

LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DE L' *ACROCHAETIUM CORYMBIFERUM* (RHODOPHYCEAE, ACROCHAETIALES)

M.H. ABDEL-RAHMAN*, F. MAGNE** et C. BIDOUX**

* Département de Botanique, Faculté des Sciences,
Université du Caire, Le Caire, Egypte

** Laboratoire de Biologie Végétale Marine,
Université Pierre et Marie Curie, 7 quai St Bernard,
75252 Paris Cedex 05.

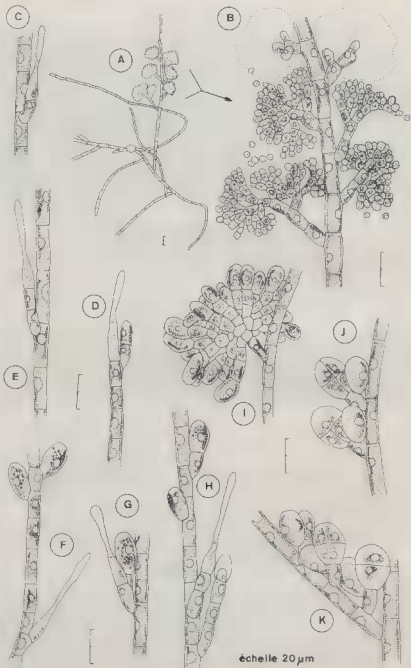
RÉSUMÉ - Le cycle de développement de l' *Acrochaetium corymbiferum* (Thuret) Batters a pu être établi en culture, à partir de son tétrasporophyte récolté pour la première fois dans la nature. Ce cycle est trigénétique et comprend deux générations libres représentées par des nématothalles hétérotriches semblables par leur cytologie et leur morphologie végétative. Les implications systématiques et l'écophysiologie de cette espèce sont discutées.

ABSTRACT - Starting from the tetrasporophyte collected for the first time in nature, the life history of *Acrochaetium corymbiferum* (Thuret) Batters has been established. This life history is trigeneric and comprises two nematothallian heterotrichous free living generations which are morphologically and cytologically similar. Some implications dealing with the systematic position as well as the ecophysiology of this species are discussed.

MOTS CLÉS : cycle de développement, culture, reproduction, Rhodophyceae, *Acrochaetium corymbiferum*.

INTRODUCTION

Acrochaetium corymbiferum (Thuret) Batters est une espèce ordinairement épiphyte et à base endophyte vivant sur l' *Helminthoecia calvadosii* (Lamouroux ex Duby) Setchell (Bornet, 1904). Elle a été décrite par Thuret (in Le Jolis, 1863 p. 197, sous le nom de *Chantransia corymbifera*) à partir de matériel gamétophytique. Elle a été maintenue dans le genre *Acrochaetium*, en accord avec la définition de celui-ci proposée par J. Feldmann (1962).



Le présent travail a été entrepris à partir de deux souches de nature tétrasporophytique dont la position systématique n'a pu être affirmée qu'à partir du moment où les cultures ont permis de disposer de gamétophytes fertiles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les deux souches, conservées au Laboratoire de Biologie Végétale Marine de l'Université P. et M. Curie (Paris VI) sous les numéros 302 et 305, ont été préparées, respectivement: 1) en mai 1977 à partir d'un fragment de thalle épiphyte sur une fronde de *Solieria chordalis* (C. Ag.) J. Ag. recueillie en épave à la Pointe du Grand Mont (Morbihan, 56; leg. M. Richard); 2) en juin 1977 à partir d'un fragment de thalle épiphyte sur un individu de *Nemalion helminthoides* (Vellay in Withering) Batters récolté à l'Île Grosse à Banyuls-sur-mer (Pyrénées-Orientales, 66). Elles ont été en un premier temps rapportées, la première, à la variété *agama* Rosenvinge de l'*Acrochaetium thuretii* (Bornet) Collins et Hervey par suite de la ressemblance des fragments porteurs de tétrasporocystes avec la fig. 30C de Rosenvinge (1909, sous le nom de *Chantransia thuretii* Bornet), la seconde à l'*Acrochaetium nemalionis* (De Notaris ex Dufour) Bornet par ses dimensions cellulaires et son état semi-endophyte dans le thalle de *Nemalion*. Une troisième souche (n° 162) présente dans la collection du Laboratoire doit être mentionnée ici, bien qu'elle n'ait pas été utilisée au cours de ce travail par suite d'une fécondité trop faible; elle a été préparée en Août 1975 à partir d'un thalle fixé sur l'*Atractophora hypnoides* Crouan et Crouan dragué en Baie de Morlaix (Finistère, 29); elle a produit des tétraspores dont l'une a conduit à un individu mâle correspondant indiscutablement à l'*Acrochaetium corymbiferum*.

