

SUR LE

COLPOMENIA SINUOSA DERB. et SOL.

par Camille SAUVAGEAU

Professeur à la Faculté des Sciences de Bordeaux

J'ai dit dans une Note préliminaire [26] comment germent les zoospores du *Colpomenia sinuosa*, et comment se constituent ses jeunes plantules, me réservant d'exposer ici même le détail de ces recherches. Entre temps, j'ai constaté que ses cryptes pilifères ne se développent pas selon le mode admis dans les livres. J'avais utilisé pour cela des individus de la plante récemment immigrée sur nos côtes de l'Atlantique. Cependant, une comparaison de ces individus avec la plante type connue depuis plus d'un siècle dans la Méditerranée m'a laissé reconnaître que ces deux plantes ne sont pas identiques ; la plante immigrée est vraisemblablement originaire de la côte américaine du Pacifique. Pour justifier cette manière de voir, j'ai dû insister sur l'historique de l'espèce.

I. — Historique

ROTH l'a décrit sous le nom d'*Ulva sinuosa* Mert. (1), d'après des individus récoltés à Cadix par MERTENS [06, p. 327 et pl. 12]: « U. fronde membranacea, solitaria, subrotunda, sinuosa, plicata, lacunosa, rugosa... » ; la description qui suit la diagnose

(1) A l'exemple de C. AGARDH, tous les auteurs écrivent *Ulva sinuosa* Roth, tandis que ROTH lui-même écrivait *Ulva sinuosa* Mert. [06, *Index iconum*].

répète ces mêmes qualificatifs. ROTH a figuré un individu jeune, globuleux, dépassant 2 cm., attaché sur le *Cladostephus verticillatus*, et un large individu adulte plus ou moins contourné et dilacéré dont il est difficile de faire état pour apprécier la forme de la plante.

C. AGARDH le connaissait seulement à Cadix, d'où il en reçut des exemplaires [20, p. 146]; il le rangea parmi les *Asperococcus*, nouvellement décrits par LAMOUREUX, dont il changea fâcheusement le nom générique en celui d'*Encœlium*; l'*Enc. sinuosum* lui montra des taches sombres, punctiformes, circulaires, distinctes à l'œil nu qui pourraient, dit-il, représenter les débuts de la fructification. Puis on rencontra la plante dans toute la Méditerranée. BORY [32, p. 326], qui l'avait récoltée en divers points de la côte grecque, et qui en possédait des exemplaires de Cadix, de Marseille, de Corse, d'Algérie, la nomma plus correctement *Asperococcus sinuosus*; la diagnose qu'il en donne reproduit, comme celle de C. AGARDH, le caractère signalé par ROTH : « Fronde... sinuoso-plicata », et MONTAGNE [49, p. 35] emploie les mêmes qualificatifs. On verra plus loin pourquoi j'insiste sur ce point.

ZANARDINI [60, p. 109] proposa de nommer la plante *Hydroclathrus sinuosus* à cause de sa ressemblance avec l'*Hyd. cancellatus* quand elle est vieille. Puis DERBÈS et SOLIER créèrent pour elle le genre *Colpomenia* [51 et 52] généralement adopté; cependant divers auteurs, BORNET [78], HAUCK [85], MITCHELL [93], continuèrent à l'appeler *Hydroclathrus*. Pendant ce temps, on récoltait le *Colpomenia* sur divers points du globe; J. AGARDH [48, p. 75] le citait déjà, outre Cadix et la Méditerranée, à Tanger, au Brésil, à la Vera Cruz, dans la mer Rouge, à l'île de France, en Australie (d'après PREISS) et aux îles Malouines (d'après HOOKER). Cependant, le récent travail de SKOTTSBERG sur le *Cæpidium* [21, p. 27] laisse supposer que ce qui fut déterminé *Colpomenia* aux îles Malouines, à la Terre de Feu..., etc., pourrait bien être la base du *Cæpidium*, et non le vrai *Colpomenia*. MITCHELL [93], ANNA VICKERS [08], BORGESSEN [14; 26] l'ont cité aux Indes, aux Antilles, aux Canaries, OKAMURA [07] au Japon. Le *Colpomenia sinuosa* semblait donc caractéristique

des mers chaudes. Plusieurs auteurs l'ont figuré [KUETZING, 59, pl. 8 ; HAUCK, 85, fig. 171 ; MITCHELL, 93, pl. 14 ; OKAMURA, 07 ; VICKERS, 08], mais le dessin du traité d'OLTMANN [22, p. 64, fig. 356] me paraît correspondre le mieux à l'état moyen de la plante méditerranéenne, autant qu'une plante dont la forme varie avec l'âge et avec la nature du support, et se modifie par la soudure avec des individus voisins, puisse être représentée par un unique dessin. On ne s'était guère préoccupé de ses variations jusqu'au moment où les auteurs américains, en l'étudiant sur la côte du Pacifique, y reconnurent des variétés sinon des espèces distinctes.

Autant que je sache, SAUNDERS [98, p. 164] fut le premier à distinguer une forme, ou variété, dans le *Colpomenia sinuosa* et à décrire une nouvelle espèce. Ce fut à propos d'une étude des Algues de la Haute-Californie. Il récolta à Carmelo Bay, Monterey Bay et à San Pedro une plante qui, croit-il, correspond au type de l'espèce ; généralement épiphyte sur d'autres Algues, elle est mince, membraneuse, haute de 4 à 10 cm., épaisse de 255 μ , affaissée et parfois irrégulièrement lacérée chez les individus âgés. Il récolta en outre, près de Avalon Bay, un *Colp. sinuosa* f. *expansa* Saund., agrégé, qui s'étend en masses indéfinies sur les rochers ; son épaisseur est de 425 μ , et la couche interne des grandes cellules incolores se compose de 5 à 7 rangées de cellules au lieu de deux. D'après les dessins qu'en donne l'auteur, les poils se formeraient, chez le type, aux dépens de l'assise cellulaire superficielle [*loc. cit.*, pl. 32, fig. 8], tandis que ceux de la f. *expansa* ont peut-être une origine plus profonde [*loc. cit.*, fig. 6]. L'auteur décrit une espèce nouvelle *Colp. tuberculata* Saund., récoltée près de San Pedro ; attachée aux rochers par toute sa face inférieure, elle est hémisphérique, profondément plissée, ridée, garnie d'étroits tubercules hauts de 1 à 10 mm. ; plus ferme que le type, elle atteint 650 à 800 μ d'épaisseur ; les poils y sont insérés profondément [*loc. cit.*, fig. 2 et 3]. Le genre *Scytosiphon* se distinguant du genre *Colpomenia* par sa forme cylindrique au lieu d'être arrondie ou ovale, et par la situation des sporanges pluriloculaires sur toute la surface de la fronde au lieu de constituer des sores d'abord

isolés puis confluent [loc. cit., p. 162, 163], SAUNDERS décrit un *Scyt. bullosus* Saund. dont nous reparlerons plus loin ; haut de 1 à 5 cm., et large de 1 à 2 cm., celui-ci fut rencontré sur les rochers exposés de Pacific Grove à côté des *Leathesia* et *Ulva*.

