



**HAL**  
open science

# EMBRYOLOGIE DE QUELQUES ESPÈCES DU GENRE CYSTOSEIRA Agardh 1821 (FUCALES)

Monique Guern

► **To cite this version:**

Monique Guern. EMBRYOLOGIE DE QUELQUES ESPÈCES DU GENRE CYSTOSEIRA Agardh 1821 (FUCALES). Vie et Milieu , 1962, pp.649-680. hal-02928820

**HAL Id: hal-02928820**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02928820>**

Submitted on 2 Sep 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

EMBRYOLOGIE DE QUELQUES ESPÈCES  
DU GENRE *CYSTOSEIRA* Agardh 1821  
(FUCALES) (1)

par Monique GUERN

INTRODUCTION

*Les Cystoseira sont des Phéophycées de grande taille, très ramifiées, que l'on trouve en France aussi bien sur les côtes atlantiques où elles vivent dans la zone de balancement des marées, qu'en Méditerranée où elles représentent, avec quelques Sargasses, l'ordre des Fucales.*

*Si l'on considère, à la suite de SAUVAGEAU, que les espèces méditerranéennes dérivent d'espèces atlantiques ou de formes communes, il était intéressant de rechercher les affinités existant entre les composantes respectives des deux groupes géographiques. Mais ces rapprochements ne peuvent être basés sur des caractères uniquement morphologiques, ceux-ci étant très nombreux et surtout très complexes. Le seul qui ne soit pas sujet à variations pour une même espèce est l'aspect « feuillé » ou « non feuillé » de la plante, SAUVAGEAU ayant appelé « feuilles » les courts rameaux coniques en forme d'épines plus ou moins brèves et trapues qui garnissent certains Cystoseira. Le caractère cespiteux de l'algue est parfois difficile à mettre en évidence, mais surtout, les autres caractères utilisés pour la classification du genre sont très variables, non seulement avec les conditions de milieu et la région où vit la plante, mais également avec l'âge de celle-ci : forme des « feuilles », port de l'algue, présence ou absence de tophules, de vésicules aérifères, iridescence, couleur, etc...*

---

(1) Résumé d'un mémoire présenté à la Faculté des Sciences de Paris pour l'obtention du titre de Docteur en Botanique le 8 juin 1961.

Il fallait donc utiliser d'autres critères pour justifier d'éventuels rapprochements, c'est pourquoi je me suis attachée à l'étude des caractères embryologiques des différentes espèces de *Cystoseira* vivant en France. Pour le genre *Sargassum*, en effet, plus complexe encore, les algologues japonais, en particulier S. INOH (1930-1932) et M. TAHARA (1929), ont obtenu d'intéressants résultats en utilisant ces caractères, notamment le nombre de rhizoïdes primaires apparus pendant les premiers stades du développement de l'œuf. Ils ont pu ainsi déterminer les affinités des espèces et leurs rapports génétiques. Des études analogues ont été faites également par S. INOH (1932-1935) sur le genre *Cystophyllum*, sur *Fucus evanescens* Ag. et *Pelvetia wrightii* Yendo.

Les premiers stades du développement des œufs, bien connus chez le *Fucus* depuis les travaux de DECAISNE et THURET (1845), n'ont guère été étudiés dans le genre *Cystoseira*. Cependant DODEL-POR (1885) signale l'apparition de quatre rhizoïdes primaires chez l'embryon de *Cystoseira barbata* tandis que VALIANTE (1883) en a compté huit pour une espèce indéterminée du golfe de Naples. Ceci paraissait donc indiquer qu'il existait, pour les *Cystoseira* comme pour les *Sargassum*, des variations dans les caractères embryologiques.

D'autre part, l'étude du mode d'émission des gamètes femelles, à propos duquel il existait une indication de A. DAWSON sur *Cystoseira foeniculacea*, m'a également fourni de précieuses indications sur les affinités entre les espèces.

Peu de travaux de cytologie ont été faits jusqu'ici sur les *Cystoseira*. K. ROY (1938) a étudié le noyau chez quatre d'entr'eux ; d'après ses observations et celles de Y. LE GALL (1957), il existerait deux types de noyaux au sein du genre, les uns réticulés, les autres à chromocentres. Je n'ai pas, pour le moment, repris cette étude pour l'étendre à tout le groupe, bien qu'elle puisse donner des résultats qu'il serait intéressant de confronter avec ceux que j'ai obtenus dans d'autres domaines.

C'est à la Station Biologique de Roscoff (Finistère) que j'ai récolté les espèces atlantiques suivantes : *C. tamariscifolia* (Hudson), *C. granulata* C. Agardh, *C. baccata* (Gmelin) Silva, *C. foeniculacea* (L.) Greville, *C. myriophylloides* Sauvageau.

Au Laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-orientales), j'ai pu étudier huit espèces méditerranéennes : *C. mediterranea* Sauvageau, *C. elegans* Sauvageau, *C. caespitosa* Sauvageau, *C. crinita* (Desf.) Bory, *C. barbata* (Good et Woodw.) Agardh, *C. fimbriata* (Desf.) Bory, *C. discors* (L.) C. Agardh, *C. opuntioïdes* Bory.

## I. LES GAMÈTES ET LEUR ÉMISSION

On sait, depuis SAUVAGEAU (1911), que parmi les *Cystoseira*, il est des espèces à « anthérozoïdes sans point rouge », tandis que d'autres ont des gamètes mâles pourvus d'un stigma vivement coloré par des pigments caroténoïdes. La morphologie des rameaux à anthéridies étant également différente dans chacun des deux groupes ainsi déterminés, l'aspect des conceptacles permet de les distinguer facilement. Il est remarquable, de plus, que l'émission des gamètes femelles se fasse selon des modalités différentes dans chacun de ces deux groupes, dont *C. mediterranea* et *C. fimbriata* seront pris comme exemples.

### PREMIER GROUPE

#### *Cystoseira mediterranea* Sauv.

Ce *Cystoseira* est abondant sur toute la côte des Albères, où il pousse, près du niveau, sur les rochers battus ou moyennement battus, solidement fixé par un disque épais ou des haptères rayonnants. Il croît aussi dans des stations plus calmes, mais sous forme de touffes ramassées, rigides, atteignant une quinzaine de centimètres de hauteur au plus, alors que dans les eaux agitées il présente des rameaux mesurant jusqu'à 30 cm de longueur, donnant à la plante un aspect beaucoup plus étalé et moins raide. Les ramifications très nombreuses confèrent à l'ensemble de la touffe une grande densité.

#### LES CONCEPTACLES

Creusées dans les réceptacles, ce sont des cavités que SAUVAGEAU assimile à des cryptes pilifères fertiles. Mesurant de 60 à 80  $\mu$  de diamètre, elles présentent un petit orifice ou « ostiole ». Leur aspect est classique chez les Fucales : les parois sont tapissées de poils ramifiés et stériles, les paraphyses, de poils ramifiés et fertiles, les rameaux à anthéridies, et d'oogones. Les gamétocystes femelles occupent le fond de la cavité, les abords de l'ostiole portant une couronne de rameaux à anthéridies très touffus. Tous les conceptacles sont ainsi hermaphrodites; de grande taille (0,5 à 0,7 mm de diamètre), circulaires ou ovales en coupe, ils sont parfois si serrés qu'une seule couche de cellules les sépare.

### *Les anthéridies*

Très nombreuses dans un même conceptacle, elles sont portées par de longs poils rameux. Chaque poil est formé d'articles assez allongés renfermant des physodes à la périphérie d'une grande vacuole centrale, mais pas de plastes colorés. Le noyau se divise plusieurs fois, les deux premières divisions s'accompagnant de méiose du dernier article des ramifications comme chez les autres Fucales (YAMANOUCHI (1909), SUBRAHMANYAN (1937), etc...). Il se forme à la fin de la dernière caryocinèse soixante-quatre noyaux groupés dans un sac de forme allongée, l'anthéridie. Celle-ci présente une paroi différenciée en deux membranes. L'une externe, rigide, se retrouve dans le conceptacle après l'émission des produits sexuels, la seconde, beaucoup plus mince et plastique, entoure les anthérozoïdes jusqu'à leur libération dans le milieu extérieur. Les gamètes mâles renferment un gros stigma coloré par des pigments caroténoïdes. L'ensemble de tous ces « points rouges » confère aux anthéridies mûres ou presque mûres leur teinte orangée caractéristique.

Toutes les anthéridies d'un conceptacle ne sont pas simultanément au même stade de maturité. À côté d'enveloppes vides dont le contenu a déjà été émis et de cellules terminales à un seul noyau, on peut observer tous les stades de divisions nucléaires successifs. Enfin, on voit se développer auprès des noyaux formés, un point rouge en forme de croissant, qui grossit et devient sphérique.

### *Les oogones*

Chaque conceptacle mûr en contient un nombre variable, une douzaine en moyenne, dont certains renferment une oosphère prête à être émise tandis que les autres commencent à peine à se différencier. Leur développement est tel que le décrit NIENBURG (1910) chez le *C. barbata* : ils se présentent d'abord sous forme de petites papilles émises par la paroi du conceptacle. Ces papilles se séparent bientôt en deux cellules par une cloison parallèle à la paroi. L'une d'elles reste incluse dans l'épaisseur du tissu et devient rapidement indistincte, car l'augmentation rapide de volume de l'autre cellule ne tarde pas à l'écraser. Le jeune oogone paraît donc sessile, contrairement à celui du *Fucus* dont la cellule-pied reste toujours bien visible. Son cytoplasme devient très dense, se charge de plastes, de physodes et de réserves. Le noyau, central, augmente de volume et atteint une taille importante : 20 à 22  $\mu$  de diamètre, tandis que l'oogone lui-même, d'un ovale allongé, finit par mesurer 140 sur 100  $\mu$  à maturité. La coloration au réactif de Schiff fait apparaître dans ce gros noyau un fin réseau de chroma-

tine avec chromocentres. Le ou les deux nucléoles colorés à l'hématoxyline paraissent hétérogènes : un halo noir très foncé délimite une zone centrale plus claire.

