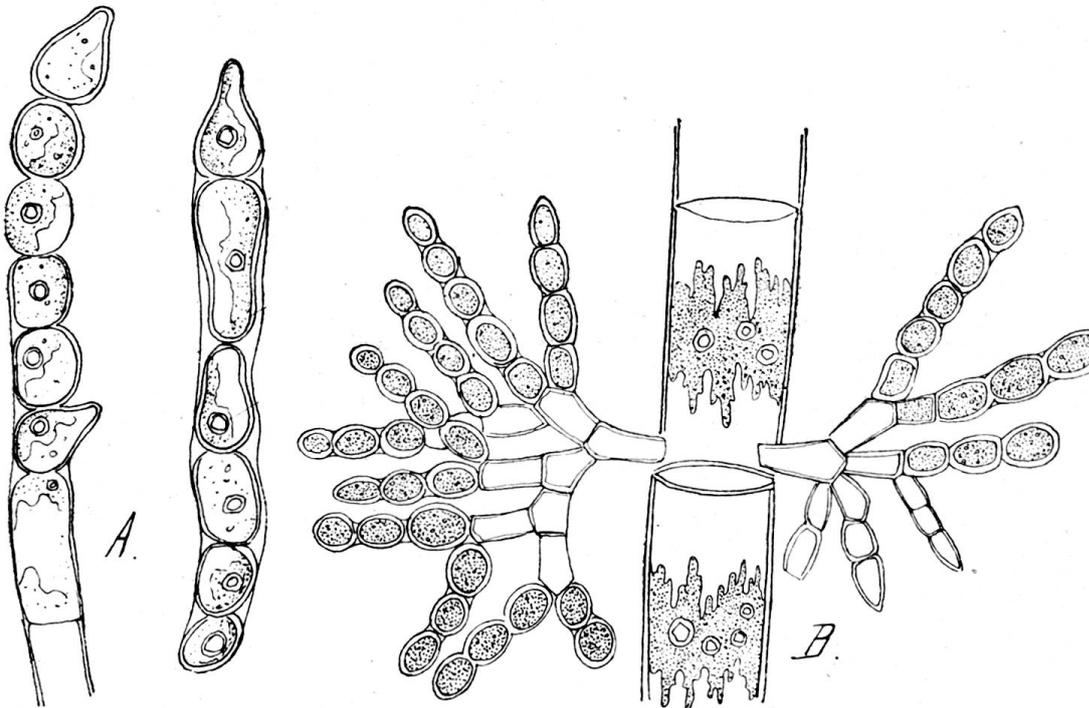


Fig. 37. — A. Hypnocystes et hypnospores de *Chaetophora cornu damae*. — B. Rameaux de *Draparnaldia glomerata* transformant leurs cellules en hypnocystes (B. D'après Gay).

Nous avons montré comment on peut expérimentalement transformer une cellule de *Pediastrum* en hypnocyste (fig. sub. *Pediastr.*). Certaines cellules de la colonie prennent un accroissement exagéré, se remplissent de réserves nutritives et passent par un temps de repos relatif. En effet, durant cette croissance, les noyaux se divisent. Dans les hypnocystes de *Pediastrum* nous avons trouvé 64 ou 128 noyaux au moment de leur germination. Beaucoup d'algues sont susceptibles de passer par cet état. (*Pleurococcus*, *Ulothrix*, les *Chétophoracées* où les hypnocystes peuvent se former en chapelet sur les rameaux [fig. 36 et 37]). On en connaît chez les Tétrasporeacées (*Tetraspora*, *Apiocystis*, *Stapfia*, *Palmella*) où la membrane épaissie présente des sculptures particulières (fig. 36, *E*).

Celles de *Pleurococcus* sont parfois échinulées ou verruqueuses (anciens *Trochiscia* p. p.), celles de *Hormospora* sont fortement épaissies.

Parmi les plus curieuses sont celles des *Gongrosira*, des *Gomontia* et des *Foreliella*, comme aussi des anciens *Siphonocladus*.

On leur a donné le nom de *Codiolum*. Des cellules du thalle grossissent démesurément, leur membrane devient épaisse et stratifiée; parfois la cellule se lobe et pousse des prolongements en papilles rhizoïdes, ou aussi la membrane se prolonge en un pied ou en un bouton celluloso-sique. Ces productions sont surtout caractérisées pour les végétaux perforants (*Gomontia polyrhiza*, Born. et Fl., *G. Manxiana* nob., *Foreliella*