Il est particulièrement intéressant de signaler que, d'après le même auteur [01, p. 421], la forme à paroi mince qui, pour lui, représente le *Colp. sinuosa* type fut aussi récoltée sur les côtes de l'Alaska par l'expédition HARRIMAN. Tandis que cette plante, dit SAUNDERS, est commune dans les baies calmes, depuis le Puget Sound jusqu'au sud de la Haute-Californie, on l'a récoltée en deux points seulement de l'Alaska : à Yakutat Bay et à Prince William Sound, épiphyte sur le *Cystophyllum lepidum*. Il cite également son *Scyt. bullosus* sur les rochers sublittoraux de l'Alaska.

SETCHELL et GARDNER nous font connaître l'ensemble des Algues de la côte N.W. de l'Amérique, d'après leurs propres observations et d'après les échantillons distribués par divers collecteurs. Sans pouvoir les comparer au type gaditan de l'espèce pour décider de la question, ils rangent les formes minces sous le nom de *Colp. sinuosa* considéré comme type, en suggérant néanmoins que les individus simples et de forme régulière (*Colp. sinuosa* de SAUNDERS) pourraient bien n'être que l'état jeune des formes agrégées et plus épaisses (*Colp. sinuosa* f. *expansa* Saund.) [03, p. 242]. En outre, après comparaison avec des exemplaires californiens, le *Colp. tuberculata* Saund., que les auteurs ont récolté à Unalaska et à Vancouver, leur semble n'être qu'une forme un peu plus épaisse et plus ou moins distordue ; ils le nomment *C. sinuosa* f. *tuberculata* Setch. et Gardn. Quant au *Scyt. bullosus* Saund., une soigneuse comparaison de spécimens de l'Alaska avec ceux de Pacific Grove leur ayant montré toutes les formes de passage avec le *Colpomenia*, ils l'incluent dans ce genre sous la dénomination *Colp. sinuosa* f. *deformans* Setch. et Gardn.

Le *Colp. sinuosa* n'est pas rare dans le Puget Sound. MUENSCHER qui l'y a étudié [17, p. 271], le décrit, sans faire allusion à aucune variété, comme un sac sessile, globuleux ou ovale, à paroi mince. Assez commun sur les rochers qui découvrent seulement à très basse mer, il vit rarement sur d'autres Algues. Ce

n'est cependant pas sa station exclusive, car le même auteur le citait, dans un travail antérieur [15], parmi les Algues qui constituent la « *Fucus association* » [15, p. 66 et 68], l'« *Ulva association* » [15, p. 70] et la « *Zostera association* » [15, p. 75].

Vingt ans après leur Mémoire sur les Algues de la côte N.W., SETCHELL et GARDNER publièrent [24] une étude des Algues récoltées dans le golfe de Californie par l'expédition qu'organisa l'Académie des Sciences. Leur liste comprend les deux formes nommées plus haut f. *tuberculata* et f. *deformans*, et une troisième qui est nouvelle, f. *expansissima*, large de 3 à 6 cm. rencontrée à l'état flottant et stérile dans la baie de Francisco ; on remarquera l'absence du *Colpomenia sinuosa* « typique » dans ces eaux chaudes.

Dans leur livre sur l'ensemble des Algues de la côte américaine du Pacifique, SETCHELL et GARDNER modifient leur manière de voir antérieure et disent la difficulté de l'étude du *Colp. sinuosa*, où sa forme varie plus qu'ailleurs [25, p. 539]. Pour eux, d'après les figures publiées par ROTH et d'après ce que l'on sait des individus de la région gaditane, la f. *typica* Setch. et Gardn. serait la plus régulièrement globuleuse et la plus mince (250 à 300 μ) (1) quoique, disent-ils, la description de ROTH paraisse s'appliquer à une plante plus épaisse et ridée. Peu commune sur la côte américaine, cette f. *typica* a été rencontrée en quelques localités [25, p. 540] que les auteurs ne nomment pas. Ils distinguent en outre : f. *expansa* Saund., f. *expansissima* Setch. et Gardn., l'une et l'autre de Californie ; var. *tuberculata* Setch. et Gardn. et var. *deformans* Setch. et Gardn. ; ces deux dernières, citées depuis l'Alaska jusqu'en Haute-Californie, sont qualifiées variétés dans la clef dichotomique, et seulement formes dans les paragraphes qui leur sont consacrés. Quoiqu'il en soit, pour SETCHELL et GARDNER, en opposition avec SAUNDERS, l'espèce est donc unique.

Je me suis étendu un peu longuement sur les variations que l'espèce présente sur la côte pacifique américaine parce que j'aurai à en tirer des conséquences au sujet de la plante immigrée chez nous.

(1) Les auteurs disent 25 à 30 μ . ; j'ai supposé une faute d'impression.

Jusqu'en 1906, le *Colp. sinuosa* était inconnu sur les côtes atlantiques d'Europe au nord de la région de Cadix et j'ai rapporté [06] comment FABRE-DOMERGUE décrit son apparition subite, sa prodigieuse multiplication dans la rivière de Vannes et les ravages qu'il y causait dans les parcs à huîtres. Puis, on suivit sa naturalisation en Bretagne, en Normandie, et au sud jusqu'au fond du golfe de Gascogne [08; 09; 12; 18]. Ed. BORNET, à qui des exemplaires de Vannes furent présentés, y reconnut la plante qu'il avait souvent observée sur les côtes de Provence. « Ces Algues, disait FABRE-DOMERGUE, auxquelles les ostréiculteurs ont donné le nom fort justifié d'ailleurs, de « Ballons », affectent la forme de petites outres d'un brun verdâtre qui, microscopiques au début, atteignent assez vite le volume d'un gros œuf de poule. Formées d'une paroi très mince, élastique et assez fragile, ces outres, habituellement pleines d'eau, s'affaissent sur elles-mêmes au moment de la basse mer ». Et la plante étant alors considérée comme spéciale aux mers plus chaudes, l'auteur ajoutait : « Il est d'ailleurs probable que le *Colpomenia* ne s'attardera pas indéfiniment dans les eaux bretonnes, et que le premier hiver un peu rude l'anéantira complètement ». Cette prévision ne s'est pas réalisée. Le froid de l'hiver ne l'anéantit point, bien au contraire, car CORBIÈRE et COTTON mentionnaient, peu après, son extrême abondance sur les côtes française et anglaise de la Manche où il devenait l'Algue dominante en hiver. CORBIÈRE récoltait même à Cherbourg des individus larges de 30 à 35 cm., dimension qu'on ne lui connaissait pas dans les pays chauds (1).

Il n'a jamais été aussi commun dans le golfe de Gascogne que dans la Manche, et il n'y atteint pas une aussi grande taille ; il y vit surtout en épiphyte vers le niveau du *Cutleria adspersa*, y prend la forme de « ballons » et ne dépasse guère la grosseur d'un œuf de poule ; on l'y récolte surtout à la fin de l'hiver et au printemps et il se cantonne dans certaines stations un peu abritées.

(1) « Actuellement, m'écrit M^{lle} DOUBLET, il serait moins abondant à Cherbourg que voici une quinzaine d'années. Toutefois, cette diminution pourrait être due aux bouleversements que les travaux des ingénieurs font subir à la côte. »

J'avais récolté autrefois le *Colpomenia* méditerranéen à Algésiras, à Antibes, à Palma de Mallorca. J'ai pu l'examiner de nouveau à l'état frais, pendant l'hiver et le printemps derniers, grâce à divers envois que je dois à l'obligeance de M. TRÉGOUBOFF, sous-directeur du Laboratoire russe de Villefranche-sur-Mer et de M. OLLIVIER, professeur au Lycée de Nice. Enfin, je l'ai récolté à la fin de juin dernier, dans la rade de Villefranche, où il est commun près du niveau supérieur de l'eau, vers le fond de la rade, et à 2 à 3 mètres au-dessous, le long des rochers en surplomb voisins du cap Ferrat. Or, la plante de Cadix et de la Méditerranée n'est pas identique à celle qui s'est naturalisée récemment sur nos côtes atlantiques ; elle n'est pas non plus celle que les auteurs américains appellent f. *typica*.