La division nucléaire qui termine la maturation de l'oogone en oosphère ne va pas tarder à se produire. Elle s'accompagne d'une modification du contenu cellulaire bien visible sur les coupes colorées, traduisant probablement une modification du métabolisme : il subsiste autour du noyau prêt à se diviser une zone rayonnante de cytoplasme homogène ou finement granuleux, tandis que le reste de la cellule prend un aspect très fragmenté, à granulations grossières; parmi ces granulations, on distingue des phéoplastes abondants, des physodes, des réserves lipidiques et de petites vacuoles. Trois divisions successives du noyau de l'oogone aboutissent à la formation de huit noyaux fils. L'un de ces noyaux demeure central, tandis que les sept autres émigrent à la périphérie. Ces derniers conservent la même taille, réduite par rapport à celle du noyau père, puisqu'elle atteint seulement  $8 \mu$  environ, tandis que le huitième augmente de volume.

A ce stade, très proche de la maturité, une triple membrane est visible autour de l'oogone. SAUVAGEAU, à la suite de FARMER et WILLIAMS (1898) qui les décrivent chez le *Fucus*, les nomme exochiton, mésochiton et endochiton. B. RESÜHR (1934-1935) distingue en plus, toujours chez le *Fucus*, deux autres membranes : mesogallerte et endogallerte. Elles ne représentent qu'une gélification du mésochiton et de l'endochiton; je ne pense pas qu'il y ait lieu de faire cette distinction, chez les *Cystoseira* du moins. Sur des coupes colorées au violet de gentiane, l'exochiton, dont le double contour est très net, se colore en violet, l'endochiton apparaît également comme une très mince ligne violette; entre les deux, le mésochiton, plus épais, prend une teinte bleutée. Il présente un épaississement apical bien visible et un autre, basal, moins important. Il est très difficile de dire à partir de quel stade est effective la différenciation en trois couches de la membrane autour des oogones.

L'expulsion à l'intérieur du cytoplasme des sept noyaux périphériques de l'oogone achève sa maturation en oosphère. Aplatis et déformés entre la surface du gamète femelle et l'endochiton, ils sont visibles dans les conceptacles peu avant l'expulsion de l'oosphère.

#### ÉMISSION DES GAMÈTES

Cette émission est particulièrement facile à obtenir au laboratoire, à condition d'opérer avec des réceptacles mûrs fraîchement récoltés. Il suffit de sortir de l'eau les rameaux fertiles, puis de

les immerger après une dizaine de minutes dans des boîtes de Pétri ou de petits cristallisoirs remplis d'eau de mer, pour pouvoir assister à la sortie des gamètes. Celle-ci se déclenche au bout de dix minutes environ dans les cas favorables. Il faut parfois attendre une demi-heure, rarement plus d'une heure si les conceptacles contenaient des organes parvenus à maturité. Il est toujours possible de déclencher une sortie des gamètes par une émerision prolongée, mais dans ce cas, les oosphères obtenues sont fragmentées. Le *C. mediterranea* est assez exceptionnel du point de vue de la rapidité avec laquelle on peut en obtenir une émission de produits sexuels. Pour les autres espèces, il faut parfois attendre de douze à vingt-quatre heures.

Si l'on observe l'orifice d'un conceptacle, on y voit d'abord apparaître un nuage orangé qui se désagrège peu à peu. Il est formé par les anthéridies expulsées en général avec leur enveloppe interne qui ne tarde pas à se gélifier pour libérer une foule d'anthérozoïdes. On les voit bientôt grouiller autour de l'ostiole comme de minuscules points orangés.

Ces anthérozoïdes se meuvent très rapidement à l'aide de deux flagelles insérés latéralement sur leur corps piriforme. De taille inégale, l'un de ces flagelles, le plus long, est dirigé vers l'arrière, l'autre, le plus court, vers l'avant lorsqu'il y a mouvement. Cette disposition des flagelles est classique chez les anthérozoïdes des Fucales.

Le stigma, sphérique, apparaît en relief sur un des côtés du gamète, le reste semblant constitué par un groupe de sphérules réfringentes entourant une sphère plus volumineuse. Il s'agit probablement du noyau, entouré par des mitochondries, structure qui a été mise en évidence chez l'anthérozoïde de *Fucus* (cf. M. CHADEFAUD, 1960), d'après les photographies au microscope électronique de J. MANTON.

Le nuage formé aux environs de l'ostiole ne tarde pas à être bousculé par l'apparition d'une oosphère. Celle-ci est brusquement expulsée quelques secondes après, non sans subir une déformation très nette. Parvenue dans le milieu extérieur, elle garde la forme allongée que présentait l'oogone, ceci pendant quelques instants où elle demeure tout près de l'ostiole. Puis, tout d'un coup, le cytoplasme paraît s'écouler au travers de l'orifice assez étroit d'une membrane très mince puisqu'elle est très difficilement visible à la loupe. L'oosphère, d'un jaune olivâtre, devient alors sphérique et tombe lentement sur le substratum; son diamètre est de 120 à 130  $\mu$  en moyenne.

En faisant des coupes dans des conceptacles d'où viennent de sortir les gamètes, il est facile de retrouver les enveloppes

externes de ces derniers, tant mâles que femelles : certains rameaux à anthéridies sont terminés par des articles vides dont la membrane est déchirée à l'apex de façon assez régulière (fig. 1).

Des exochitons vides sont également visibles, fripés et de taille très réduite. Ils semblent s'être vidés par une ouverture apicale circulaire; plus rarement, cette ouverture est basale. Rarement aussi, il se produit deux ouvertures, ou bien l'exochiton tout entier se détache par sa base, soulevé par la pression des membranes internes gélifiées. Il ne subsiste qu'accidentellement des restes de ces membranes internes à l'intérieur de l'exochiton. Par contre, on peut trouver en faisant des coupes dans les conceptacles, des oosphères détachées de la paroi et libérées de l'exochiton, mais entourées d'une épaisse enveloppe à contours imprécis, qui représente à coup sûr le mésochiton gélifié dont la pression a fait céder l'exochiton. Il emprisonne encore l'endochiton, lequel est maintenant séparé de la surface de la cellule femelle par un espace dans lequel flottent les noyaux surnuméraires. Ceux-ci ont perdu la forme aplatie imposée par la pression de l'enveloppe externe (fig. 2, a, b, c, d).

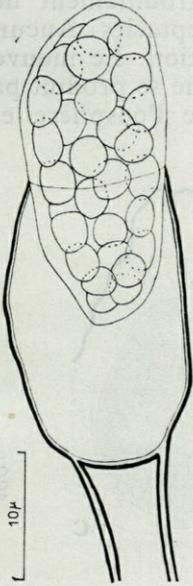


Fig. 1. — *Cystoseira mediterranea*, libération des anthérozoïdes: l'enveloppe externe demeure dans le conceptacle, l'enveloppe interne se gélifie dans le milieu extérieur.

Le diamètre de l'oosphère entourée du mésochiton excède nettement le diamètre de l'ostiole, aussi cette membrane doit-elle être abandonnée pour permettre la sortie du gamète. Celui-ci est donc, lors de son émission, entouré seulement du mince endochiton, dont il se libère rapidement en s'échappant par un orifice assez étroit. Dépourvue de ses enveloppes, l'oosphère prend alors une forme sphérique et tombe lentement sur le substratum (fig. 2, e, f, g). Il arrive d'ailleurs accidentellement que l'oosphère se fragmente lors de sa sortie par l'orifice de la dernière membrane. Chaque partie prend de son côté, par cohésion, une forme sphérique. Ces sphérules ne sont pas viables en général. Je ne puis affirmer, n'ayant pas fait d'expériences systématiques de mérotomie, qu'il leur est impossible de se développer si elles contiennent un noyau [ROSTAFINSKI (1877) in GIARD (1901)] et si le volume du cytoplasme est suffisant. Mais je n'ai pas trouvé sur mes lames de culture, d'em-

bryons anormalement petits qui auraient pu venir d'oosphères auxquelles il manquerait un volume important de cytoplasme.

Il est fort rare qu'une seule oosphère soit expulsée par le même conceptacle; on en voit apparaître successivement jusqu'à cinq ou six en une demi-heure, tandis que le rythme d'émission des anthéridies s'est beaucoup ralenti. La fécondation se fait probablement très rapidement, en raison du grouillement des anthérozoïdes aux environs de l'orifice des conceptacles. Aucune manifestation extérieure ne signale cette fécondation. Le mouvement de rotation décrit chez l'oosphère de *Fucus* ne se produit pas ici. Le trajet de l'anthérozoïde à l'intérieur de l'oosphère est

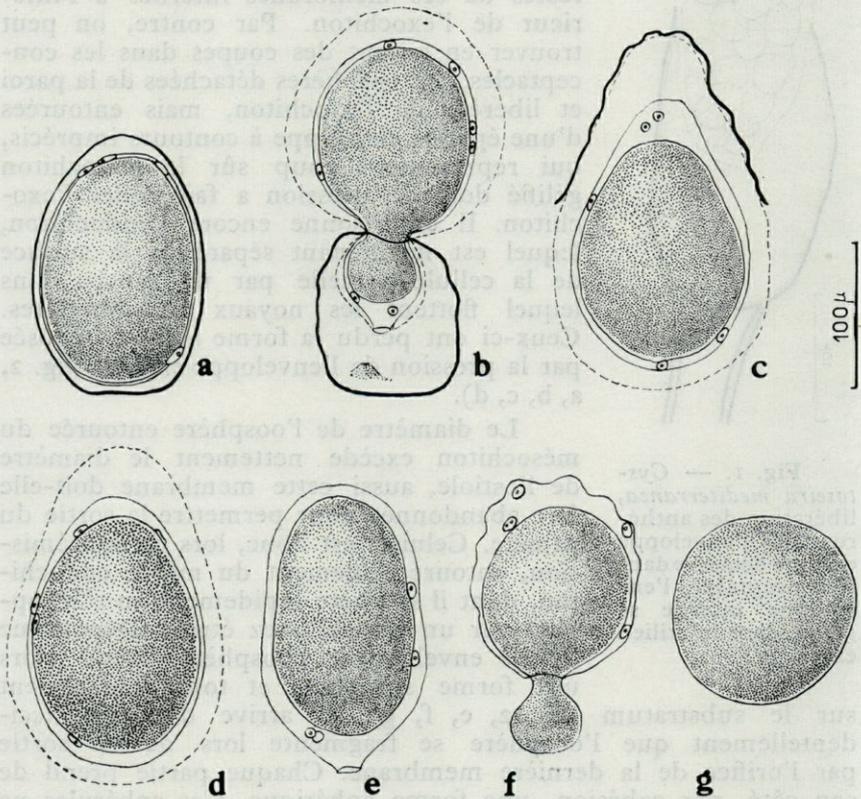


Fig. 2. — *Cystoseira mediterranea*, libération des oosphères. a, oosphère mûre entourée par les trois membranes de l'oogone; b, c, deux modes différents d'élimination de l'exochiton; d, oosphère flottant dans le conceptacle, entourée du mésochiton gélifié; e, oosphère expulsée dans le milieu extérieur, entourée par l'endochiton; f, élimination de l'endochiton; g, oosphère parvenue sur le substrat.

impossible à suivre en raison de l'opacité du cytoplasme. Presque tous les gamètes femelles sont fécondés puisqu'ils se segmentent à peu près tous : le déchet est très faible à moins qu'on n'ait « forcé » la ponte par une émergence prolongée des réceptacles.