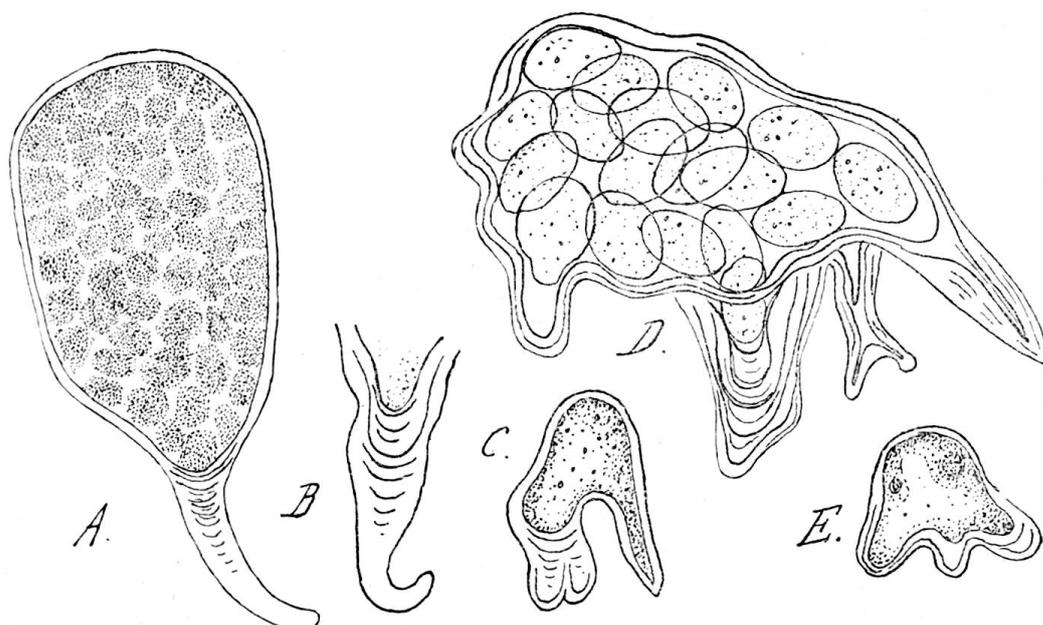


Fig. 38. — Etats *Codiolum*. — A et B. De *Gongrosira*. — C—E De *Gomontia polyrhiza*, Born. et Flabt. (C—E. d'après Bornet et Flahault.)

perforans), ou ceux qui sont incrustés dans le calcaire qu'ils carient ou qu'ils déposent à leur surface (fig. 32 et 38).

Il est à remarquer que dans les mêmes conditions les Cyanophycées, Chamaesiphoniées produisent également ces états *Codiolum*¹⁾.

Finalement, mis dans un milieu favorable, ils germent en donnant naissance à un grand nombre de zoospores. Ces cellules végétatives renflées ont reçu le nom d'*Akinètes* (Wille).

Arthrospores.

J'appelle arthrospore un état particulier souvent réalisé chez les algues vertes aériennes. Les cellules d'un filament ou d'un thalle foliacé se désagrègent; il y a désarticulation.

¹⁾ Voir Chodat, *Etudes de Biologie lacustre*, Bull. herb. Boiss. 1898.

Ce phénomène ne doit pas être confondu avec le précédent, car les arthrospores ne sont pas des sporanges en puissance, ce sont seulement des cellules végétatives normales désarticulées.

On les rencontre surtout chez les algues aériennes (*Pleurococcus*, *Trentepohlia*, *Hormidium*), mais parfois aussi chez des plantes aquatiques (*Bumilleria*). (Fig. 18, pg. 44.)

J'ai suivi attentivement le mode de désarticulation de *Pleurococcus*. La membrane est différenciée en deux couches, l'une externe pectosique,

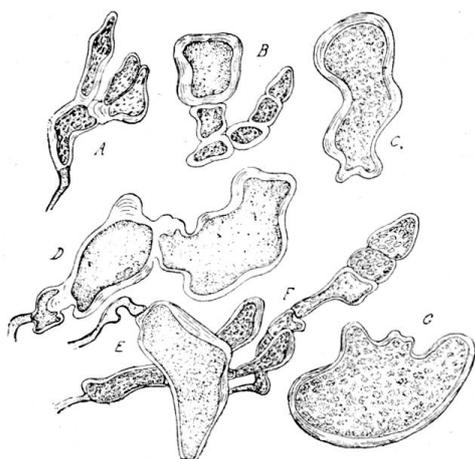


Fig. 39. — *Foreliella perforans*; sporanges codioloformes se formant à la surface des coquilles d'anodontes.

l'autre interne cellulosique; la lamelle moyenne de la paroi de séparation est pectosique; elle s'épaissit aux angles; la dissolution du pectate de calcium a lieu de l'extérieur à l'intérieur et finalement les deux cellules sont libérées. Il en est de même chez les autres. Ces cellules isolées peuvent être prises pour des Protococcacées et ont en effet reçu des noms distincts (*Cystococcus*, *Protococcus*, *Stichococcus*).

Ici la pulvérisation du thalle a pour effet, en l'absence de tout autre mode de multiplication aérien, de remplacer les zoospores. Ces enduits pulvérulents sont facilement transportés par le vent.

Conidies.

Les arthrospores correspondent en quelque sorte aux états *Oïdium* de certains champignons. C'est une forme de conidie. Mais les vraies conidies différenciées sont très rares chez les algues vertes. Je n'en connais que peu d'exemples. Chez les *Cephaleuros* les filaments dressés portent parfois sur un organe spécial, support, des conidies qui sont isolées et dont la propulsion et la dissémination se font à la façon de ceux d'*Entomophthora*. Ces conidies se comportent d'ailleurs plus tard à la façon de sporanges dont ils ne sont qu'une modification.