Bien que le *Colpomenia* méditerranéen soit globuleux quand il est jeune, ou parfois quand il est isolé sur une autre Algue, il mérite bien son nom spécifique *sinuosa* quand il vit sur les rochers et aussi les épithètes *plicata* et *rugosa* que les auteurs s'accordent à lui donner. Le dessin d'OLTMANN [loc. cit.] donne une bonne idée de l'état d'un individu de taille moyenne ; les individus âgés sont parfois beaucoup plus irréguliers, et certains se couvrent de protubérances verruqueuses dues à un accroissement localisé du thalle. Au contraire, si la plante immigrée est parfois affaissée, plus ou moins bosselée ou contournée, sa forme la plus fréquente est celle d'un « ballon » ; étant adulte, elle ressemble à l'état jeune figuré par ROTH ; si MERTENS et ROTH avaient eu à décrire la plante immigrée, ils ne lui eussent certainement pas imposé, comme à celle de Cadix, le qualificatif *sinuosa* qui ne correspond pas à sa forme commune, et ils n'eussent ajouté ni *plicata*, ni *rugosa* (1). Elle

(1) Pour donner une idée de la plante immigrée sur la côte anglaise, alors qu'elle venait d'y apparaître, COTTON [08, p. 74], reproduit le dessin du traité d'OLTMANN. Un dessin original eût été sans doute moins contourné ; l'auteur était surtout préoccupé de montrer que l'anatomie permet, au premier coup d'œil, de distinguer le *Leathesia* du nouveau venu sur les côtes anglaises. Il mentionne [08, p. 74 ; 15, p. 173], sans spécifier davantage, que la plante anglaise ne correspond pas entièrement à la description de MITCHELL.

D'après COLLINS et HERVEY [17, p. 73], le *Colp. sinuosa*, très commun aux Bermudes de février à avril, disparaît entièrement en juillet et août ; sans rien spécifier de sa structure, ni de ses variations, ces

est généralement épiphyte, et c'est seulement quand elle s'insère largement sur les rochers, surtout dans les flaques profondes, que ses ondulations et ses plissements rappellent la plante de la Méditerranée.

A cette différence d'aspect extérieur s'ajoute une différence de consistance. Grâce à la grande turgescence de ses cellules incolores, la plante méditerranéenne est ferme, cassante (à condition qu'elle soit très fraîche) et mesure 420 à 560 μ d'épaisseur totale, avec 5 rangs de cellules incolores. Cependant, les individus vieux, surtout dans la portion couvrant les rochers, sont moins épais et plus souples, par suite de la moindre turgescence des cellules et de la disparition de la rangée la plus interne de cellules incolores, sinon de deux rangées, ce qui diminue de moitié l'épaisseur totale. La plante immigrée, plus mince et plus souple, non cassante, mesure seulement 140 à 280 μ d'épaisseur totale avec 3 ou 4 rangs de cellules incolores.

La disposition des sores marque une autre différence. Parlant de la fructification du *Colpomenia*, Ed. BORNET [78, p. 12] dit qu'elle « est toujours disposée en sores punctiformes du milieu desquels sort un faisceau de poils hyalins insérés au-dessous de la couche corticale, comme dans les *Punctaria* ». Grandes de quelques dixièmes de millimètres, ces sores se constituent en effet autour des cryptes pilifères en cercle complet ou incomplet, restent souvent isolés ou confluent par deux ou trois ; en outre, les sporanges atteignant 40 μ et même 50 μ de hauteur, les sores sont d'autant plus foncés, presque noirs, qu'ils sont plus proches de leur maturité ; ils donnent un aspect rugueux aux exemplaires fertiles conservés pour l'herbier. L'apparition des cryptes étant en relation avec l'accroissement du thalle, on voit souvent, sur un espace restreint, des sores déhiscés, des sores mûrs, et des sores jeunes. La situation des sores sur le

auteurs signalent qu'il forme une bordure continue et fermement adhérente sur les rochers exposés, tandis que dans les eaux tranquilles, il prend la forme de vésicules subsphériques atteignant jusqu'à 20 cm. de diamètre. Sous ce dernier état, la plante des Bermudes ne doit pas manquer de ressemblance avec la plante immigrée chez nous. Quoi qu'il en soit, le *Colpomenia* n'y est pas d'importation récente, puisque KEMP l'y aurait récolté en 1856 [COLLINS et HERVEY, *loc. cit.*].

thalle varie ; tantôt ils sont limités aux vallonnements profonds et tantôt ils débutent sur la face la plus éclairée, variation qui se manifeste d'ailleurs sur des individus voisins semblant soumis à d'identiques conditions extérieures. Très généralement, un cercle de paraphyses borde l'ouverture de la crypte pilifère et le sore manque parfois d'autres paraphyses, mais d'autres fois on en voit çà et là parmi les sporanges et même en nombre important.

La description de BORNET s'applique mal à la plante immigrée. Sur celle-ci, en effet, les sores apparaissent sur la face tournée vers le support comme de petites taches, larges souvent de quelques millimètres, de contour très irrégulier, un peu plus foncées que le thalle ; leur situation paraît sans relation précise avec les cryptes pilifères et un jeune sore peut englober plusieurs cryptes ; même lorsqu'un jeune sore est étroit, on précise souvent mal sa situation par rapport à une crypte, à cause de l'irrégularité de son contour. Puis les sores s'étendent, s'unissent entre eux, envahissent une partie de la face supérieure de la plante et peuvent couvrir plusieurs centimètres carrés ; si cet envahissement est lent, le sore total semble marbré parce que certaines portions ont déjà déhiscé tandis que d'autres ne sont pas encore mûres ; si l'envahissement est rapide, le sore semble d'âge uniforme. Je n'ai jamais vu les parties fertiles prendre une teinte aussi foncée que sur la plante méditerranéenne, car les sporanges y atteignent une hauteur moitié moindre ; en outre, les paraphyses presque incolores réparties sur toute son étendue, y sont parfois très nombreuses (1). Cette différence dans l'étendue des sores fait que la plante immigrée ne présente pas les fines rugosités de la plante méditerranéenne, et qu'elle est plus proche que celle-ci du *Scytosiphon*. Sur certains individus contournés et plissés de Cherbourg, qui croissent sur les rochers, j'ai vu aussi des sores nombreux, assez distants les

(1) Le nombre des paraphyses varie ; dans certains cas, à Cherbourg en particulier, il atteint le quart ou le cinquième de celui des sporanges ; il varie d'ailleurs d'un individu à l'autre. Elles renferment un chromatophore et une notable quantité de fucosane. A maturité, elles sont très turgescentes et dépassent légèrement les sporanges ; une faible pression les écrase ; aussi, doit-on éviter, pour apprécier leur nombre sur la plante fraîche, d'aplanir celle-ci en pressant sur la lamelle.

uns des autres pour simuler une disposition semblable à celle qui existe chez la plante méditerranéenne ; c'est toutefois une exception que ne présentent guère les exemplaires régulièrement ballonnés.