Pendant les douze à quinze premières heures, l'œuf élabore une membrane de fécondation, rigide puisqu'elle permet l'observation au microscope entre lame et lamelle, alors que le poids de cette dernière suffit à faire éclater à coup sûr les oosphères fécondées depuis peu. Pour mettre en évidence cette membrane, j'ai également utilisé la méthode employée par LEVRING pour les œufs de *Fucus* : lorsqu'on plonge dans un mélange d'eau distillée et d'eau de mer, les œufs d'une ponte fraîche, ceux-ci éclatent ou plutôt se désagrègent presque instantanément, le cytoplasme se dispersant dans toutes les directions. Au bout de douze heures, les œufs non encore segmentés de la même ponte plongés dans ce milieu dilué se comportent différemment : leur surface se boursouffle de « verrues », petites protubérances très fugaces d'ailleurs, produites par la pression du cytoplasme sur la membrane qui cède d'abord en certains points. Le contenu de la cellule fortement turgescente ne tarde pas à fuser par ces verrues éclatées. Des lambeaux de la membrane rigide sont visibles parmi les restes de l'œuf éclaté.

L'extérieur de cette membrane se gélifie dès qu'elle est formée, fixant solidement l'œuf à son substratum. Une coloration au rouge de ruthénium ou au violet de gentiane aqueux est souvent nécessaire pour la faire apparaître, car elle est très hyaline.

## DEUXIÈME GROUPE

### *Cystoseira fimbriata*

C'est une espèce que l'on récolte en Méditerranée dans les stations plutôt abritées, cuvettes isolées ou préservées des vagues par un rempart rocheux; on la trouve parfois en des endroits plus battus, et toujours en ce cas mêlée au *C. mediterranea*.

#### LES CONCEPTACLES

Ils présentent un aspect bien différent de celui décrit dans l'exemple du premier groupe. Ils occupent presque tout le volume du réceptacle dans lequel ils sont creusés. On en compte jusqu'à huit sur une même section rarement séparés par plusieurs couches de cellules; il arrive même que certains soient confluent.

De forme assez irrégulière, arrondis, aplatis tangentiellement ou radialement, ils atteignent rarement la taille qu'on leur voit

chez *C. mediterranea*, et sont presque entièrement remplis par cinq ou six énormes oogones, les anthéridies étant, en ce cas particulièrement peu nombreuses. D'autres fois, au contraire, les gamétocystes mâles tapissent presque toute la cavité fertile, seuls un ou deux tout jeunes oogones sont décelables au fond du conceptacle. SAUVAGEAU signale, pour cette espèce, qu'il a observé des réceptacles uniquement mâles ou uniquement femelles, et d'autres portant côte à côte des conceptacles unisexués. Pour ma part, je n'ai jamais observé ce phénomène sur les échantillons pourtant nombreux que j'ai récoltés à Banyuls et aux environs. Même si certains conceptacles possèdent beaucoup plus d'anthéridies que d'oogones ou inversement, les deux sexes m'ont paru toujours présents simultanément. Des paraphyses, courtes et peu ramifiées sont entremêlées aux cellules fertiles. De plus, le fond du conceptacle est souvent occupé par un *groupe de longs poils à croissance basale*, tout à fait analogues à ceux qui poussent dans les *cryptes pilifères*. Ils sont saillies à l'extérieur par l'ostiole. C. SAUVAGEAU (1912) a signalé ces mêmes poils chez *C. granulata*, *C. barbata* et *C. baccata*. Pour ma part, je ne les ai jamais trouvés chez ces trois espèces. Pour le *C. baccata*, le fait est d'autant plus curieux que la plante est dépourvue de cryptes pilifères.

#### *Les oogones*

De même forme que ceux de *C. mediterranea*, les oogones mûrs sont nettement plus gros, mesurant de 170 à 180  $\mu$  de longueur, sur 130 de largeur. Ils se forment selon le processus déjà décrit, à partir d'une papille de la paroi et présentent le même changement dans l'aspect de leur cytoplasme, lorsque leur noyau est sur le point d'entrer en division. Sessiles, ils sont fixés par une base élargie. L'oosphère prête à être émise renferme un noyau central, tandis que les sept noyaux surnuméraires ont été expulsés, ainsi qu'il est classique dans le genre *Cystoseira*.

#### *Les anthéridies*

Si les oogones de *C. fimbriata* ressemblent à ceux de *C. mediterranea*, les rameaux à anthéridies, par contre, diffèrent beaucoup chez les deux espèces. Ils sont ici peu ramifiés, très courts. Ils sont souvent constitués d'une cellule pied portant un ou deux sacs fertiles. Et si les anthérozoïdes sont formés au nombre de soixante-quatre probablement, dans chacun de ceux-ci ils *ne comportent pas de stigma coloré* ce qui les rend d'ailleurs difficiles à dénombrer. Il serait intéressant d'examiner si ces anthérozoïdes sont totalement dépourvus de stigma, ou s'ils possèdent un leucostigma.

L'anthéridie est ici encore entourée de deux membranes, l'une externe, rigide et épaisse, l'autre interne, élastique et mince.

Les anthéridies sont donc grisâtres et le demeurent même à maturité, ne différant guère de la teinte des paraphyses; seuls les en distinguent leur aspect plus renflé et leur contenu fragmenté. Peu nombreuses, peu ramifiées, leur couleur ne tranchant pas sur les parties stériles des conceptacles, elles peuvent parfois passer inaperçues, surtout lorsqu'elles sont immatures.

### ÉMISSION DES GAMÈTES

Il est assez difficile d'assister à la sortie des anthérozoïdes et des oogones chez cette espèce. On la provoque en maintenant hors de l'eau des réceptacles mûrs, pendant une heure au moins, mais elle se déclenche au bout d'un temps variable (entre deux et douze heures).

D'autre part, les anthérozoïdes sont peu aisément repérables à la loupe, ne possédant pas de point rouge. Une observation attentive permet cependant de les distinguer sous un certain éclairage, sous forme de points brillants se déplaçant assez lentement aux alentours des ostioles. Les oosphères apparaissent assez brusquement dans l'orifice, mais leur sortie a lieu en une seule phase et elles ne tombent pas sur le substratum mais demeurent flottantes aux abords immédiats des conceptacles qui les ont expulsées. A aucun moment elles ne deviennent sphériques. Elles sont ovoïdes, plus larges à un pôle qu'à l'autre.

En examinant au microscope et après coloration au rouge de ruthénium des coupes de réceptacles venant d'émettre des gamètes, on s'aperçoit que chaque oosphère est entourée d'une épaisse enveloppe mucilagineuse prolongée par un pédicelle dont l'extrémité émerge de l'ostiole. Les contours extérieurs en sont imprécis, le contour intérieur est limité par l'endochiton toujours présent. Dans l'espace compris entre ce dernier et la surface des oosphères flottent les sept noyaux surnuméraires et nagent des anthérozoïdes. Le mucilage ne constitue donc pas un obstacle à la fécondation; une autre preuve en est que la segmentation commence alors que l'œuf est toujours retenu dans cette enveloppe. Dans le genre *Sargassum*, l'oosphère est d'ailleurs enfermée dans une gangue mucilagineuse analogue et H. KUNIEDA et S. SUTO (1940) ont observé pour une espèce le trajet de l'anthérozoïde jusqu'au gamète femelle, selon une hélice assez irrégulière. L'enveloppe représente, outre l'endochiton, le mésochiton considérablement épaissi et dont l'élargissement apical visible dans l'oogone s'est

étiré en un long pédicelle fixé aux parois internes du conceptacle. Les restes de l'exochiton perforé au sommet se retrouvent sur les coupes (fig. 3).

On observe souvent dans la nature des plantes dont les parties fertiles sont ainsi entourées d'un épais manchon mucilagineux renfermant des œufs ou de jeunes embryons.

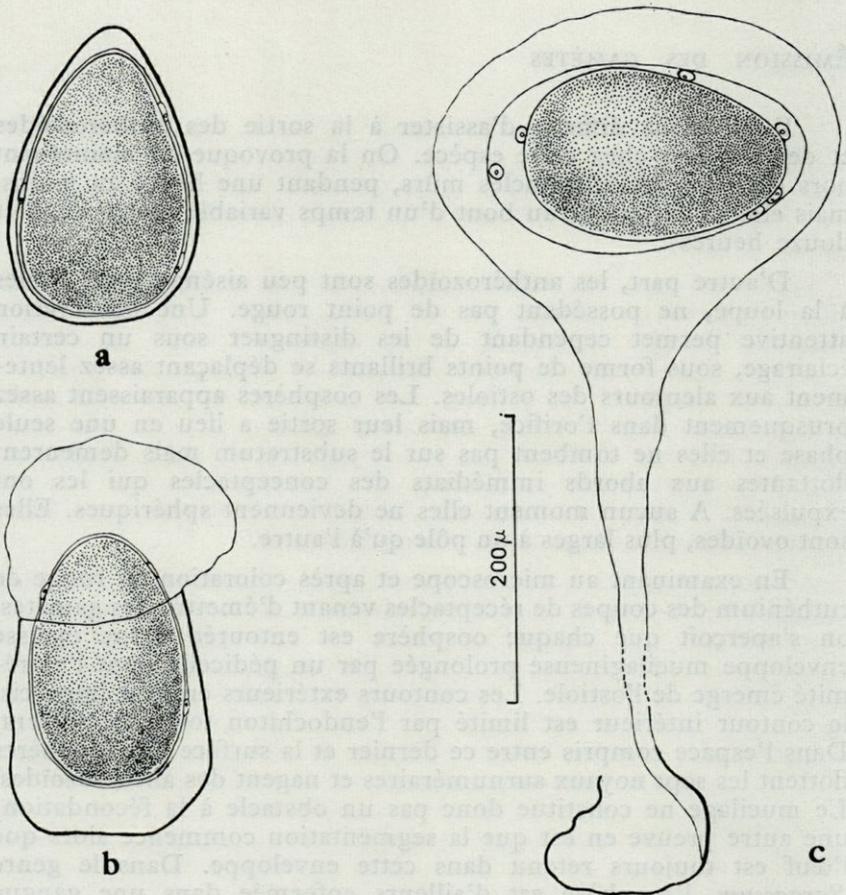


Fig. 3. — *Cystoseira fimbriata*, libération des oosphères. a, oosphère mûre, entourée par les trois membranes de l'oogone; b, élimination de l'exochiton; c, oosphère expulsée dans le milieu extérieur, rattachée au conceptacle par le mésochiton étiré en un pédicelle fixé au reste de l'exochiton.