Spores, Zoospores, Aplanospores.

Tandis que dans les algues supérieures les zoospores naissent dans des organes différenciés, les zoosporanges (Phéophycées), cela n'a que rarement lieu chez les Chlorophycées-Euchlorophycées. Chaque cellule non différenciée peut fonctionner comme zoosporange (ainsi chez les

Palmellacées et la plupart des Volvocinées); on ne connaît pas de zoospores ni de zoosporanges dans le genre *Volvox*.

Dans les Pleurococcacées l'état filamenteux est incapable de produire des zoospores même dans le *Pl. vulgaris* Menegh. Ce n'est qu'à l'état de cellules arrondies renflées que cette plante est capable de les former. Cependant les états *Pleurococcus* vrais, thalleux peuvent parfois se résoudre en zoospores ou en gamètes.

Dans les *Gongrosira* et les algues perforantes du même groupe ce sont encore des cellules renflées, des *hypnospores* ou des états *Codiolum* qui les produisent exclusivement. Il semble que dans cette famille l'état filamenteux soit incompatible avec la production de zoospores et que leur naissance nécessite une dépense d'énergie qui suffit à peine à subvenir à ce développement. On n'a jamais décrit de zoospores chez les *Microthamnium*.

Quant aux Protococcacées elles n'en fournissent que rarement. Elles n'ont été reconnues avec certitude que dans les genres *Golenkinia*, *Dictyosphaerium*, *Pediastrum*, *Hydrodictyum*. La présence de zoospores n'est d'ailleurs nullement certaine chez les espèces de *Pediastrum* autre que le *P. Boryanum*.

Les Chétophoracées, de même que les Coleochétacées, semblent en être pourvues dans tous leurs genres, Il paraît également qu'elles ne manquent à aucun genre de Trentepohliacées.

Dans les Ulvacées les genres *Monostroma*, *Ulva*, *Letterstedtia*, *Enteromorpha* en sont abondamment pourvues, tandis que les Ulothriciacées ont le genre *Hormidium* qui n'en produit guère ou très rarement.

Les Confervacées en paraissent toutes pourvues.

Plus ou moins nombreuses chez les Palmellacées, les Chlamydomonadées, les Pleurococcacées, les Ulvacées, les Ulothrix, les Trentepohliacées, il n'y en a qu'une ou deux par cellule dans les Chétophoracées, les Coleochétacées, les Oedogoniées. Le plus souvent biciliées, elles sont quadriciliées dans les genres *Carteria*, *Golenkinia*, *Stigeoclonium*, *Draparnaldia*, *Aphanochaete*, *Uronema*, *Ulothrix*, *Microspora*. Ce nombre ne correspond pas à la situation systématique, car des genres voisins comme *Draparnaldia* (4) et *Chaetophora* (2) ont des zoospores différentes.

N'ont qu'un cil par zoospore: *Conferva*, *Bumilleria* et les Chlorothéciées, tandis que les *Sciadium* paraissent en avoir deux.

Leur forme est généralement ovale ou en fuseau; elles sont un peu asymétriques dans le genre *Hormidium* et les Confervacées. Elles seront décrites dans la partie systématique.

Les zoospores sont remplacées par des spores chez les Protococcacées, chez le *Pleurococcus Naegeli* Chod. et les Schizogoniées qui, dans le genre *Prasiola*, produisent des tétraspores à la façon des Rhodophycées avec lesquelles elles ont plus d'une analogie.

Quant aux cellules qui sont zoosporipares elles sont, chez les Chétophoracées, des cellules non différenciées du tronc des rameaux; lorsque le tronc est nettement distinct des ramifications comme dans le genre *Draparnaldia*, il ne produit plus de zoospores; il en est de même des poils, des rhizoïdes, mais non pas des rhizomes de ces plantes. Klebs a étudié avec soin les conditions qui déterminent, dans des cas donnés,