D'après les dessins de MITCHELL et de BORGESSEN [*loc. cit.*] la cuticule soulevée, puis détruite, au-dessus des sores, constitue autour de leur bord une sorte de collerette. J'ai revu la même disposition sur des exemplaires de Ténériffe. Sur certains exemplaires de Villefranche-sur-Mer, l'examen de dessus m'a montré de larges lambeaux de cuticule soulevée où les sporanges avaient imprimé leur disposition aussi nettement qu'on le voit sur le *Scytosiphon*, par exemple ; sur d'autres exemplaires, ces débris de cuticule manquaient et il fallait même pratiquer des coupes dans le thalle pour se rendre compte de l'existence de la bordure en collerette. Enfin, la plante immigrée (Cherbourg, Roscoff, Guéthary) ne m'a montré ce soulèvement cuticulaire ni par l'examen de la surface ni sur les coupes.

Par sa forme sinueuse et plissée, son épaisseur, ses sores punctiformes, le *Colpomenia* que j'ai récolté aux Canaries correspond assez bien à celui de la Méditerranée. La plante des Antilles paraît se comporter de même. Celle des Bermudes n'est pas suffisamment étudiée. Nous ne devons donc chercher l'origine du *Colpomenia* immigré ni dans la Méditerranée ni dans l'Atlantique.

J'ai rappelé plus haut que les auteurs américains (SAUNDERS, SETCHELL et GARDNER) furent les premiers à distinguer dans le *Colp. sinuosa* une plante mince et une plante épaisse. Toutefois, ces auteurs font erreur quand ils identifient la plante mince au type gaditan de l'espèce, et leur nomenclature est à reviser. SAUNDERS dit dans sa diagnose du genre *Colpomenia* [96, p. 163] que les sores entremêlés de paraphyses se constituent tout d'abord autour des cryptes pilifères, puis s'étendent sur la surface entière de la plante ; SETCHELL et GARDNER répètent à peu près la même chose [25, p. 539]. Ces auteurs ne disent rien de la disposition des sores chez leurs différentes formes ou variétés ; on pourrait en induire que toutes celles-ci

se comportent semblablement et que, par suite, malgré la richesse des formes qu'elle abrite, la côte pacifique nord américaine n'offre pas le type gaditan et méditerranéen de l'espèce où les sores sont constamment punctiformes. Si donc la plante américaine globuleuse et mince n'est pas identique à celle qui s'est naturalisée sur nos côtes atlantiques, elle en est très voisine.

Or, deux ordres de faits sont à considérer dans l'immigration de celle-ci. D'une part, sa rapide expansion ; mais, en somme, cette rapidité rappelle l'envahissement de certaines plantes vasculaires aquatiques (*Elodea*, *Azolla*..., etc.), celle, toute récente, du *Falkenbergia Doubletii* et d'autres Floridées. D'autre part, sa résistance aux rudes hivers de la Manche qui surpasse les biologistes. En effet, on croyait alors que le *Colp. sinuosa* caractérise les mers chaudes ou tout ou moins les mers plus chaudes. Son acclimatation s'explique néanmoins assez facilement malgré l'imprécision de nos connaissances sur les isothermes des eaux de surface. Si l'on a cité le *Colpomenia* à thalle mince sur la côte pacifique américaine à San Pedro Bay (environ 34° de latitude), à Cap Carmelo Rock et Monterey Bay (environ 37°), puis, plus au nord, dans le Puget Sound (détroit de Juan de Fuca, 48° 23'), à Unalaska (53° 59'), à Yakutat Bay (59° 33') et enfin à Prince William Sound (60° 20'), ceci ne témoigne pas d'une aussi remarquable faculté d'adaptation à des températures différentes que s'il s'agissait d'une plante terrestre vivant sous ces mêmes latitudes. Les océanographes nous apprennent, en effet, qu'un courant nord-équatorial se dirige de l'Amérique tropicale vers l'Asie; qu'il contourne la côte de celle-ci en remontant vers le Nord; se refroidit en longeant la mer d'Okhotsk et le Kamtchatka, revient vers l'Amérique du Nord et se bifurque avant de l'atteindre : son bras nord apporte à l'Alaska et à la Colombie britannique des eaux relativement chaudes, tandis que son bras sud, qui descend le long de la Californie, y apporte des eaux plus froides que celles qui devraient se trouver à cette basse latitude. La réalité de ces courants pourrait d'ailleurs se discuter. Peut-être se trouve-t-on en présence, dans le Pacifique oriental, non pas de branches

d'un même courant, mais d'un phénomène transgressif analogue à celui que LE DANOIS a décrit dans l'Atlantique oriental (1). Que l'une ou l'autre cause intervienne, on constate une certaine homogénéité des températures réelles de l'eau sur un grand parcours le long de la côte américaine, et c'est le point qui nous intéresse ici. L'influence de ceci sur les températures de l'air est très visible sur les atlas où les isothermes coupent quasi perpendiculairement les parallèles et indiquent les mêmes moyennes de température dans le sud de la Haute-Californie qu'à Vancouver.

On s'explique mieux ainsi l'acclimatation du *Colpomenia* sur nos côtes atlantiques et même sa plus grande abondance à Cherbourg et à Weymouth qu'au fond du golfe de Gascogne. En outre, on sait, qu'à latitude égale, les eaux marines de surface sont moins chaudes sur la côte pacifique de l'Amérique que sur la côte atlantique d'Europe. Cette différence est évaluée à 2° (2). Or, la latitude de l'entrée du Puget Sound (Juan de Fuca) est de 48° 23', c'est-à-dire approximativement celle de Brest ; la latitude de Yakutat Bay et de Prince William Sound est approximativement celle de Bergen (Norvège) où le *Colpomenia* n'a pas encore été signalé. On peut donc prévoir que, tôt ou tard, le *Colpomenia* remontera en Europe jusqu'aux îles Shetland ou aux Ferøe. Déjà Van Goor [23] annonçait récemment sa présence dans le nord de la Hollande, à l'île Terschelling.

Que le *Colpomenia sinuosa* immigré chez nous soit complètement identique ou non à celui dont les auteurs américains font une variété *typica*, il mérite d'être séparé du véritable type de Cadix et de la Méditerranée par sa forme plus régulière, sa consistance plus souple, son épaisseur moindre, une autre disposition des sores, une moindre hauteur des sporanges, le non soulèvement de la cuticule lors de la déhiscence. Je propose

(1) LE DANOIS, *Etude hydrologique de l'Atlantique nord*, Ann. de l'Institut océanographique, nouvelle série, t. 1, fasc. 1, Paris, 1924.

(2) George-F.-McEWEN, *The distribution of temperatures and salinity, and the circulation in the north pacific Ocean*, Bulletin of the scripps institution for biological research of the University of California, La Jolla, 1919.

de l'appeler var. *peregrina*, sinon *Colp. peregrina* ; espèce ou variété, la chose a peu d'importance ; toutefois, la plante immigrée s'étant rendue célèbre par ses déprédations dans la rivière de Vannes sous le nom de *Colp. sinuosa*, et d'autre part les auteurs américains, qui ont plusieurs formes sous les yeux, croyant à l'unité de l'espèce, il me paraît plus simple de la nommer var. *peregrina*.