Bien que l'émission des gamètes soit donc facile à repérer et à dater, je n'ai pu constater dans ce phénomène de périodicité analogue à celle que signale TAHARA (1909) pour certaines espèces de *Sargassum*. La ponte semble avoir lieu pendant, ou immédiatement après une période d'agitation plus grande de l'eau.

M. DELF a signalé dans les oogones de *Marginariella* (1937) et de *Bifurcaria brassicaeformis* (1935) une différenciation apicale très poussée, « en oreille », du mésochiton. Cette différenciation ne paraît pas exister chez le genre *Cystoseira*.

## II. PREMIERS STADES DE DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS

L'étude des caractères embryologiques établit également au sein du genre *Cystoseira* l'existence de groupes distincts. On retrouve dans chacun de ceux-ci les mêmes espèces qu'avaient déjà rapprochées les caractéristiques des conceptales et celles de l'émission des gamètes. Cependant *C. baccata*, que ses anthérozoïdes à stigma coloré, ses rameaux à anthéridies touffus et ses oosphères émises nues faisaient placer précédemment dans le groupe de *C. mediterranea*, présente, aux premiers stades de division de ses œufs, des particularités qui permettent d'en faire le représentant d'un troisième groupe.

### PREMIER GROUPE

#### *Cystoseira mediterranea*

#### PREMIERS STADES DE LA SEGMENTATION

Lorsque la membrane de fécondation est élaborée, une première cloison équatoriale apparaît dans l'œuf. La segmentation commence donc quinze à vingt-quatre heures après la fécondation, dans les conditions du laboratoire.

Deux grosses cellules filles de taille sensiblement égale se partagent le volume de l'œuf. Presque aussitôt une petite cloison convexe, parallèle à la première, isole dans l'une d'elles une cellule de petite taille, dépourvue de plastes colorés; c'est la cellule rhizoïdale, qui détermine le pôle rhizoïdal de l'embryon. La cloison suivante apparaît au pôle opposé, perpendiculairement aux deux premières (fig. 4, a, b, c, d).

L'ordre des premiers cloisonnements est rarement différent de celui-ci. Il arrive pourtant parfois que la cellule rhizoïdale se sépare dans un œuf n'ayant subi aucune division préalable. La troisième cloison apparaît rarement entre la première cloison, équatoriale, et celle qui limite la cellule rhizoïdale.

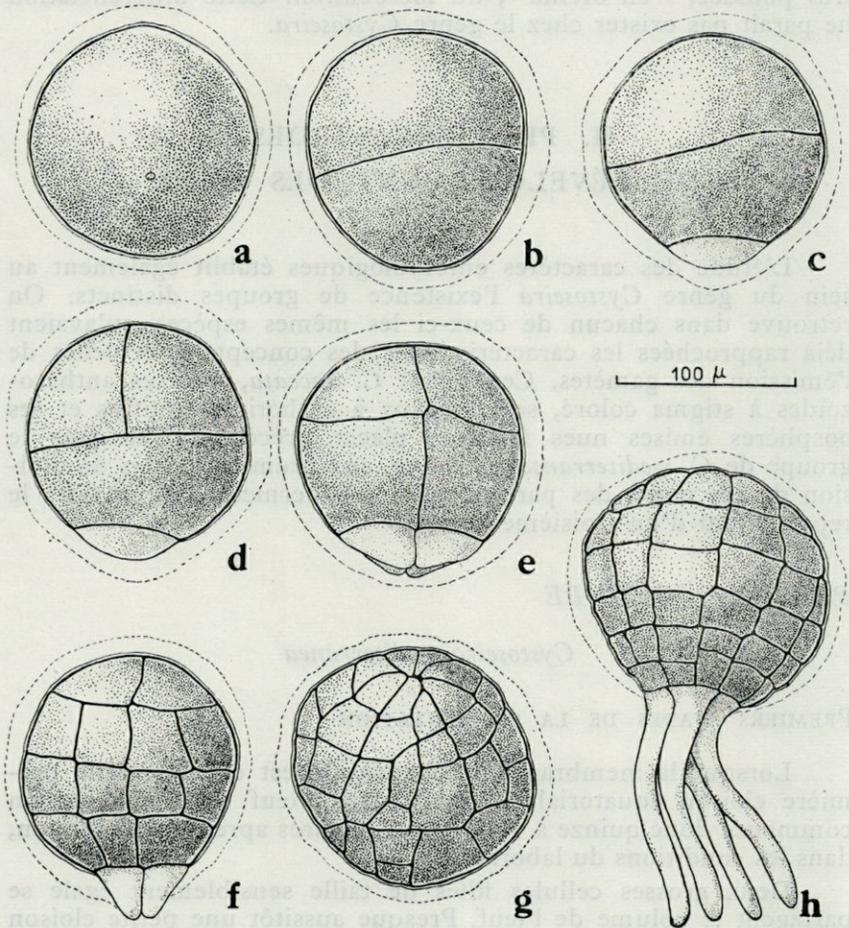


Fig. 4. — *Cystoseira mediterranea*, premiers stades de la segmentation. a, œuf fixé au substrat par la membrane de fécondation gélifiée; b, stade à deux cellules; c, apparition de la cellule rhizoïdale; d, e, f, suite du cloisonnement de l'œuf; g, embryon vu par l'apex; h, embryon âgé de dix jours.

Par la suite, chacune des cellules ainsi formées, la cellule rhizoïdale mise à part, se segmente activement et au même rythme, dans un ordre difficile à suivre mais qui paraît variable. Le volume de l'embryon ne subissant encore aucune augmentation, c'est la taille des cellules filles qui va en diminuant; celles-ci donnent à la jeune plante un aspect assez régulièrement quadrillé.

Le comportement de la cellule rhizoïdale est tout autre. Elle subit d'abord une division, dans un plan perpendiculaire à celui de la première segmentation de l'œuf. Une seconde division sépare presque aussitôt, dans un plan orthogonal, les deux cellules filles ainsi formées. Les quatre cellules qui en résultent s'allongent rapidement en quatre tubes incolores, non ramifiés, non cloisonnés, renfermant des physodes dans une fine couche périphérique de cytoplasme, une grande vacuole occupant presque tout le volume cellulaire. Ce sont les *rhizoïdes primaires*, dont le nombre est de quatre dans cette espèce (fig. 4, e, f, g, h). Cette observation porte sur de très nombreux embryons obtenus à partir des gamètes d'un grand nombre de plantes provenant de stations variées; le caractère s'est révélé parfaitement constant.

L'un ou plusieurs des quatre rhizoïdes peut ne pas continuer à s'allonger au même rythme que les autres, ou s'arrêter de croître, en particulier lorsque les conditions de culture sont mauvaises. Mais la cellule rhizoïdale se sépare toujours en quatre, et je n'ai jamais observé de division supplémentaire.

Dans la suite du développement pourront apparaître en nombre variable des rhizoïdes secondaires provenant de cellules situées immédiatement au-dessus du point de départ des rhizoïdes primaires, lesquels finissent par se bifurquer et se cloisonner; l'aspect des embryons âgés est donc variable.

#### SUITE DU DÉVELOPPEMENT

Lorsque les rhizoïdes primaires atteignent environ 200  $\mu$  de longueur, c'est-à-dire au bout de quatre à cinq jours en moyenne, le corps de l'embryon commence à augmenter de volume. On s'aperçoit alors que la membrane de fécondation est restée indépendante du cloisonnement de l'œuf, auquel elle n'a servi que d'enveloppe. Celle-ci est rejetée par l'embryon lorsqu'elle est devenue trop petite. Sa partie externe gélifiée retenait, solidement fixées, les jeunes algues, qui vont dorénavant adhérer à leur support par leurs rhizoïdes, dont la paroi est également capable de se gélifier dans la partie en contact avec une surface résistante.

Dégagé de sa gangue mucilagineuse primitive, l'embryon s'accroît lentement, prenant peu à peu une forme de massue. La

partie élargie opposée aux rhizoïdes se creuse bientôt d'une invagination au fond de laquelle apparaissent, au bout de douze à quinze jours, un ou deux poils incolores ou bien une touffe plus importante. Ces poils, dont la croissance est basale, sont fugitifs. Ils tombent au bout de deux ou trois jours. Certains embryons en présentent deux ou trois touffes dans autant de dépressions plus ou moins latérales.