Ces souches sont conservées au Laboratoire en lumière naturelle très atténuée et à la température de $12 \pm 1^\circ\text{C}$. Dans ces conditions, elles produisent des monospores permettant de préparer des clones d'individus.

Les cultures expérimentales ont été entretenues en milieu E.S de Provasoli (1968) modifié selon Magne (1986). Les récipients de culture

Fig. 1 - *Acrochaetium corymbiferum* (gamétophyte, carposporophyte et tétrasporophyte) en culture. - A: gamétophyte mâle mûr issu d'une tétraspore, qui persiste; l'un des filaments dressés porte des spermatocystes agglomérés en corymbe. - B: détail du filament dressé précédent. - C à H: portions de filaments dressés d'un gamétophyte femelle dont le carpogone est sessile (F) ou pédicellé (C, E, G et H), placé latéralement (C et de E à H) ou parfois terminal (D). - I: carposporophyte mûr. - J et K: portions de filaments dressés d'un tétrasporophyte portant des tétrasporocystes et des monosporocystes.

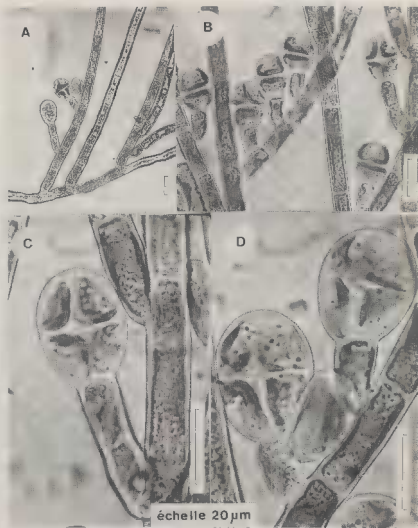


Fig. 2 - *Acrochaetium corymbiferum* (tétrasporyphyte) en culture. - A et B: tétrasporyphytes adultes portant plusieurs tétrasporycystes. - C: détail d'un tétrasporycyste; son contenu est divisé et présente quatre tétraspores formées selon le mode crucié. - D: détail de deux ramules à monosporycyste et/ou à tétrasporycyste.

(piluliers en verre de 15ml à cape plastique et boîtes de verre étanches (boîtes à tare) de 80ml) ont été soumis à un éclairage fourni par des tubes fluorescents (Mazda type "blanc industrie") d'une énergie de 5 à 50 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, selon des photopériodes de jour long (JL), de jour moyen (JM), de jour court (JC) ou de jour très court (JTC) c'est-à-dire comportant respectivement 16, 12, 8 ou 5h d'éclairage par jour, et à des températures de 10, 12, 14 et 16 $\pm 1^\circ\text{C}$. Les échantillons ont été examinés *in vivo* sous le microscope.

RÉSULTATS

Les deux souches ont conduit à des résultats absolument identiques qu'il n'y a pas lieu d'exposer séparément.