II. — Remarques biologiques sur le *Colpomenia* immigré, ou var. *peregrina* Sauv.

La fréquence dans un même lieu du *Colpomenia* immigré varie avec la saison. Sur la côte basque, elle varie aussi avec les années ; depuis que je l'y ai signalé [12], je l'ai maintes fois observé à Guéthary ; il y prend surtout la forme de ballon et n'y dépasse guère la grosseur d'un œuf de poule. Il est plus commun et de plus grande taille en février, mars et avril ; plus tard, ses individus, devenus rares, ne dépassent guère la grosseur d'une noisette. Il vit dans des stations peu exposées, vers le niveau du *Culleria adspersa*, fixé sur les pierres et surtout sur diverses Algues, en particulier sur l'*Halopithys pinastroides*, le *Cystoseira myriophylloides* et l'*Halopteris scoparia* qui sont d'ailleurs les espèces dominantes en cette saison. En 1912, dès le mois de février, j'ai récolté des individus très fertiles, et d'autres déjà vieux et déchiquetés. Or, je l'ai vainement cherché les 3 et 5 mars 1919 dans les endroits où il abondait en mars 1918 ; je désirais alors en essayer des cultures et je n'ai pu en récolter un seul exemplaire ; le 3 avril suivant, il manquait encore dans ces mêmes endroits et j'en ai vu seulement quelques spécimens, à très basse mer, sur un rocher couvert de sable, ce qui n'est pas son habitat ordinaire. Je n'ai pas conservé de notes sur son existence en 1920 ; en mars 1921, il abondait encore dans ses stations habituelles. Mes notes mentionnent qu'il était commun le 5 avril 1923, cela signifie assurément qu'il devait l'être aussi en mars. Le 2 mars 1927, explorant les flaques dans l'intention d'en rapporter quelques exemplaires,

je n'en ai vu aucun ; le surlendemain, 4 mars, la marée étant plus forte (coefficient 107) et le ciel plus clair, après avoir parcouru les mêmes stations sans plus de succès, j'en ai rencontré, sur un espace restreint, quatre individus larges de 2 à 3 cm. ; l'un d'eux commençait à fructifier, les trois autres étaient stériles ; cet endroit semblait d'ailleurs particulièrement favorisé, car le *Scytosiphon*, le *Cutleria*, l'*Asperococcus compressus*, le *Taonia* y étaient plus grands qu'ailleurs. Je n'en ai vu aucun exemplaire les 14 et 15 avril suivant ; le 18 avril, par une marée de coefficient 87, j'en ai enfin rencontré, dans le même endroit qu'en mars, 4 exemplaires dont 2 étaient fertiles. Malgré une recherche attentive les 29 et 31 mai, puis le 31 juillet (coefficients 91, 100 et 82), je n'en ai vu aucun exemplaire (1).

La fréquence du *Colpomenia* présente, en outre, des variations saisonnières vraisemblablement dues à la fois aux conditions extérieures et à des conditions intrinsèques. Un individu ne vivant qu'un petit nombre de mois, sa fructification étant abondante, la germination des zoospores étant immédiate, et le développement étant rapide, on devrait, semble-t-il, rencontrer toute l'année cette plante assez indifférente au choix de son support, pourvu que celui-ci habitât une station peu exposée.

Cependant, COTTON, qui a suivi méthodiquement le *Colpomenia* aux environs de Weymouth (Angleterre) [11, p. 154] le voit disparaître à la fin du printemps ou au commencement de l'été ; quelques individus isolés se rencontrent néanmoins jusqu'en automne. Au début de septembre, il y réapparaît sous forme de nombreux petits thalles sphériques larges de 1 à 2 mm. ; à la fin de septembre, les individus larges de 1 cm. sont les plus fréquents, et ils atteignent 4 à 5 cm. à la fin de novembre. Puis, le nombre des individus diminue pour augmenter de

(1) Le *Colpomenia* est assurément d'introduction récente dans le golfe de Gascogne. J'ai cru naguère [12] pouvoir fixer son apparition à la fin de l'année 1910, et ceci est vraisemblablement exact ; toutefois, il pourrait se faire que le *Colpomenia* existât par exemple en 1909 et qu'il ne se soit pas montré en 1910, phénomène que nous voyons se produire en 1919 et 1927.

nouveau en mars et avril. En mai, la plante pâlie, entamée par les animaux ou infestée d'épiphytes, va disparaître. Toutefois, les deux maximums de fréquence observés en novembre, puis en avril-mai, ne seraient qu'une apparence et ne correspondraient pas à une plus grande multiplication de la plante : par suite de la plus grande agitation de la mer vers le début de la saison froide qu'à tout autre moment de l'année, les vagues déchirent ou arrachent la plupart des gros individus ; dès lors, beaucoup d'Algues, qui donnent asile au *Colpomenia*, ayant terminé leur période de végétation, périssent ou sont arrachées et entraînées. Cette explication de CORRON paraît vraisemblable. Si, en effet, la mer était constamment calme, la plante périrait seulement de vétusté, et on devrait la rencontrer en égale abondance depuis le début de l'automne jusqu'à la fin de mai. Toutefois, ceci n'explique pas pourquoi le *Colpomenia* devient rare depuis la fin du printemps jusqu'à la fin de l'été.

Si j'en juge par un séjour fait à Roscoff pendant les mois d'août et septembre 1918, la disparition puis la réapparition de la plante s'y effectueraient comme à Weymouth. Pour suivre la végétation des Laminaires, je me rendais fréquemment à l'île Verte en traversant la plaine où les *Zostères* abondent, qui sépare le Laboratoire de l'île. Or, dans les premiers jours d'août, le *Colpomenia* s'y présentait en gros individus, d'ailleurs peu communs, vieux et blanchâtres, envahis par les épiphytes, et destinés à une prochaine disparition ; par contre, les pierres, diverses Algues, les vieux *Colpomenia*, portaient d'innombrables jeunes individus sous forme de minuscules globules d'un brun foncé ; les spécimens de taille intermédiaire étaient exceptionnels. Un arrêt très net de la végétation et un renouveau de la reproduction s'étaient donc produits vers la fin de juillet. Aux mêmes dates, l'île Verte me montrait, tout à fait à basse mer, des individus adultes, fertiles et propres, par conséquent d'âge intermédiaire entre ceux qui habitaient la plaine à *Zostères*, de niveau plus élevé.

Au début de la seconde quinzaine de septembre, les individus bien apparents abondaient dans la zostéraie ; les plus gros mesuraient 6 cm. ; ils étaient stériles ou commençaient leur

fructification. Vers la fin de mon séjour, le 3 octobre, le *Colpomenia* semblait plus abondant encore, apparence sans doute attribuable à l'augmentation de sa taille, car beaucoup d'exemplaires atteignaient 10 cm.; ceux que j'ai examinés alors étaient fertiles seulement sur leur face tournée vers le support ; rien ne laissait préjuger que la plante ne dût rester abondante pendant le reste de l'automne. J'ai omis de noter si l'on trouvait encore de tout jeunes individus comparables à ceux du début d'août. J'ignore le comportement de la plante en automne et en hiver.