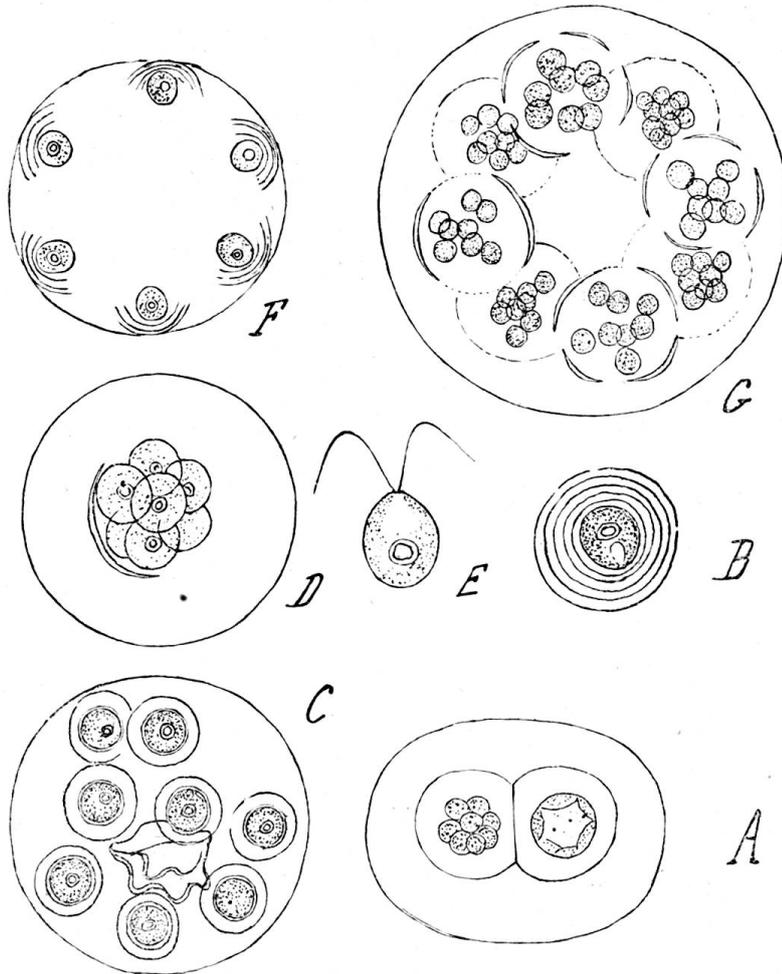


Fig. 41. — *Sphaerocystes Schreteri*. — G. Etat *Schizochlamys*. — C. Cellules en partie enkystées, en partie gelifiées, au centre la membrane déchirée d'un ancien kyste. D. Kyste rompu.

l'apparition des zoospores. Il n'y a à ce sujet point de loi générale et les mêmes résultats ne sont pas toujours obtenus.

On ne trouve de véritables zoosporanges que chez les seuls Trentepohliacées; mais ici encore les espèces les moins évoluées n'ont pas atteint cette différenciation (*T. umbrina*, *T. jolithus*). Dans le *T. aurea* les zoosporanges qui sont déjà très distincts présentent au sommet une papille de déhiscence. Pour d'autres détails voir le chapitre consacré à ces plantes, où l'évolution du sporange est traitée.

On a appelé *aplanospores* des productions qui rappellent les spores, mais qu'il ne faut confondre avec elles. Elles résultent de la transformation du contenu d'une cellule en une cellule durable, en une *hypnospore*. Cette dernière ne doit pas être confondue avec l'*hypnocyste* quoiqu'il puisse y avoir des stades où la limite est difficile à saisir.

Lors de la production d'une hypnospore la membrane de la cellule-mère reste distincte et l'hypnospore se comporte comme une monospore. Elle en diffère en ce sens que généralement elle grossit beaucoup et qu'elle est mise en liberté par rupture de la membrane de la cellule-mère ou sa gélification. On rencontre des hypnospores chez les Palmellacées où la membrane de la cellule-mère est rejetée pendant que l'hypnospore grossit (v. fig. 41). Parfois le contenu se divise au préalable et le nombre des hypnospores varie. C'est ce qui porte dans cette famille le nom d'état *Schizochlamys*.

On rencontre également des hypnospores dans le genre *Gongrosira* (v. fig. 37), les Chétophoracées, où elles sont souvent disposées en chapelet (v. fig. 37), les Confervoïdées, etc.

Ces hypnospores comme les *hypnocystes* se forment surtout dans des conditions défavorables au développement ou à la fin de la végétation (*Draparnaldia*). Elles constituent également des états dormants, les « *Dauersporen* » des Allemands. Avec leur membrane épaissie, souvent stratifiée, imprégnée de substances qui lui donnent une teinte brunâtre ou jaunâtre, elles simulent les zygotes des Chlorophycées sexuées.

La germination de ces hypnospores se fait tantôt directement (*Stigeoclonium* sec. Gay) tantôt après avoir modifié la membrane qui finit par se rompre en plusieurs écailles à la façon d'un *Schizochlamys* (fig. 11, pg. 31) (*Monostroma*, *Stapfia*, *Tetraspora*).

Gamètes et reproduction sexuelle.

Nulle part l'évolution de la sexualité n'est plus évidente que chez les algues vertes. L'essence même du phénomène est encore mal connu. Mieux étudié chez les plantes supérieures où il paraît résider surtout dans la fusion des noyaux sexués et préparés à cet acte par un phénomène dit de réduction, la sexualité chez les algues vertes n'est guère connue que dans ses manifestations grossières. La fusion des noyaux mâle et femelle a été constatée pour la première fois d'une manière certaine par Goroschankin à propos de ses études sur les Chlamydomonadées et tout particulièrement dans le *Chlamydomonas Braunii*. Klebahn l'a étudiée chez les Conjuguées et l'*Oëdogonium*; Oltmans l'a signalée dans le *Coleochaete pulvinata*.