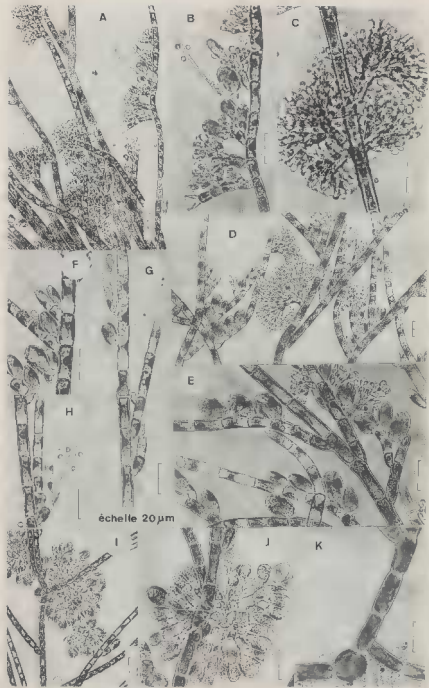
Développement des tétrasporophytes

Les individus obtenus à partir des monospores sont représentés par des nématothalles hétérotriches. Placés par lots dans toutes les conditions précitées, ils sont semblables quelles que soient celles-ci. Leur partie rampante est constituée d'un ensemble de filaments prostrés assez peu ramifiés; leur partie dressée est formée de filaments comparativement longs et ramifiés de façon souvent unilatérale. Leurs cellules ont de 8 à 10 μm de diamètre sur (26)37 à 47 μm de long; chacune renferme un plaste unique, en plaque pariétale occupant souvent la presque totalité de la surface cellulaire chez les cellules âgées, et toujours pourvu d'un pyrénioïde (Figures 1, B à K et 2, B à D). Ces individus produisent des monospores dans toutes les conditions utilisées de température, d'éclairage et de photopériode. Les monosporocystes, ovoïdes, de 14-16 x 22-24 μm , se forment à l'extrémité de rameaux constitués par une (parfois deux ou trois) cellule de 7-9 x 11-14(18) μm et portés par un article quelconque des rameaux latéraux des filaments dressés.

Les individus des deux souches sont devenus porteurs de tétrasporocystes. Ceux-ci ont apparu après 12 jours de culture, à toutes les températures et sous toutes les valeurs d'éclairage utilisées, mais seulement en conditions photopériodiques de JM et de JL. Ils sont de forme globuleuse, mesurant 19-21 x 26-28 μm , à division cruciée, isolés ou par deux et portés par des ramules unicellulaires (parfois pluricellulaires) disposés sur les rameaux latéraux de la même manière que les monosporocystes, plus rarement sur les filaments dressés principaux (Figures 1, J et K et 2, A à D). Ils libèrent des tétraspores d'un diamètre d'environ 12-13 μm .

Développement des gamétophytes

La germination des tétraspores a été observée dans toutes les conditions utilisées (cf. Matériel et méthodes). L'embryospore ne se vide pas de



son contenu mais persiste, grossit (jusqu'à 18-22 μ m) et demeure très visible, la couleur de son plaste devenant plus foncée (Figure 3K). Elle forme tout d'abord un filament rampant qui se ramifie, puis un filament dressé à l'extrémité opposée; d'autres filaments dressés apparaissent ensuite sur le système rampant. Les filaments rampants sont ramifiés sans ordre; les filaments dressés portent des rameaux de second ordre généralement nombreux, souvent disposés unilatéralement, assez longs et s'éffilant longuement en pseudo-poils. Il n'a pas été observé de poils véritables, unicellulaires. Les cellules sont cylindriques, de 6(8) à 10 μ m de diamètre et de 20 à 27(31) μ m de long. Le thalle ainsi constitué, haut de 0,5 à 2mm, est morphologiquement très semblable à celui des tétrasporophytes. Il en est de même de l'appareil plastidial bien qu'un plaste à deux pyrénoides ait été observé quelquefois chez des représentants de la souche n° 305.

Ces thalles portent des monosporocystes dans toutes les conditions utilisées. Les monosporocystes sont ovoïdes, de (8)10-12 x 18-21(26) μ m, le plus souvent sessiles ou bien portés par un ramule d'une cellule (rarement plus) inséré sur un article quelconque de filament dressé.