Quoi qu'il en soit, si sa réapparition au début d'août résulte, comme c'est vraisemblable, de germinations produites vers le milieu ou à la fin de juillet, on se demandera pourquoi les individus adultes du printemps n'ont pas produit de nouveaux *Colpomenia* ; ou bien pourquoi ces derniers n'ont pas abouti à la formation de thalles acquérant les dimensions ordinaires. Peut-être se produit-il un phénomène comparable à celui que j'ai signalé à propos du *Saccorhiza bulbosa* de Guéthary [18, p. 29]: il y apparaît chaque année sur les rochers littoraux vers le début de mars et ses plantules proviennent des zoospores des vieux bulbes encore fixés aux rochers pendant l'hiver ; cependant, durant les six mois précédents le *Saccorhiza* a émis une prodigieuse quantité de zoospores, toutes capables de produire des plantules au laboratoire ; néanmoins, et pour une raison inconnue, ces zoospores semblent sans utilité dans la nature.

D'après les renseignements que m'ont fournis M. CORBIÈRE et M^{lle} DOUBLET, la fréquence du *Colpomenia* à Cherbourg est aussi fort inégale suivant la saison. Après avoir atteint en mai son maximum de taille et de fréquence, il décline jusqu'en novembre. Pendant tout l'été et l'automne, on en trouve encore qui ne peuvent passer inaperçus à cause de leur volume ; toutefois, leur nombre diminue durant cette période. Non pas que de nouveaux individus ne puissent se développer ; l'herbier de M^{lle} DOUBLET renferme, en effet, diverses Algues récoltées (pour un autre motif) de mai à septembre, qui portent de nombreux *Colpomenia* très jeunes ; j'y ai même vu un *Chondria dasy-*

phylla cueilli en juillet 1916 qui en est littéralement garni (1). Les supports éphémères ou annuels, qui disparaissent en été, dispersent et laissent périr leurs épiphytes. En outre, à Cherbourg comme à Weymouth, les tempêtes de novembre, souvent violentes, enlèvent ou déchirent beaucoup de *Colpomenia*, et arrachent de nombreux supports plus ou moins vivaces.

D'après ce qui précède, quand on dit que le *Colpomenia* est plus abondant à Cherbourg en avril et mai, cela signifie probablement surtout qu'il est alors plus apparent parce qu'il est plus volumineux (jusqu'à 30-35 cm. de diamètre d'après CORBIÈRE). N'empêche que les jeunes individus de la fin du printemps ou de l'été restent petits ou relativement petits. Et, selon toute vraisemblance, cela tient au moins en partie à la température estivale, moins favorable que celle de l'hiver et du printemps. Cette moindre aptitude du *Colpomenia* immigré à se développer pendant l'été que pendant l'hiver, jointe à sa moindre fréquence sur la côte basque que sur les rives anglaise, normande et bretonne, surprenaient aussi longtemps qu'on l'a cru originaire des mers plus chaudes. Mais tout s'explique si, comme je le suggérais plus haut, le *Colpomenia* immigré nous est venu d'un pays froid comme l'Alaska ou seulement le Puget Sound. Si le *Colpomenia* nous est venu de la côte orientale du Pacifique nord, avec ou sans escale aux Bermudes, ce serait un jeu puéril que de se demander quel chemin il a suivi pour arriver sur nos côtes atlantiques.

(1) Il y aurait lieu de rechercher si, malgré leur taille très réduite, certains de ces exemplaires d'été ne propageraient pas la plante; il serait possible que les divers individus de *Colpomenia* n'eussent pas la même durée suivant la saison où ils apparaissent. Tandis que la fructification commence généralement quand le *Colpomenia* atteint une taille voisine de ses dimensions adultes, un individu large de 1 mm. 5 récolté à Roscoff en septembre 1918, en apparence très jeune, présentait un sore sur sa face supérieure; les paraphyses y étaient nettement indiquées; quelques futurs sporanges possédaient déjà une cloison transversale, tandis que les autres étaient encore indivis. Les autres jeunes individus de la même récolte que j'ai examinés étaient stériles.

III. — Remarques sur les cryptes pilifères

L'anatomie du *Colpomenia* a été peu étudiée sur des individus européens. Parlant de sa fructification, Ed. BORNET [78, p. 12] dit qu'elle « est toujours disposée en sores punctiformes du milieu desquels sort un faisceau de poils hyalins insérés au-dessous de la couche corticale (1), comme dans les *Punctaria* ». COTTON s'est surtout préoccupé [08, p. 74] de montrer que l'anatomie permet, au premier coup d'œil, de distinguer le *Leathesia* du *Colpomenia* des côtes anglaises. KILLIAN et WERNER [26] n'ont étudié que les premiers états du développement. Le Mémoire de MITCHELL [93] qui se rapporte à des individus exotiques, et dont les travaux de MURRAY [93] et E. S. BARTON (M^{me} GEPP) [98,1; 98,2] sur d'autres Phéosporées (*Adenocystis*, *Soranthera*, *Chnoospora*) augmentent l'intérêt, est la base de nos connaissances sur le sujet (2). Je le résume rapidement : Ses observations ont été faites sur des conserves alcooliques rapportées d'Anguilla (Petites Antilles) et du golfe de Manaar. L'« épiderme » d'un thalle très jeune (mais déjà creux) est uniforme ; plus tard, des cellules isolées ou groupées perdent leur forme polygonale, s'arrondissent, s'allongent vers l'extérieur et chacune de celles-ci est l'origine d'un poil ; les cellules épidermiques environnantes continuant à se multiplier, la base

(1) Ce que BORNET nommait couche corticale est désigné ici sous le nom d'épiderme (Voir p. 329).

(2) OLTMANN range le *Soranthera* à côté de l'*Hydroclathrus* et du *Colpomenia* dans une famille des Hydroclathracées (Encoeliacées) [22, p. 49 et 66], tandis que le *Scytosiphon* serait le type des Scytosiphonacées. Je préfère le classement de SETCHELL et GARDNER, qui rapproche le *Scytosiphon*, le *Colpomenia* et l'*Hydroclathrus* dans une famille des Scytosiphonacées, et qui place le *Soranthera* parmi les Asperococcacées. Je ne connais le *Soranthera* que par les écrits des auteurs ; néanmoins, sa ressemblance avec le *Colpomenia* se borne, me semble-t-il, à une apparence extérieure et à un parallélisme dans le développement : un thalle globuleux d'abord massif qui devient creux. Le *Soranthera* présente uniquement des sporanges uniloculaires, le *Colpomenia* présente uniquement des sporanges pluriloculaires, et cette différence paraît importante. Tout récemment, les zoospores du *Soranthera* ont fourni à Laura ANGST [26] des germinations ectocarpoïdes pourvues de sporanges pluriloculaires. D'après cet auteur, chacun de ceux-ci émettrait *simultanément* des éléments sexués de trois tailles différentes ; ce phénomène extraordinaire demanderait confirmation.

de la touffe de poils se trouve bientôt au-dessous de leur niveau. La crypte pilifère est ainsi formée. Les cellules épidermiques qui l'avoisinent se différencient alors en sporanges, de sorte que la crypte se trouve vers le centre d'un sore. Le soulèvement général de la cuticule du sore favorise la déhiscence. Après la déhiscence, la cellule basilaire de certains sporanges engendre une paraphyse. Si les poils semblent, en effet, sur les figures 3 et 6 publiées par MITCHELL, se former aux dépens de cellules de l'assise superficielle [*loc. cit.*, pl. 14], leur origine paraît plus profonde sur la figure 2 [*loc. cit.*, pl. 14].