Tout dernièrement Dangeard, dans un beau mémoire sur les Chlamydomonadinées, a repris cette question avec beaucoup de soin. Il a pu constater que le noyau des gamètes de *Chlorogonium euchlorum* renferme une dizaine de chromosomes comme celui des zoospores ordinaires.

On peut donc affirmer, dit cet auteur, que (dans ce cas) les noyaux qui copulent sont des noyaux ordinaires à 10 chromosomes et que le noyau sexuel est un noyau double à 20 chromosomes.

Or cette addition du nombre des chromosomes à chaque génération sexuée est contraire à la théorie actuellement régnante et selon laquelle le nombre des éléments chromatiques se maintient constant par un phénomène de réduction qui aurait lieu tantôt avant la copulation, pendant la maturation des produits sexuels, tantôt après la fusion.

Selon Klebahn cette réduction serait obtenue de la manière suivante dans le genre *Closterium* (Conjuguée) : à la germination de l'œuf le noyau subirait une double bipartition, mais il n'en résulterait que deux embryons binucléés. L'un des noyaux dans chaque embryon s'atrophierait.

A cette constatation on peut ajouter que l'œuf des algues vertes produit à la germination rarement directement la nouvelle plante. Celui de *Pundorina* ne se divise pas et donne naissance à une grosse zoospore (fig. 42, A.). La germination de celui d'*Eudorina* a été étudiée par *Ostrokowa* ; il y a parfois une seule zoospore, parfois, mais plus rarement, 2 ou 3. En outre, on remarque un corps sphérique expulsé dont la nature n'a pas été élucidée, mais qui, à juger d'après les dessins, pourrait bien être une zoospore de réduction (?) (Tab. V, fig. 1—3, op. citat.)

J'ai observé moi-même la germination de la zygote du *Gonium* qui se divise en quatre zoospores à la germination. C'est au dépens de ces zoospores que se forme le thalle 4 puis 16 cellulaire connu.

La germination de l'œuf de *Volvox* se fait directement sans passer par l'état zoospore.

Mais chez les *Ulothrix*, les Oedogoniacées (fig. 42, B, 1—4), les *Sphaeroplea*, l'oospore se divise en quatre zoospores à la germination.

Dans le *Coleochaete pulvinata* j'ai montré qu'à la germination de l'œuf se forment ordinairement 8 spores dont sortent les zoospores. Quant aux *Pediastrum* et à l'*Hydrodictyon* la germination de leur zygote paraît se comporter différemment. Celle de *Pediastrum* (fig. 42, C, 1—7) a la forme d'un polyèdre qui germe en donnant naissance à une nouvelle colonie comme le font les cellules végétatives normales, tandis que l'œuf arrondi d'*Hydrodictyon* produit d'abord des zoospores qui deviendront les polyèdes qui se comportent comme ceux de *Pediastrum*.

Comme on le voit, il n'y a jusqu'à présent rien qui puisse étayer une théorie sérieuse de la réduction du noyau sexuel avant ou après la fécondation. C'est un champ ouvert aux recherches.

Par contre, la constatation faite par Dangeard que les noyaux des gamètes sont semblables aux noyaux des zoospores quant au nombre des chromosomes a une grande valeur théorique. Elle confirme l'idée, ancienne déjà, qu'il n'y a entre les zoospores et les gamètes que des différences peu sensibles d'abord et qui vont s'accroissant progressivement.

On avait déjà anciennement constaté que des gamètes peuvent parfois germer sans s'être fusionnés. Cela était connu pour ceux de *Tetraspora*

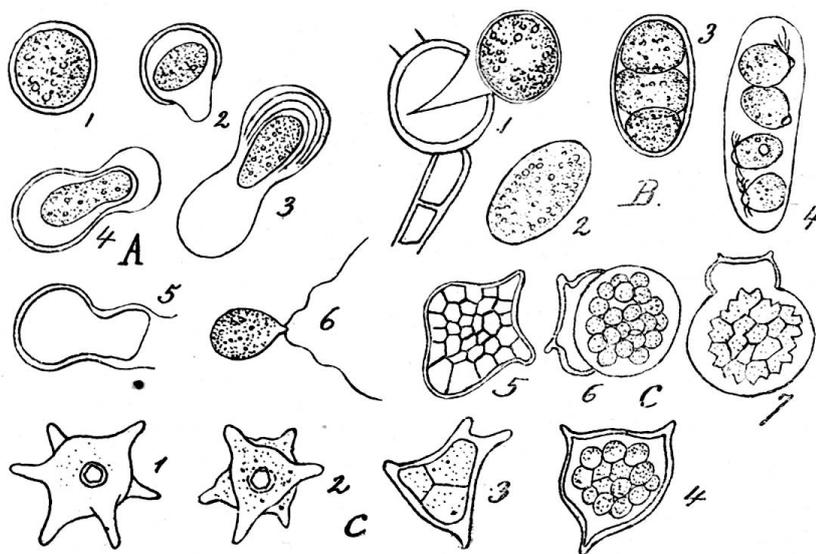


Fig. 42. — A. 1-6, germination de l'œuf de *Pundorina morum* d'après Pringsheim. — B. *Bulbochaete intermedia*; 1, oogone rompu laissant sortir l'œuf; 2, croissance de l'œuf; 3, division du contenu de l'œuf en quatre portions; 4, zoospores dans la vésicule formée à la germination de l'œuf. — C. *Pediastrum Boryanum*, 1-7 division du contenu de la zygote et émission (6-7) de la vésicule qui contient la jeune colonie.

et d'*Ulothrix*; j'ai également montré le même fait à propos de ceux de *Monostroma*. On connaissait également les azygospores de *Spirogyra*.