Il peut se présenter des anomalies dans la suite du développement comme dans l'apparition des premières cloisons; en parti-

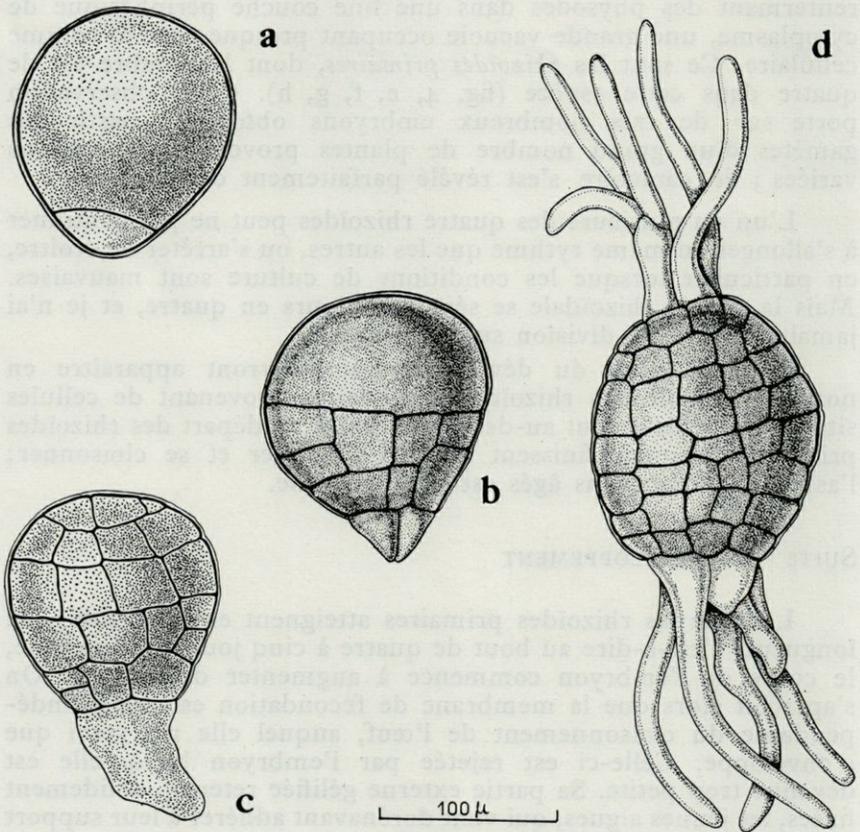


Fig. 5. — *Cystoseira mediterranea*, quelques cas de segmentation anormale des embryons. a, cellule rhizoïdale isolée lors du stade à deux cellules; b, embryon dont l'une des moitiés ne se cloisonne pas; c, embryon à un seul rhizoïde primaire; d, embryon à deux pôles rhizoïdaux.

culier j'ai observé une fois un embryon dont la cellule rhizoïdale ne s'était pas divisée, donnant un seul gros rhizoïde. J'ai trouvé également un embryon ayant deux pôles rhizoïdaux opposés (fig. 5).

La croissance des embryons se ralentit très vite, ses progrès sont insensibles au bout d'une vingtaine de jours, malgré l'addition d'Erdschreiber au milieu de culture.

#### AUTRES ESPÈCES DU GROUPE

Un grand nombre des espèces que j'ai étudiées se comportent comme *C. mediterranea*, possédant comme lui des anthérozoïdes à stigma coloré nés sur des rameaux à anthéridies nombreux et ramifiés. Leurs oosphères sont émises nues; leurs œufs, sphériques, se segmentent sur le substratum, fixés par la gélification de la partie externe de la membrane de fécondation. Le nombre de rhizoïdes primaires de leurs embryons est constamment de quatre; les cloisons apparaissent dans l'ordre décrit pour les œufs de *C. mediterranea*. Seule la taille des oosphères est différente; la vitesse de segmentation est sensiblement la même pour toutes.

#### *Cystoseira tamariscifolia*

C'est une Algue commune à Roscoff dans les chenaux de marée, où elle remonte jusqu'à un niveau assez élevé. On la trouve alors sous forme de touffes assez serrées, mais de petite taille, tandis que plus bas, la plante est plus allongée, plus souple, son port plus étalé. Elle est remarquable par l'intense iridescence que présentent surtout les rameaux en cours de croissance.

Les œufs légèrement plus petits que ceux de *C. mediterranea*, sont sphériques et évoluent de la même manière.

#### *Cystoseira caespitosa*

Cette espèce fréquente les endroits assez calmes, tels que le fond des anses de la baie du Troc à Banyuls, par exemple, ou bien les parties abritées de l'île Grosse. Cespiteux, comme son nom l'indique, c'est le plus petit *Cystoseira* de la région puisqu'il ne dépasse guère 10 à 15 cm de hauteur.

Les conceptacles sont de petite taille, entièrement remplis par les gamétocystes qui ne laissent aucune lumière centrale. Les oogones sont de forme exceptionnellement allongée, mais l'oosphère émise est sphérique et l'œuf se segmente comme celui de *C. mediterranea*.

*Cystoseira elegans*

Cette espèce s'est beaucoup raréfiée à Banyuls depuis les observations de C. SAUVAGEAU et de J. FELDMANN. Il en existe cependant un peuplement assez peu étendu non loin du Laboratoire, au fond d'une petite anse abritée de l'île Grosse.

Les oosphères, légèrement plus petites que celles de *C. mediterranea* (110  $\mu$  de diamètre), sont émises rapidement, après une période d'émersion même courte. Les œufs se segmentent de la façon classique dans tout le groupe, donnant des embryons moins globuleux que chez *C. mediterranea*.

*Cystoseira granulata*

On trouve cette Algue à Roscoff, dans les chenaux de marée et les grandes flaques sableuses, où elle est souvent mêlée au *C. foeniculacea* formant avec lui de grosses touffes sombres.

Sensiblement de la même taille que ceux de *C. tamariscifolia* (110  $\mu$  de diamètre), les œufs se segmentent de la même manière.

*Cystoseira spinosa* Sauvageau

Je mentionne cette espèce, bien que n'ayant pas étudié le développement de ses embryons. Je n'ai pu, en effet, la récolter aux environs de Banyuls. Elle semble avoir presque totalement disparu des stations où la signalaient il y a quelques années SAUVAGEAU (1912) et J. FELDMANN (1937). Elle formait alors des peuplements assez denses en profondeur, au cap l'Abeille, au cap Cerbère, etc... Des dragages à ces endroits n'ont ramené que des restes de tiges portant des tophules épineux, mais pas de rameaux.

*Cystoseira opuntioïdes*

Comme *C. spinosa*, c'est une espèce de profondeur. Elle est abondante au cap Creus, par exemple, entre 15 et 30 m de profondeur.

L'émission des gamètes est longue à obtenir en laboratoire, pour ce *Cystoseira*, mais le rythme du développement de l'œuf, qui mesure 110  $\mu$  de diamètre, est le même que chez les autres espèces du groupe. La segmentation se déroule de la même façon que chez *C. mediterranea*.

*Cystoseira crinita*

Cette espèce de *Cystoseira* est abondante sur toute la côte des Albères, dans les stations assez calmes. Dans les cuvettes abritées, elle atteint une assez grande taille (30 à 40 cm), alors qu'en pleine eau les touffes ne dépassent guère 15 à 18 cm.

Assez petits, puisqu'ils mesurent 100  $\mu$  de diamètre, les œufs donnent de classiques embryons bien sphériques, à quatre rhizoïdes primaires.

*Cystoseira barbata*

SAUVAGEAU signale (1912) que cette espèce est abondante à Banyuls, en particulier devant le Laboratoire Arago : « ... à basse mer tout l'espace devant le Laboratoire paraît encombré » par la végétation de *C. barbata*. J. FELDMANN (1937) l'a également récoltée à Banyuls, alors que je ne l'y ai jamais retrouvée. Tous les individus que j'ai étudiés proviennent de Collioure, où ce *Cystoseira* fréquente les cuvettes abritées, presque isolées, sauf aux périodes des hautes-eaux; il y est mêlé aux *C. discors*, *C. crinita* et *C. fimbriata*, également abondants à cet endroit.

Les oosphères et les œufs sont nettement plus petits que ceux de *C. mediterranea* (90  $\mu$  de diamètre), prenant très rapidement une forme turbinée, mais ils se développent de la même façon que chez l'espèce prise comme type du groupe (fig. 6).

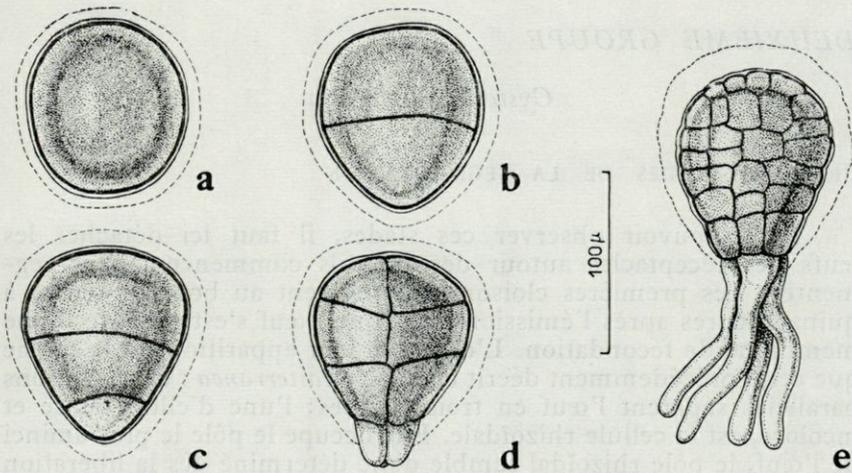


Fig. 6. — *Cystoseira barbata*, premiers stades de la segmentation. a, œuf fixé au substrat par la membrane de fécondation gélifiée; b, stade à deux cellules; c, apparition de la cellule rhizoïdale; d, suite du cloisonnement; e, embryon âgé de quatre jours.

Les embryons de *C. barbata*, avaient déjà servi à H. WINKLER (1900) et E. KNAPP (1931) pour des expériences au sujet de l'influence des facteurs externes sur le développement des œufs. Je n'ai étudié moi-même que l'influence de la lumière sur la

polarité des œufs de cette espèce. J'ai donc soumis les oosphères émises et fécondées dans l'obscurité à un éclairage unilatéral et j'ai pu constater que tous les embryons étaient orientés de la même façon, la cellule rhizoïdale apparaissant au pôle le moins éclairé. L'allongement des rhizoïdes primaires se fait dans le sens opposé à la direction des rayons lumineux. Après une rotation de  $180^\circ$  par rapport à cette source (rotation simplement obtenue en changeant l'orientation du récipient de culture), ils se coudent aussitôt et continuent à s'allonger en sens contraire de leur direction primitive. Leur phototropisme négatif est donc très net. Si les oosphères sont soumises à un éclairage à peu près équivalent dans toutes les directions, les embryons s'orientent de façons diverses, à moins qu'ils ne soient assez serrés en un point du substratum. Dans ce cas, la cellule rhizoïdale apparaît orientée vers le centre approximatif de la surface occupée par les embryons.