Le dessin d'OKAMURA [07, pl. 20, fig. 12] ne comprend ni poils ni soulèvement cuticulaire ; son objet est de montrer la présence de paraphyses intercalées parmi les sporanges pleins ; l'apparition de ces deux sortes d'organes serait donc simultanée et non pas successive, comme le disait MITCHELL. Le dessin de BORGESSEN [14, fig. 138] pris sur un individu des Antilles danoises, indique la même disposition que sur la plante du Japon ; il montre, en outre, au centre du sore, une touffe de poils qui semble dériver, au même titre que les sporanges, de l'assise cellulaire superficielle ; la cuticule soulevée borde le sore, comme sur le dessin de MITCHELL. J'ai déjà interprété (voir p. 311) les dessins publiés par SAUNDERS, puis par SETCHELL et GARDNER.

BOWER puis NIENBURG ayant démontré que les cryptes et les conceptacles des Fucacées ont pour origine une cellule de l'assise superficielle du thalle, on a pensé à comparer les cryptes des Fucacées et celles du *Colpomenia* [OLTMANN, 22, p. 216]. Les poils de celui-ci, se trouvant au centre du sore, rappelleraient la disposition des conceptacles. Ce rapprochement est nécessairement vague, car il ne s'agit point ici d'établir une filiation entre un *Colpomenia* et une Fucacée, il pourrait toutefois aider à concevoir l'évolution, dans le temps, des conceptacles. Cependant, d'après mes observations sur le *Colpomenia* récolté à Guéthary et à Roscoff, la description de MITCHELL s'applique imparfaitement à la variété *peregrina*.

Les sores apparaissent sur les faces inférieure et latérale du thalle, et la plante se détruit parfois avant qu'ils envahissent la face supérieure. Ils forment de petites taches foncées d'étendue

variable, de contour irrégulier, plus ou moins rapprochées les unes des autres, finalement plus ou moins confluentes et qui envahissent parfois toute la surface. Si certains sores débutent autour d'une touffe de poils, la plupart en sont indépendants ; d'ailleurs, chaque sore s'élargissant graduellement et le thalle présentant de nombreuses touffes de poils, rapprochées et de tous les âges, il est souvent malaisé de décider si le sore s'est formé autour d'une touffe de poils, ou si celle-ci a été englobée dans un sore qui s'étend. La figure 2, *E*, montre une portion d'un jeune sore vu de dessus ; chaque cellule superficielle du sore s'allonge vers le dehors, soit en sporange, soit en paraphyse, et l'apparition de ces deux sortes d'organes est simultanée. Les paraphyses, irrégulièrement distribuées et de fréquence variable, persistent après la déhiscence des sporanges, et je n'ai pas remarqué qu'elles fussent alors plus nombreuses ; j'incline même à croire qu'il ne s'en forme pas de nouvelles. Remplies d'une matière brune et opaque sur les exemplaires d'herbier, elles sont réfringentes, presque incolores malgré leur chromatophore sur la plante vivante ; ce sont des réservoirs de fuco-sane ; la vanilline chlorhydrique rougit fortement leur contenu, rougit aussi les poils surtout dans leur zone de cloisonnement. Les sporanges pluriloculaires sont souvent cloisonnés une ou deux fois suivant leur longueur (fig. 2, *E*) (1), la cloison longitudinale n'affectant d'ailleurs pas nécessairement toute leur hauteur.

Je n'ai pas vérifié comment naissent les touffes de poils sur les individus de Ténériffe ni de Villefranche, mais leur origine, sur la plante immigrée de Guéthary et de Roscoff, diffère entièrement de celle que MITCHELL leur assigne ; elle n'est nullement comparable à celle des cryptes des Fucacées. On s'en rend compte en examinant un thalle de dessus. On y voit des touffes de poils de tout âge, car l'accroissement du thalle s'exerçant sur toute sa surface, de nouvelles touffes s'y forment constam-

(1) Cette disposition rappelle celle que BORGESEN a figurée chez le *Rosenvingea* [14, fig. 141, *g*], où les divisions sont cependant plus nombreuses.

ment, près ou loin des anciennes, aussi longtemps que la plante n'a pas atteint sa taille définitive. Que l'on s'adresse à de jeunes individus larges de quelques millimètres, ou à des thalles gros comme un œuf, stériles ou fertiles, le processus d'apparition est le même.

L'épiderme (1) montre des cellules polygonales (renfermant un seul chromatophore en plaque, toujours accompagné d'un pyrénocyste) dont la division plus ou moins régulière en deux, puis en quatre, augmente constamment la surface de la plante. J'en ai représenté plusieurs exemples sur la figure 1. Les traits forts y indiquent le contour des cellules mères et les traits faibles celui des cellules filles, la plupart des cellules filles devant ultérieurement devenir cellules mères ; le dessin eut été plus exact encore si des traits d'épaisseur intermédiaire marquaient les cloisons d'âge moyen ; néanmoins, cette représentation me paraît suffisamment lisible. Les parois indiquées comme plus épaisses le sont réellement et elles le paraissent davantage parce que, vues de dessus, elles correspondent à celles des cellules corticales. Ces différences s'atténuent progressivement pour disparaître quand l'individu atteint l'âge adulte.

Cet épiderme ne présente d'autres solutions de continuité que des morsures, des blessures, et les ouvertures des cryptes pilières. Cependant, on voit çà et là d'étroits méats intercellulaires produits par l'écartement de deux ou plusieurs cellules épidermiques (fig. 1, A, C) comme si la lamelle moyenne qui les retiendrait s'étant amollie, avait cédé en ce point sous leur effort d'accroissement. La paroi des festons qui bordent le méat pos-

(1) J'imite les auteurs en appelant *épiderme* l'assise superficielle du *Colpomenia*, expression qui n'implique d'autre rapport avec l'épiderme des plantes supérieures que sa situation externe. Le développement histologique du thalle a été incomplètement étudié ; une fois le thalle creux, on saisit mal les rapports entre l'assise superficielle à petites cellules et les couches profondes de grandes cellules. Mais puisque les cellules superficielles augmentent constamment de nombre, en surface, elles doivent aussi, semble-t-il, se multiplier en profondeur pour régénérer les grandes cellules internes tirillées en tous sens et finalement déchirées. S'il en est ainsi, on pourrait appliquer à cet épiderme du *Colpomenia* le nom de *méristoderme*, que j'ai proposé pour désigner la couche superficielle des Laminaires [18,2, p. 99].

sède une épaisseur uniforme (fig. 1, *A*, *F*) ou inégale (fig. 1, *C*, *D*) ou montre des bavures (fig. 1, *E*) suivant la manière dont le décollement s'est effectué. D'abord fort irréguliers, ces étroits méats s'arrondissent bientôt plus ou moins par suite de l'accroissement et du cloisonnement des cellules qui les bordent. Leur présence se constate à la mise au point supérieure ; ils sont donc au niveau des cellules épidermiques. Néanmoins, même lorsque ces méats ne sont encore qu'une fente étroite, on s'aperçoit, en baissant la mise au point, qu'ils sont l'orifice d'une chambre bien plus large qu'eux, du fond de laquelle s'élèvent de jeunes poils à contenu protoplasmique dense ; on le voit sur la figure 1, *B*, qui représente la mise au point inférieure du méat figuré en *A*. Sous le méat de 1, *C*, on voyait aussi quatre poils. Les figures 1, *E* et *F* représentent un méat déjà un peu élargi où 2 et 4 poils arrivaient à son niveau, tandis que la mise au point inférieure en montrait respectivement 3 et 5. Le méat continue à s'élargir par le cloisonnement radial des cellules qui le bordent ; en même temps, les poils sortent par son orifice (fig. 2, *A*) et dès lors s'allongent rapidement ; on voit sur la figure 2, *B* le début de cloisonnements perpendiculaires aux cloisonnements radiaux, et plus tard quelques assises plus ou moins régulièrement concentriques entourent fréquemment l'orifice de la crypte.