Klebs a montré dans quelles conditions on peut déterminer expérimentalement les gamètes d'*Ulothrix* à se comporter comme des zoospores. Mis dans des solutions nutritives, ces gamètes donnent des parthénospores qui après un temps de repos, ou se multiplient d'une façon purement végétative ou ne donnent que deux zoospores.

Il a également montré que vers 25—27° C. les gamètes de *Protosiphon* cessent d'avoir une affinité sexuelle et se développent parthéno-génétiquement.

Klebs, *Die Bedingungen der Fortpflanzungen bei einigen Algen und Pilzen*.

Pour produire les gamètes les cellules reproductrices divisent plus activement leur contenu que pour donner naissance aux zoospores. On verra à l'occasion de chaque genre l'indication du nombre des divisions que cette production comporte.

Les gamètes ont en général la même morphologie que les zoospores. Font exception à cette règle, ceux d'*Ulothrix*, de *Stigeoclonium*, d'*Endoclonium* qui n'ont que deux flagellums alors que les zoospores en ont quatre.

Il est à remarquer que dans le genre *Botrydium* les gamètes ont deux cils, tandis que les zoospores n'en ont qu'un.

Dans ces conditions il n'y a pas de parti à tirer du nombre des flagellums à un point de vue général. Il y a peut-être plus à prendre dans la constatation que les gamètes sont des zoospores réduites.

Il y a cependant à faire des réserves à propos de cette manière de

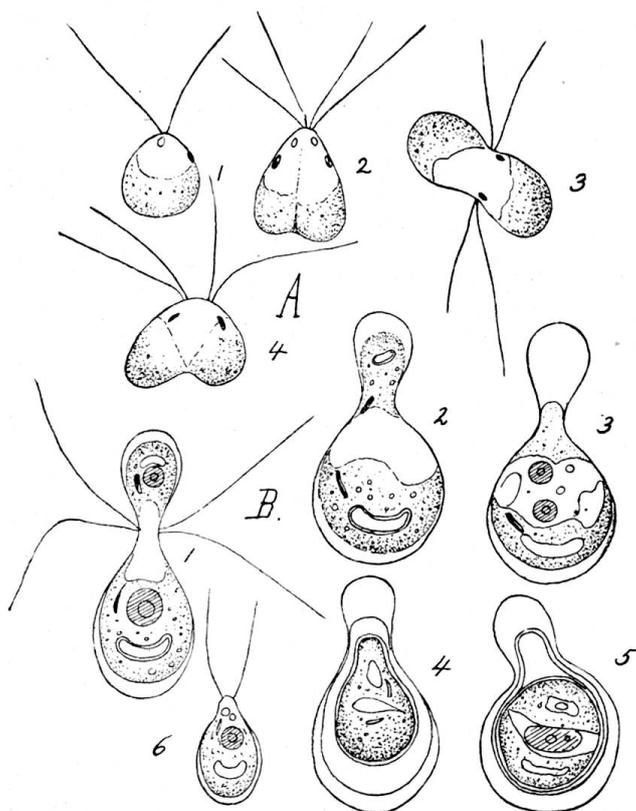


Fig. 43. — A. Fusion des deux isogamètes de *Monostroma bullosum* (Chodat). — B. *Chlamydomonas Monadina*, conjugaison; 6, microgamète; 1-5, conjugaison progressive (Goroschankine).

voir, car il existe des genres munis de *macro-* et de *microzoospores*, les dernières souvent tout aussi exiguës que les gamètes. On sait par les travaux de Pfeffer et de ses élèves que les anthérozoïdes sont attirés vers les œufs par chimiotropisme. Or cette sensibilité ne se manifeste que dans des limites de température déterminées. Dans les expériences de Klebs l'élévation de la température diminue ce tropisme autophagique et un nouvel état d'équilibre apparaît, qui permet aux gamètes de germer.

Ces gamètes facultatifs sont parfois actifs dans des limites et des conditions très précises et sans doute

variables selon l'état initial. Ainsi dans le *Monostroma* que j'ai étudié, dans la même culture, les gamètes et les parthénogamètes évoluaient également.

Si la théorie qui veut que les gamètes de *Stigeoclonium* ou ceux d'*Ulothrix* ne sont que des demi-zoospores peut être défendue, l'homologie

des gamètes et des zoospores est partout ailleurs évidente. Ces questions étant traitées à propos de chaque famille, je me dispense d'insister davantage sur ce sujet.