Cet « effet de groupe » a été étudié par WITHAKER (1931) sur les œufs de *Fucus*; cet auteur attribue le phénomène à un gradient de concentration en ions hydrogène.

## DEUXIÈME GROUPE

### *Cystoseira fimbriata*

#### PREMIERS STADES DE LA SEGMENTATION

Pour pouvoir observer ces stades, il faut ici détacher les œufs des réceptacles autour desquels ils commencent à se segmenter. Les premières cloisons apparaissent au bout de douze à quinze heures après l'émission alors que l'œuf s'est entouré d'une membrane de fécondation. L'ordre de leur apparition est le même que celui précédemment décrit chez *C. mediterranea* : deux cloisons parallèles séparent l'œuf en trois cellules; l'une d'elles, petite et incolore, est la cellule rhizoïdale. Elle occupe le pôle le plus aminci de l'œuf, le pôle rhizoïdal semble donc déterminé dès la libération des oosphères. Il correspond probablement à l'apex de l'oogone qui est fixé à la paroi par une base élargie. Comme les oosphères sont orientées de façon variable par rapport au réceptacle, à l'intérieur de leur enveloppe mucilagineuse, il est très difficile de déterminer l'influence éventuelle de facteurs extérieurs comme l'incidence de la lumière sur la polarité des œufs.

Les embryons gardent au début la taille et la forme de l'oosphère émise. La troisième cloison se produit, comme chez *C. mediterranea*, perpendiculairement aux deux premières, dans la cellule

du pôle opposé à la cellule rhizoïdale. La segmentation du corps de l'embryon se poursuit ensuite rapidement. La cellule rhizoïdale subit constamment une division de plus que celle du *C. mediterranea* et donne donc naissance au bout de deux jours environ à huit rhizoïdes primaires (fig. 7).

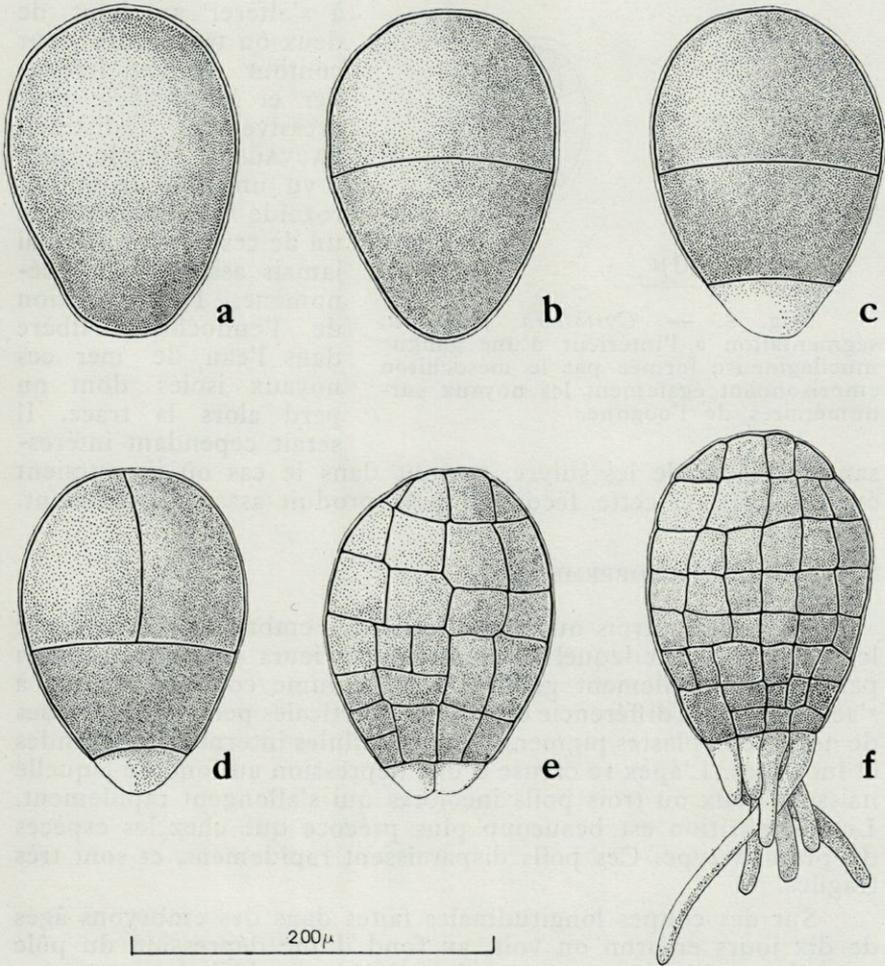


Fig. 7. — *Cystoseira fimbriata*, premiers stades de la segmentation. a, œuf entouré de la membrane de fécondation non gélifiée; b, stade à deux cellules; c, apparition de la cellule rhizoïdale; d, e, suite du cloisonnement; f, embryon âgé de deux jours.

Le rythme des premiers cloisonnements est plus rapide que dans le groupe précédent. Ce n'est que lorsque les rhizoïdes commencent à s'allonger que l'embryon se libère de ses enveloppes gélifiées. Jusqu'à ce stade, les noyaux surnuméraires sont visibles à la surface de l'embryon, n'ayant pas subi de changement

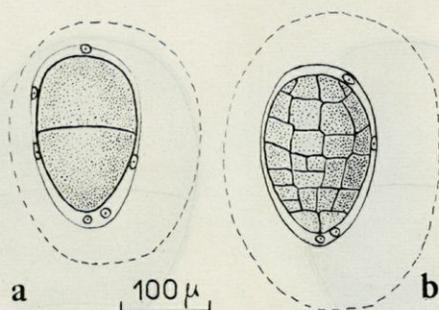


Fig. 8. — *Cystoseira fimbriata*, segmentation à l'intérieur d'une gangue mucilagineuse formée par le mésochiton emprisonnant également les noyaux surnuméraires de l'oogone.

notable (fig. 8). Certains cependant commencent à s'altérer au bout de deux ou trois jours : leur contour devient irrégulier et le nucléole progressivement indistinct. SAUVAGEAU signale qu'il a vu une fois un anthérozoïde se fusionner avec un de ces noyaux ; je n'ai jamais assisté à ce phénomène. La disparition de l'endochiton libère dans l'eau de mer ces noyaux isolés dont on perd alors la trace. Il serait cependant intéressant

d'essayer de les suivre, surtout dans le cas où ils auraient été fécondés, si cette fécondation se produit assez couramment.

#### SUITE DU DÉVELOPPEMENT

Au bout de trois ou quatre jours, les embryons tombent sur le substratum sur lequel ils se fixent par leurs rhizoïdes, dont la paroi est partiellement gélifiée. Leur volume commence alors à s'accroître ; il se différencie des cellules corticales petites et pourvues de nombreux plastes pigmentés et des cellules internes plus grandes et incolores. L'apex se creuse d'une dépression au fond de laquelle naissent deux ou trois poils incolores qui s'allongent rapidement. Leur apparition est beaucoup plus précoce que chez les espèces du premier type. Ces poils disparaissent rapidement, et sont très fragiles.

Sur des coupes longitudinales faites dans des embryons âgés de dix jours environ on voit, au fond d'une dépression du pôle opposé aux rhizoïdes, une grande cellule pyramidale à gros noyau, la cellule initiale.

La croissance des embryons à partir de ce stade, et l'augmentation de leur volume, détermine l'exfoliation de la membrane de fécondation, abandonnée comme une mue (fig. 9).

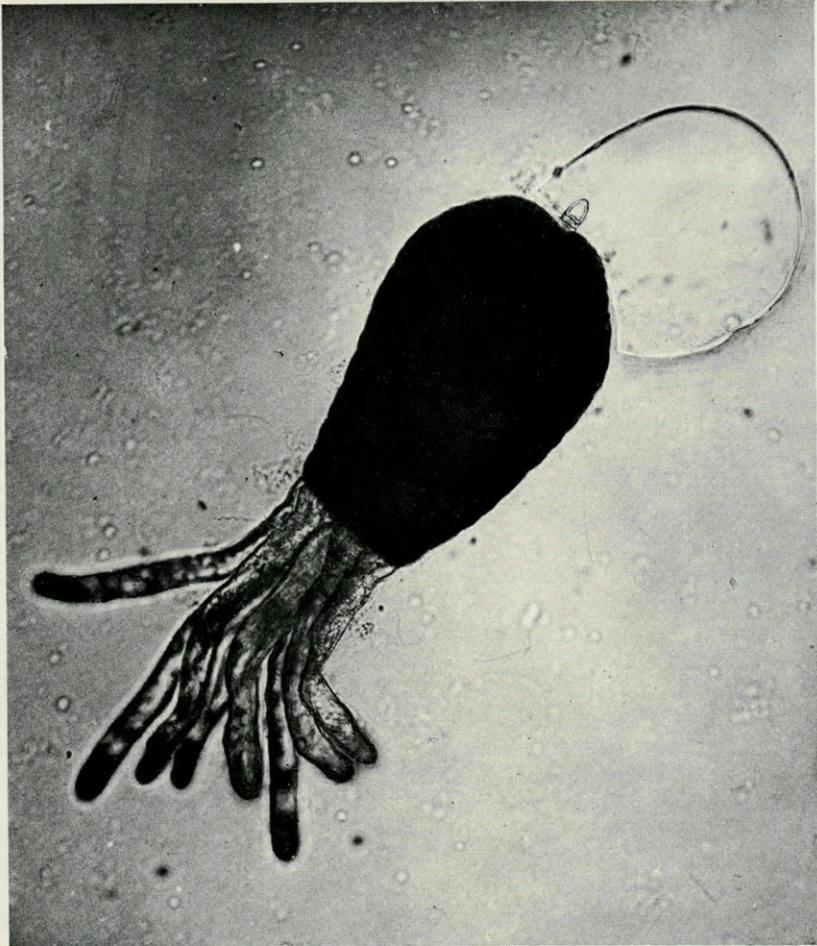


Fig. 9. — *Cystoseira fimbriata*, embryon âgé de huit jours dont l'apex, pourvu d'un poil incolore, est encore coiffé par le reste de la membrane de fécondation.

Elle subsiste longtemps sur les lames de culture aux alentours des jeunes algues. Elle est très mince, sa partie externe n'ayant pas subi de gélification. Les colorations au rouge de ruthénium et au bleu de toluidine paraissent y révéler une structure hétérogène avec une couche médiane moins colorable.