Ces thalles nés de tétraspores sont des gamétophytes car, après 14 jours en conditions de JL, sous un éclairage de 30 μ E m² s⁻¹ et à une température de 16°C, ils ont formé des organes sexués (Figure 1, A à H et 3, A à H). Ils sont dioïques ou plus rarement monoïques. Les carpogones, contenant un plaste peu coloré, sont lagéniformes, de 6-9 x 18-22 μ m, et surmontés d'un trichogyne d'une longueur variant de 13 à 30(40) μ m. Ils sont normalement portés par un rameau latéral formé d'une à plusieurs cellules de 7-8 x 12-17(21) μ m. Les spermatocystes, plus ou moins sphériques, de 3-4(6) μ m, sont groupés par 2-3 (rarement isolés ou par 4) sur une cellule-mère de 3-4 x 4-6(7) μ m. Les cellules-mères sont elles-mêmes groupées par 2, 3 ou plus aux extrémités de filaments latéraux ramifiés, l'ensemble formant un corymbe.

La fécondation (Figure 3B) et le développement du carposporophyte ont été observés. Le carpogone fécondé produit latéralement de nombreux

Fig. 3 - *Acrochaetium corymbiferum* (gamétophytes et carposporophytes) en culture. - A: rameaux dressés d'un gamétophyte bisexué. - B: idem, détail d'un rameau dressé portant côte à côte un carpogone (sur le trichogyne, une spermatie fécondante), des monosporocystes et des spermatocystes. - C à E: portions de filaments dressés d'un gamétophyte mâle portant des spermatocystes agglomérés en corymbe et des monosporocystes. - F à H: portions de filaments dressés d'un gamétophyte femelle portant des carpogones et des monosporocystes. - I et J: des carposporophytes mûrs. - K: la partie basale d'un gamétophyte dont la spore fondatrice (tétraspore ou monospore de gamétophyte) persiste.

filaments gonimoblastiques ramifiés en corymbe, formés à leur base de cellules courtes; celles-ci se distinguent parfaitement des cellules végétatives voisines, et en particulier de la cellule-support du carpogone, par leur coloration très faible due à un plaste petit et pâle dont le pyrénoïde réduit n'est pas toujours visible (Figure 1, 1). Les cellules terminales des filaments gonimoblastiques se transforment en carposporocystes ovoïdes (10-12 x 14-19 μ m) et bien colorés.

DISCUSSION

Le présent travail a abouti à trois résultats positifs.

Tout d'abord, il montre que la formation des tétraspores, ainsi que leur germination, s'effectuent dans des conditions qui admettent une assez large amplitude de variation; la formation des gamétocystes est plus exigeante, nécessitant des jours longs et une température ainsi qu'un niveau d'énergie relativement élevés. Mais de toute façon ces conditions sont en accord avec celles qui règnent ordinairement aux époques où ont été observés les tétraspores (en mai, cf. souche n° 302) et les gamétocystes (en juillet, août et septembre, par Thuret et par J. Feldmann, cf. plus bas).

Ensuite, il montre que l'identification exacte du matériel, représenté à l'origine pour les trois souches par des individus de nature tétrasporophytique, n'a pu être considérée comme certaine qu'à partir du moment où, grâce aux cultures, on a pu disposer d'individus mâles dont les organes, en groupement corymbiforme de ramuscules porteurs de spermatocystes, semblent bien être la partie la plus discriminante de l'espèce. Ainsi que nous avons eu déjà l'occasion de le préciser (Magne & Abdel-Rahman, 1983), on s'expose à des erreurs en ne prenant en compte qu'une seule génération de l'espèce qu'on se propose d'identifier.

Enfin, il démontre que l'*A. corymbiferum*, qui n'était depuis sa découverte (1851: Thuret, *in herbarium*) connu que comme un gamétophyte, en fait possède un cycle de développement de type trigénétique dans lequel le gamétophyte a pour pendant un tétrasporophyte qui lui est morphologiquement semblable. L'existence d'une fécondation d'une part, de tétraspores d'autre part, montre (en dépit du défaut de preuves de nature caryologique, qui n'ont pu être obtenues par suite de la très faible taille des noyaux) que très vraisemblablement ce cycle est aussi haplodiplophasique. Le tétrasporophyte correspond à la forme connue sous le nom d'*A. nemalionis* (De Notaris ex Dufour) Bornet et rencontrée fréquemment dans la nature bien que toujours, semble-t-il, en absence de tétrasporocystes.