De l'isogamie réalisée chez les Palmellacées, le *Gonium*, certains *Chlamydomonas*, les Ulvacées (fig. 43, A.), les Ulothriciacées, les Trentepohliacées, on arrive par des passages insensibles à l'hétérogamie, puis à la production d'œufs et d'anthérozoïdes.

Les *Chlamydomonas* illustrent admirablement cette théorie. On y constate les stades suivants :

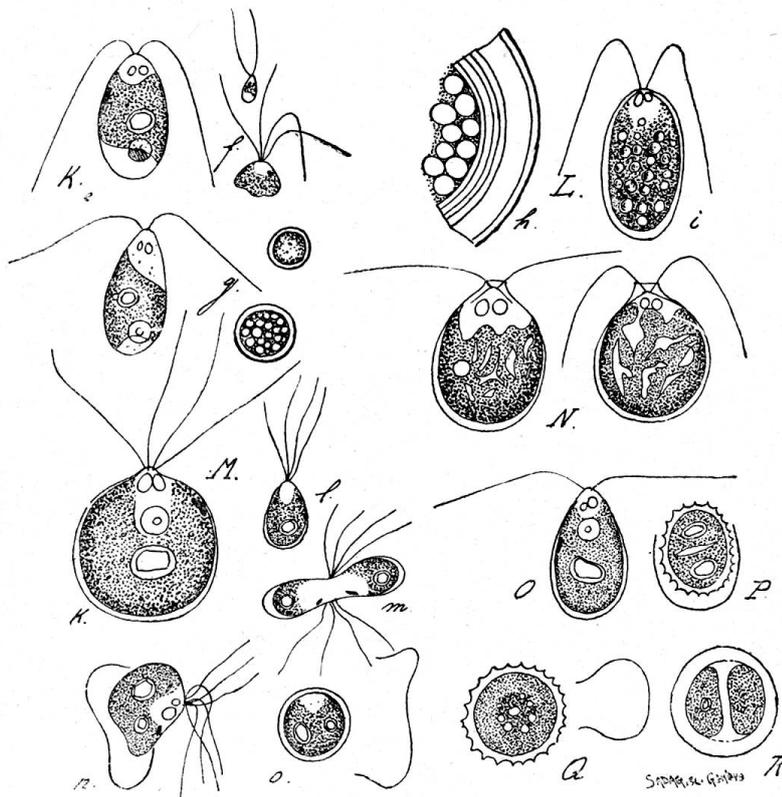


Fig. 44. — K. *Chlamydomonas Kuteinikowi*; f, zygote en voie de fusion; g, zygote. — L. *Chlamydomonas Steinii*; h, paroi de la zygote. — M. *Chl. multifilis*; l, gamète; m, union des deux gamètes; n, rejet des membranes; o, zygote. — N. *Chlamydomonas reticulata*. — O. *Chl. Ehrenbergii*. — P. Id. — Q. Zygote. — R. Germination (Goroschankine).

1° *Isogamie* parfaite et fusion égale et totale des gamètes nus (*Ch. Reinhardii*, *Ch. de Baryana*, *Chl. Perty* et *Steinii*) (fig. 45 A. et 44 K.) comme cela a lieu chez *Pandorina* et la plupart des isogamètes.

2° *Isogamie* plus ou moins parfaite de gamètes revêtus d'une membrane qui est rejetée

α) avant la copulation (*Ch. reticulata*) (fig. 45, D.)

β) pendant la copulation (*Ch. Ehrenbergii*).

γ) après la copulation (fig. 44, M. et 45, C.).

les catégories ne sont pas absolues et il existe à ce sujet une assez grande variabilité.

2° *Conjugaison* avec union des membranes des deux gamètes dont l'un, le plus petit, se déverse dans l'autre (*Chl. Monadina* St.) (fig. 43, B.).

Quant au mode de fusionnement des gamètes il paraît indifférent qu'ils se soudent par leurs parties antérieures ou par leurs côtés. J'ai vu les deux modes réalisés dans une même culture de *Pandorina*, et cela est confirmé par beaucoup d'observations (*Pleurococcus vulgaris* Menegh.!! *Chlamydomonas* sp.)

L'hétérogamie est faiblement indiquée dans le genre *Pandorina*. Quant à la sexualité d'*Eudorina* et de *Volvox* je renvoie le lecteur au