L'embryon plus âgé prend une forme en massue, tandis que les rhizoïdes primaires s'allongent et se bifurquent et que des rhizoïdes secondaires font leur apparition.

AUTRES ESPÈCES DU GROUPE

Trois autres espèces ont, comme le *C. fimbriata*, des embryons à huit rhizoïdes primaires dont le développement commence dans un mésochiton gélatineux, que SAUVAGEAU (1912) a déjà signalé. Leurs anthérozoïdes sont dépourvus de stigma, leurs oosphères sont ovoïdes et se segmentent comme celles décrites dans l'exemple du groupe.

*Cystoseira discors*

On trouve cette espèce en abondance à Collioure, dans les mêmes cuvettes abritées que *C. barbata*. Quelques plantes isolées poussent également dans des creux de rocher de l'anse des Elmes.

Cette espèce est sans doute celle dont j'ai observé le plus petit nombre d'embryons; en effet il ne m'a pas été possible de la récolter au plein de sa période de fertilité. De plus, les œufs ont été parasités par un Phycomycète marin d'un genre nouveau, qui s'attaque également aux œufs de *C. barbata* et *C. fimbriata*. Ce Phycomycète a été étudié par M. le Professeur FELDMANN et moi-même et fera l'objet d'une note ultérieure

Le parasite empêche le développement des œufs, qui ne se segmentent pas ou à peine. Même les embryons voisins, s'ils sont apparemment dépourvus de champignon, se développent mal. La cellule rhizoïdale, en particulier, au lieu de se diviser en huit, comme elle le fait chez les jeunes plantes tout à fait saines, donne seulement trois, quatre ou cinq rhizoïdes, qui s'allongent d'ailleurs de manière très inégale. Les embryons à un seul rhizoïde, ou deux, six et sept rhizoïdes sont plus rares.

Les oosphères, aussi grosses que celles de *C. fimbriata* (180/130  $\mu$ ), se segmentent de la même façon.

*Cystoseira foeniculacea*

Ce *Cystoseira* fréquente, dans la Manche, les mêmes stations que *C. granulata* : chenaux de marée et cuvettes sableuses.

Les oosphères sont plus petites que chez les deux espèces méditerranéennes, elles mesurent 140/100  $\mu$  en moyenne.

*Cystoseira myriophylloides*

Contrairement aux trois autres espèces du groupe, ce *Cystoseira* de l'Atlantique préfère les stations battues : on le trouve à mi-marée dans les cuvettes des rochers exposés.

Les oosphères sont légèrement plus volumineuses que chez *C. foeniculacea* (160/110  $\mu$ ), mais elles n'atteignent pas la taille de celles de *C. fimbriata* ou *C. discors*.

TROISIÈME GROUPE

*Cystoseira baccata*

Cette algue de grande taille (elle atteint parfois plus d'un mètre de hauteur) ne se découvre qu'aux marées de vive-eau; on la rencontre aussi quelquefois dans des cuvettes à mi-marée.

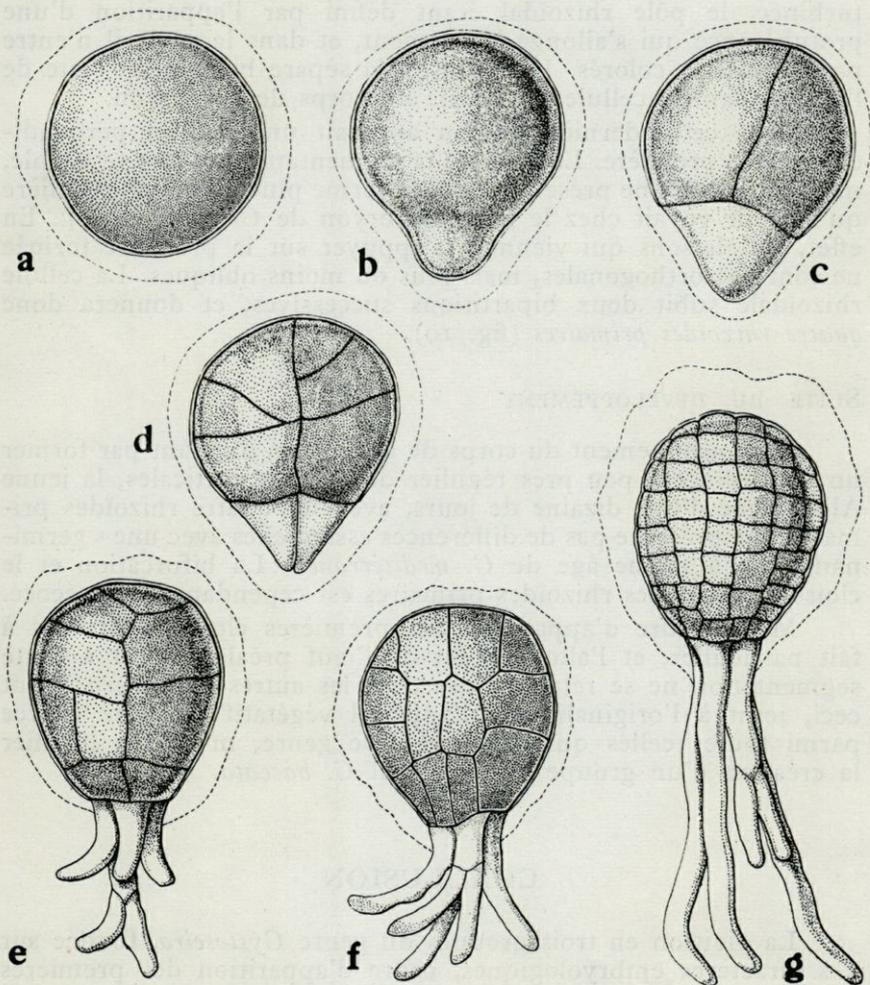


Fig. 10. — *Cystoseira baccata*, premiers stades de la segmentation. a, œuf fixé au substrat par la membrane de fécondation gélifiée; b, formation d'une protubérance à l'un des pôles de l'œuf; c, stade à trois cellules; apparition de la cellule rhizoïdale; d, e, f, suite du cloisonnement; g, embryon âgé de trois jours.

C'est la seule espèce à présenter une tige dressée, aplatie, portant des rameaux primaires distiques eux-mêmes aplatis; c'est la seule également qui ne soit jamais cryptifère.

#### PREMIERS STADES DE LA SEGMENTATION

Dix heures après la fécondation, l'œuf a déjà pris une forme turbinée, le pôle rhizoïdal étant défini par l'apparition d'une protubérance qui s'allonge légèrement, et dans laquelle il n'entre pas de plastes colorés. Une cloison la sépare bientôt du reste de l'œuf, isolant la cellule rhizoïdale du corps de l'embryon.

Dans cette dernière région apparaît une cloison perpendiculaire à la première. La suite de la segmentation est assez variable, mais les cellules ne présentent pas la forme plus ou moins régulière qu'on leur voyait chez le jeune embryon de *C. mediterranea*. En effet, les cloisons qui viennent s'appuyer sur la première formée ne sont pas orthogonales, mais plus ou moins obliques. La cellule rhizoïdale subit deux bipartitions successives, et donnera donc quatre rhizoïdes primaires (fig. 10).

#### SUITE DU DÉVELOPPEMENT

Le cloisonnement du corps de l'embryon finissant par former un quadrillage à peu près régulier de cellules corticales, la jeune Algue âgée d'une dizaine de jours, avec ses quatre rhizoïdes primaires, ne présente pas de différences essentielles avec une « germination » du même âge de *C. mediterranea*. La bifurcation et le cloisonnement des rhizoïdes primaires est cependant très précoce.

Mais l'ordre d'apparition des premières cloisons est tout à fait particulier, et l'allongement de l'œuf préalablement à toute segmentation ne se retrouve pas chez les autres *Cystoseira*. Tout ceci, joint à l'originalité de l'appareil végétatif de cette espèce parmi toutes celles qui constituent le genre, m'a paru justifier la création d'un groupe pour le seul *C. baccata*.

#### CONCLUSION

La division en trois groupes du genre *Cystoseira*, fondée sur des caractères embryologiques, ordre d'apparition des premières cloisons, nombre de rhizoïdes primaires, se trouve donc confirmée par tout un ensemble de caractères relatifs à la morphologie des rameaux à anthéridies, à la cytologie des anthérozoïdes, et au mode d'émission des oosphères (voir tableau récapitulatif).

On peut ainsi rapprocher dans le groupe du *C. mediterranea* des espèces dont l'appareil végétatif est pourtant très divers : « feuillé » ou « non feuillé », cespiteux ou non, cryptifère ou non, iridescent ou non, tophueux ou non, présentant ou non une période de repos total.

Le *C. baccata* est unique par sa tige aplatie portant des rameaux distiques, jamais cryptifères et la façon particulière dont les embryons commencent à se segmenter. Il semble donc n'être apparenté à aucune espèce méditerranéenne, et on ne peut en rapprocher aucune autre espèce de l'Océan. Il serait intéressant d'étudier le fonctionnement de la cellule initiale donnant naissance à cet appareil végétatif particulier et de voir si elle se rattache au type normal chez les *Cystoseira* ou au type que l'on trouve chez *Halidrys siliquosa*.

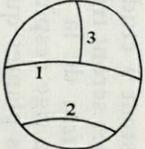
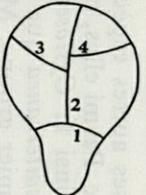
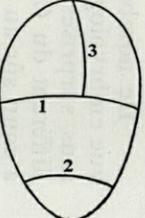
Les quatre espèces du groupe *C. fimbriata* ont en commun un certain nombre de caractères qui ne se trouvent réunis dans aucun autre : ce sont des espèces non feuillées, jamais iridescentes. Elles n'ont pas de période de repos complet; elles sont cespiteuses; les rameaux primaires sont distiques et les rameaux foliacés fréquents, sauf chez *C. myriophylloides*; les réceptacles sont fusiformes, lancéolés en général; les conceptacles sont pilifères; les embryons commencent leur développement retenus autour des réceptacles par un endochiton mucilagineux étiré en pédicelle; enfin, les œufs développent huit rhizoïdes primaires. La présence de huit rhizoïdes primaires au lieu de quatre semble d'ailleurs en rapport avec la taille plus grande des œufs.