Cette clarification ne résout toutefois pas tous les problèmes relatifs à cette espèce.

Sur les côtes de France, l' *A. corymbiferum* à l'état de gamétophyte n'est pas du tout une espèce fréquente. Il a été rencontré, en épiphyte sur *Helminthocladia calvadosii*, seulement par Thuret à Belle-Ile (1851), à Biarritz (1854) et à Guéthary (1868) (Bornet, 1904) et depuis n'a été retrouvé, semble-t-il, qu'une seule fois, dans cette dernière station, en 1927 par Feldmann, et sur *Helminthocladia* toujours (selon l'échantillon n° 359 inclus dans son herbier); en outre, il semble ne jamais avoir été rencontré en Méditerranée. Bien au contraire, le tétrasporophyte correspondant (*A. nemalionis*) est ordinairement fréquent, en particulier sur nos côtes méditerranéennes.

Une des raisons de cette discordance serait peut-être que l'algue que nous nommons *A. nemalionis* pourrait représenter le tétrasporophyte d'une ou plusieurs espèces autres que l' *A. corymbiferum*. En particulier, on ne peut manquer de penser à l' *A. thuretii* (Bornet) Collins et Hervey, qui en est très voisin et semble bien n'en différer que par la base du thalle qui est épiphyte et non endophyte, et par les spermatocystes qui sont disposés en petits groupes et non en édifices corymbiformes volumineux. Or, ainsi que l'a bien montré Woelkerling (1970) chez *Acrochaetium botryocarpum* (Harvey) J. Agardh, l'état endophyte et l'état épiphyte du système rampant peuvent être déterminés par la nature du support et coexister chez une même espèce; incidemment, on notera ici que l' *A. corymbiferum* a toujours été rencontré sur une algue de consistance gélatineuse et l' *A. thuretii* sur une algue à cortex cohérent (*Ceramium* en particulier). D'autre part, on peut se demander si le regroupement des spermatocystes en gros glomérules chez *A. corymbiferum* ne pourrait pas résulter de conditions d'ambiance particulières. Si bien qu'il se pourrait qu'un jour on soit amené à considérer ces deux taxons comme synonymes. Il y a là un problème qui ne pourra être résolu que par la culture en parallèle de l' *A. corymbiferum* et de l' *A. thuretii*.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Marc Richard d'avoir récolté et rapporté à leur intention du matériel vivant, et Françoise Ardré d'avoir effectué pour eux des recherches dans les herbiers de Cryptogamie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

BIBLIOGRAPHIE

- BORNET E., 1904 - Deux *Chantransia corymbifera* Thuret. *Acrochaetium* et *Chantransia*. *Bull. Soc. Bot. France* 55: 14-23.
- FELDMANN J., 1962 - The Rhodophyta order Acrochaetiales and its classification. *Proc. 9th Pacific Sci. Congress*, 4: 219-221.
- LE JOLIS A., 1863 - Liste des algues marines de Cherbourg. *Mém. Soc. Imp. Sci. Nat. Cherbourg* 10: 6-168.

- MAGNE F., 1986 - Anomalies du développement chez *Antithamnionella sarniensis*. I: Formation et début du développement des tétraspores. *Cryptogamie, Algol.* 7: 135-147.
- MAGNE F. & ABDEL-RAHMAN M.H., 1983 - La nature exacte de l'*Acrochaetium polyidis*. *Cryptogamie, Algol.* 4: 21-35.
- PROVASOLI L., 1968 - Media and prospects for the cultivation of marine algae. In A. WATANABE & A. HATTORI (Eds.), *Cultures and collections of algae. Proc. U.S.-Japan Conf. Hakone sept. 1966. Soc. Plant Physiol.*, pp. 63-75.
- ROSENVINGE L.K., 1909 -The marine algae of Denmark. I, Rhodophyceae: I. *Kongel.Danske Vidensk. Selsk. Skr.* 7: 1-151.
- WOELKERLING W.J., 1970 - *Acrochaetium botryocarpum* (Rhodophyta) in southern Australia. *Brit. Phycol. J.* 5: 159-171.