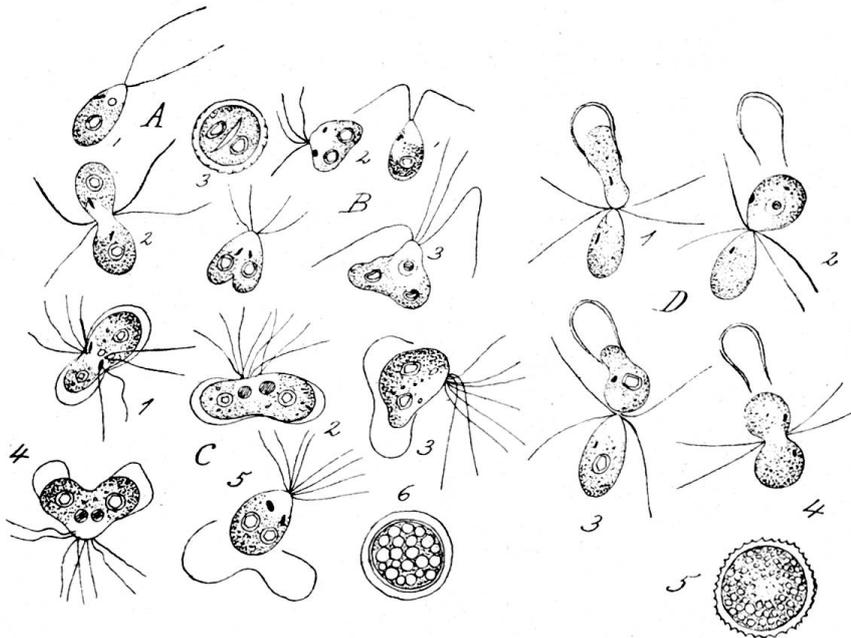


Fig. 45. — A. *Chlamydomonas Reinhardi*, fusion des gamètes nus. — B. *Chl. Kuteinikowi*, id. — C. *Chl. multifilis*, 1—6 fusion des gamètes chlamydés et rejet des membranes (5); 6, zygote. — D. *Chl. reticulata*, 1—5, union après rejet de la membrane de chaque gamète (Goroschankine).

chapitre qui leur est consacré. Il verra combien est complète la sexualité de ce dernier genre qui non seulement est hétérogame, mais chez lequel des combinaisons analogues à celles qu'ont réalisé les plantes supérieures existent déjà (Fécondation croisée, monœcie, diœcie, etc.).

L'hétérogamie a été réalisée d'une manière complète et indépendante dans les groupes les plus divers; elle ne peut donc servir à établir un lien génétique entre les genres qui la possèdent.

Ainsi dans le groupe des Volvocinées elle s'y répète deux fois, la première dans le genre *Chlamydomonas*, la seconde dans la série des Volvocées (*Gonium* = *Pandorina* = ou = *Eudorina* = *Volvox*). Chez les Ulothriciacées le genre *Cylindrocapsa*, chez les Chétophoracées le genre

Aphanochaete sont hétérogames. Ce dernier genre établit un passage (pour ce qui est de ce caractère) vers les *Coleochaete* qui sont tous hétérogames.

Bibliographie.

- Cohn, *Entwicklungsgesch. der Gatt. Volvox*, Beiträge zur Biol. der Pflanz. I. 1875.
- Klein, *Volvoxstudien*, Pringsheim's Jahrb. XX, 132 (Protérogynie).
- Johnson, N., *Observations on the zoospores of Draparnaldia*, Bot. Gaz. 93.
- Gerassimoff, *Ueber die Copulation der zweikernig. Zellen von Spirogyra*, Soc. Imp. des nat. de Moscou, 1897, N° 3.
- Klebs, Flora 1890 (Sensibilité de la sporulation aux changements de milieu).
» » *Bildung der Fortpflanz.-Zellen bei Hydrodictyon*. Bot. Zeit. 1891, 787.
- Heinricher, *Zur Kenntniss der Alg.-Gatt. Sphaeroplea*. B. d. d. bot. Ges. I, 433.
- Lagerheim, *Fortpflanzung von Prasiola*, Bericht. d. d. bot. Ges. 10, 366.
- Jurany, *Beitr. zur Morph. der Oedogon.*, Pringsh. Jahrb. f. w. Bot. IX, 1873.
- Dodel, *Die Kraushaaralge*, Pringsh. Jahrb. f. w. Bot. X. 1876 (micro- et macrozoospores, gamètes).
- J. Behrens, *Beobacht. über die Entwickl. des Oogons und der Oosphaere von Vaucheria*, B. d. d. bot. Ges. 8, p. 314.
- Klebahn, *Studien über Zygoten II*, Jahrb. f. wiss. Bot. XXIV, 235.
- Overton, *Conjugat. bei Spirogyra*, Bericht. d. d. bot. Ges. VI, 68, pl. IV.
- Klebahn, *Zygosporen einiger Conjugat.*, Ber. d. d. bot. Ges. VI (noyaux, fusion).
- Chmielewski, V., *Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyraarten*, Bot. Zeit. 1890, 773.
- Cohn, *Entwick. und Fortpflanz. der Sphaeroplea annulina*, Ann. Sc. Nat. 1856.
- Askenasy, *Entwickl. von Pediastrum (Polyèdres)* B. d. d. bot. Ges. VI, 127.
- Rosenvinge, *Parthenogenèse dans Spirogyra*, k. Svensk. Akad. Forhandl. 1883 et Bot. C. Bl. XX (1884).
- Braun, A., *Betrachtungen über die Verjüngung in der Natur*, 1849 - 1850.
- Huber, J., *Aphanochaete*, Bull. Soc. bot. de France, Sess. extraordinaire en Suisse, 1894.
- Goroschankine, vide sub *Chlamydomanas*.
-