Ce sont donc quatre espèces étroitement apparentées et assez différentes des autres *Cystoseira*, dérivant plus ou moins directement d'une forme commune.

De nombreuses autres espèces restent à étudier du point de vue embryologique. Parmi elles, certaines seront très probablement sans surprises : ainsi le *Cystoseira stricta* de la côte d'Azur, ne différant du *C. mediterranea* que par sa tige cespiteuse, appartient à coup sûr au premier groupe. Mais les plantes qui possèdent une tige rampante, de même que celles du Pacifique Nord, dont la morphologie est si particulière, mériteraient d'être observées. Enfin une étude systématique des Fucales donnerait sans doute des renseignements intéressants sur leurs affinités réciproques, surtout si elle était complétée par l'étude parallèle du fonctionnement de la cellule initiale.

Le microscope électronique pourrait fournir des précisions utiles sur la structure des anthérozoïdes de *Cystoseira*, surtout, ceux qui, dépourvus de stigma coloré, possèdent peut-être un leucostigma.

TABLEAU RÉCAPITULATIF

	Forme et taille de l'œuf en microns	Apparition des premières cloisons	Nombre de rhizoïdes primaires	Lieu de développement des embryons	Structure des conceptacles		Anthérozoïdes
					Rameaux à anthéridies	Poils à croissance basale	
<i>C. mediterranea</i> ... <i>C. tamariscifolia</i> .. <i>C. caespitosa</i> ..... <i>C. elegans</i> ..... <i>C. granulata</i> ..... <i>C. opuntiodes</i> .... <i>C. crinita</i> ..... <i>C. barbata</i> .....	sphérique 130/130 110/110 120/120 110/110 110/110 110/110 100/100 90/90		4 » » » » »	sur le substratum, fixés par la gélification de la membrane de fécondation	nombreux et ramifiés	absents » » » » »	pourvus d'un stigma coloré
<i>C. baccata</i> .....	sphérique 120/120		4	sur le substratum, fixés par la gélification de la membrane de fécondation	nombreux et ramifiés	absents	pourvus d'un stigma coloré
<i>C. fimbriata</i> ..... <i>C. discors</i> ..... <i>C. foeniculacea</i> ... <i>C. myriophylloides</i> .	ovoïde 180/130 180/130 140/100 160/110		8	aux alentours immédiats des réceptacles, fixés par un pédicelle, pénétrant dans le conceptacle, et entourés par le méso et l'endochiton	peu nombreux peu ramifiés	présents » » »	dépourvus de stigma coloré

De même, la membrane de fécondation rejetée par l'embryon dans le genre *Cystoseira* pourrait donner lieu à une étude plus précise de sa constitution et de sa structure. Le rejet de cette membrane, jamais encore signalé à ma connaissance chez les autres Fucales, pourrait y être recherché.

Laboratoire de Biologie Végétale Marine, Paris  
Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer

#### BIBLIOGRAPHIE

- CHADEFAUD, M., 1960. — Les Végétaux non vasculaires (Cryptogamie). I vol., 1016 p., 706 figs., in *Traité de Botanique (systématique)*, par CHADEFAUD M. et EMBERGER L., Masson et C<sup>ie</sup> éditeur.
- DAWSON, A. E. E., 1941. — Some observations on *Cystoseira foeniculacea* (L) Grev. emend. Sauvageau. *New. Phytol.*, 40 : 316-26.
- DECAISNE, J. et THURET, G., 1845. — Recherches sur les anthéridies et les spores de quelques *Fucus*. *Ann. Sci. Nat.*
- DELÉ, E. M., 1935. — Liberation of oogonia in *Bifurcaria* and other members of *Fucaceae*. *New Phytol.*, 34 (3) : 245-59.
- DELÉ, E. M., 1937. — The oogonia of *Marginariella urvilliana* (Rich) Tandy. *Journ. Bot.*, 75 : 273-84.
- DODEL-PORT, A., 1885. — Biologische Fragmente. I. *Cystoseira barbata* Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der *Fucaceen*, Cassel.
- FARMER, J. B. and WILLIAMS, J. L., 1898. — Contributions to our knowledge of the *Fucaceae*, their life-history and cytology. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B*, 190 : 623-45.
- FELDMANN, J., 1937. — Recherches sur la Végétation marine de la Méditerranée. La Côte des Albères. *Rev. Algol.*, 10 : 1-339.
- FELDMANN, J., 1954. — Inventaire de la Flore marine de Roscoff (Algues, Champignons, Lichens et Spermatophytes). *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, suppl. 6.
- FRITSCH, F. E., 1945. — Structure and Reproduction of the *Algae*. *Cambridge University Press.*, 2.
- GARDNER, N. L., 1910. — Variation in nuclear extrusion among the *Fucaceae*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 4 (6) : 121-36.
- GIARD, A., 1877. — Pour l'Histoire de la Mérotomie. *C. R. Soc. Biol.*, 1901 (d'après Rostafinski).
- GUERN, M., 1959. — Sur les premiers stades de développement des œufs de *Cystoseira* (Fucales). *C. R. Acad. Sc.*, 249 : 1254-56.
- HAMEL, G., 1931-39. — Les *Phaeophycées* de France. Wolf, Rouen. 1-5 : 1-432
- INOH, S., 1932. — Embryological Studies on *Sargassum* and *Cystophyllum*. *Journ. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ.*, Sér. V, 1 (4) : 125-33.
- INOH, S., 1935. — Embryological Studies on *Pelvetia wrightii* Yendo and *Fucus evanescens* Ag. *Journ. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ.*, Série V, 5 (1) : 9-23.
- KNAPP, E., 1931. — Zur Kenntnis der Polarität der Eier von *Cystoseira barbata*. *Planta*, 14 : 731-51.
- KUNIEDA, H. and SUTO, S. — On the fertilization in *Sargassum horneri* Ag. *Japan Journ. Bot.*, 11 : 141-46.

- LE GALL, Y., 1957. — Écologie et Cytologie de quelques *Fucacées*. *Bull. Soc. Lin. Norm.*, 8.
- LEVRING, T., 1947. — Remarks on the surface layers and the formation of the fertilisation membrane in *Fucus* eggs. *Meddel. Geteborgs Bot. trågd.*, 17-97.
- MANGENOT, G., 1921. — La structure des anthérozoïdes des *Fucacées*. *C. R. Acad. Sci.*, 172 : 1198-1200.
- MANTON, J. and CLARKE, B. 1957. — Observations with the electron microscope on the internal structure of the spermatozoïde of *Fucus*. *Journ. Exper. Bot.*, 7 (21) : 416-32.
- NIENBURG, W., 1913. — Die Konzeptakelentwicklung bei der *Fucaceen*. *Zeitschr. Bot.*, 5 : 1-27.
- NIENBURG, W., 1910. — Die Oogonen Entwicklung bei *Cystoseira* und *Sargassum*. *Flora*, 101 : 167-80.
- OLTMANN, F., 1889. — Beiträge zur Kenntnis der *Fucaceen*. *Bibli. Bot.*, 14.
- RESÜHR, B., 1934-35. — Ueber den Bau und den Oeffnungsmechanismus der *Fucus* Oogonien. *Flora*, 29 : 336-46.
- ROY, K., 1938. — Recherches sur la structure du noyau quiescent et sur les mitoses somatiques de quelques *Fucacées*. *Rev. Algol.*, 11 (1-2).
- SAUVAGEAU, C., 1911. — Sur le passage des conceptacles aux cryptes pilifères des *Fucacées* et sur les pédicelles cryptifères. *C. R. Soc. Biol.*, 71 : 468-470.
- SAUVAGEAU, C., 1911. — Sur la vie indépendante des noyaux expulsés dans l'oogone des *Fucacées* et la possibilité de leur fécondation. *C. R. Soc. Biol.*, 71 : 470-472.
- SAUVAGEAU, C., 1911. — Sur les *Cystoseira* à anthérozoïdes sans point rouge. *C. R. Soc. Biol.*, 71 : 472-473.
- SAUVAGEAU, C., 1911. — Sur la végétation des *Cystoseira*. *C. R. Soc. Biol.*, 71 : 680-82.
- SAUVAGEAU, C., 1911. — Sur les aérocystes des *Cystoseira*. *C. R. Soc. Biol.*, 71, 682-83.
- SAUVAGEAU, C., 1911. — Sur la double fructification du *C. montagnei* et du *C. opuntioïdes*. *C. R. Soc. Biol.*, 71 : 685-86.
- SAUVAGEAU, C., 1912. — Sur la possibilité de déterminer l'origine des espèces de *Cystoseira*. *C. R. Soc. Biol.*, 72.
- SAUVAGEAU, C., 1912. — A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guéthary. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, 14 : 135-556.
- SAUVAGEAU, C., 1920. — A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guéthary. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, Suppl. 1, 17 : 3-52.
- SUBRAHMANYAN, R., 1957. — Observation on the anatomy, cytology, development of the reproductive structures, fertilization and embryology of *Pelvetia canaliculata* Dcne. et Thur. *Journ. Ind. Bot. Soc.*, 36 (1).
- TAHARA, M., 1909. — On the periodical liberation of the oosphères in *Sargassum*. *Bot. Mag. Tokyo*, 23 : 151-53.
- TAHARA, M. 1913. — Oogonium liberation and the embryology of some Fucaceous Algae. *Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo*, 32 (9).
- TAHARA, M. 1929. — Rhizoid formation in the embryo of *Turbinaria fusiformis* Yendo and *Sargassum thumbergii* O. Kuntze. *Sendai Japan Sci.*, IV, (Biol.), 4 : 1-6.

- THURET, G., 1855. — Recherches sur la fécondation des Fucacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* IV, T. 2 : 197-214.
- THURET, G. et BORNET, E., 1878. — Études Phycologiques, Paris.
- VALIANTE, R., 1883. — Le *Cystoseirae* del Golfo di Napoli. *Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel*, 7.
- WHITAKER, D. M., 1931. — Some observations on the eggs of the *Fucus* and upon their mutual influence in the determination of the developmental axis. *Biol. Bull.*, 61 : 294-308.
- WINKLER, H., 1900. — Ueber den Einfluss äusserer Faktoren auf die Teilung der Eier von *Cystoseira barbata*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 18 : 297-305.
- YAMANOUCHI, S., 1909. — Mitosis in *Fucus*. *Bot. Gaz.*, 47 : 173-97.