Ainsi, les poils de la var. *peregrina* de Guéthary et de Roscoff n'ont jamais une origine épidermique ; ils ont toujours une origine profonde. Ils s'insèrent sur une ou plusieurs cellules corticales ; on le constate aussi sur les coupes du thalle passant par des cryptes jeunes (fig. 2, *D*) ou plus âgées, car les cryptes s'élargissent en même temps que le thalle grandit. Les poils y possèdent une longue zone d'accroissement et je n'y ai pas vu de gaine. Obtenir de bonnes coupes montrant les premiers stades est plus chanceux, car les cryptes mesurent alors quelques μ seulement de diamètre. La figure 2, *C* montre l'une des cryptes les plus jeunes de mes coupes ; les poils y sont encore à l'état d'une étroite cellule gorgée de protoplasme. Le point intéressant à signaler est que le creusement de la cavité de la crypte a commencé avant que l'ébauche des poils ait apparu ; il

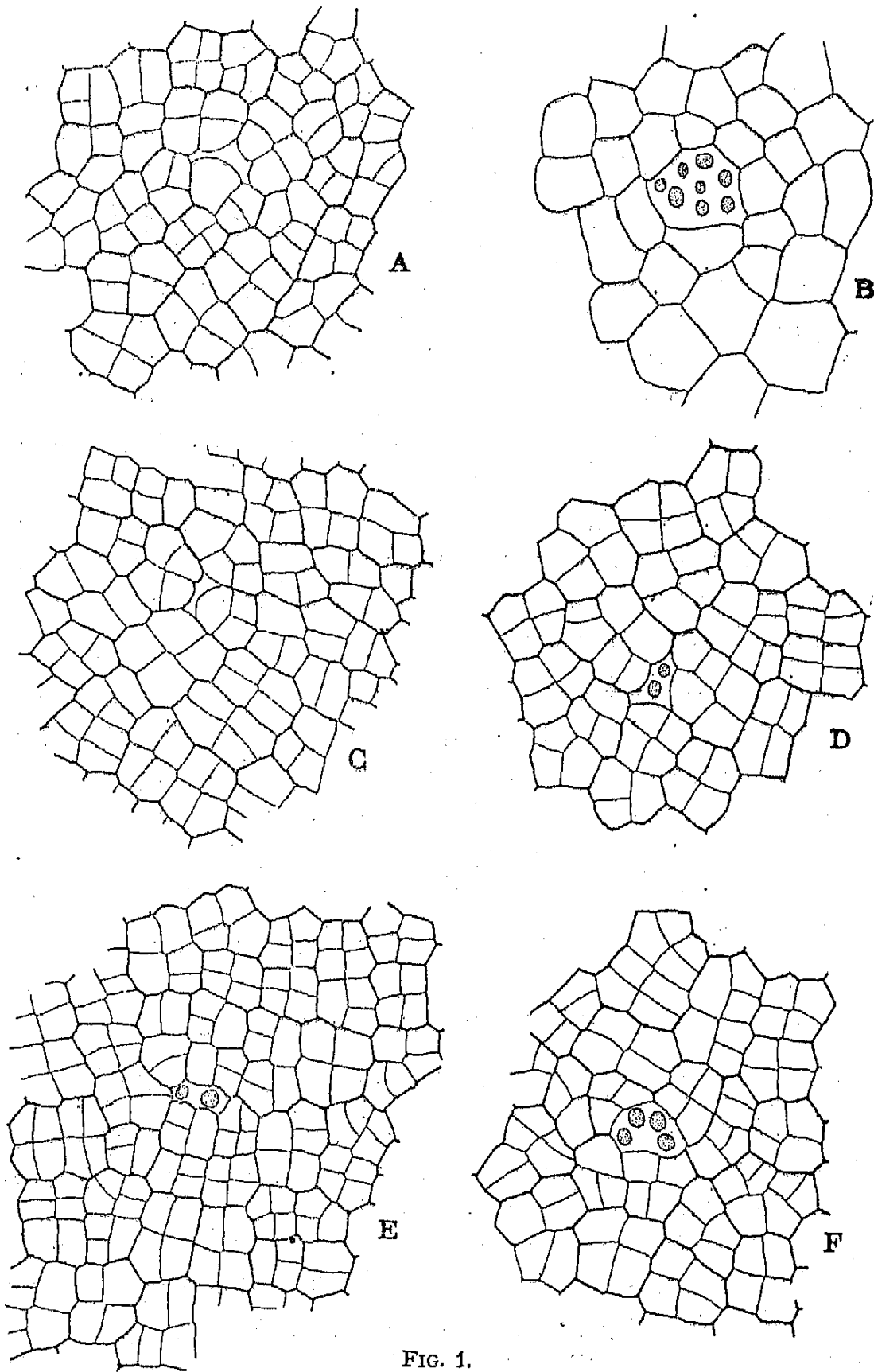


FIG. 1.

A, Assise superficielle, vue de dessus, montrant un méat qui sera l'orifice d'une crypte. — B, Le même fragment vu à la mise au point profonde. Pris sur un jeune individu, large de 6 m/m. récolté à Roscoff le 20 septembre 1918. — C, D, E, F, Assise superficielle vue de dessus, d'après des fragments pris à la face supérieure d'un individu fertile récolté à Roscoff le 3 octobre 1918. (A à F, Gross, 500).

n'est pas dû à la disparition des cellules, mais à leur décollement; le méat superficiel des figures 1, A, C, n'est que la continuation vers l'extérieur de ce travail interne de dissociation. Un détail de la figure 2, C, est peut-être une anomalie : une cellule disposée obliquement, et divisée en deux, occupe le bord du côté droit de l'orifice de la crypte, tandis que généralement le goulot est plus régulièrement conique ; ceci dépend sans doute de la manière dont le décollement a débuté. Mes observations sur l'origine des poils de la plante diffèrent donc notablement de la description de MITCHELL et de la figure publiée par BORGESSEN, l'une et l'autre établies sur des individus exotiques. Je rappelle que SAUNDERS estime que la plante californienne à thalle mince correspond au *C. sinuosa* type ; or les poils qu'il représente dans ce « type » ont évidemment une origine épidermique, tandis que les poils des autres variétés californiennes semblent avoir une origine profonde.

²³ KILLIAN et WERNER ont figuré [*loc. cit.*, fig. 13] des poils sur de très jeunes *Colpomenia* de Roscoff ; ils les attribuent à des cellules épidermiques. Cela signifierait que leur origine ne serait pas la même sur les thalles encore massifs que sur les thalles creux. Je n'ai point vu, sur mes exemplaires, de cryptes évasées comme celle qu'ils ont représentée sur leur figure 15 [*loc. cit.*] et dont les poils ont un aspect inaccoutumé.

IV. — Culture des zoospores

Les affinités obscures du *Colpomenia* donnent un intérêt particulier à la culture de ses zoospores. Je m'en suis occupé pour la première fois à Ténériffe à la fin de décembre 1904 ; j'obtins alors des filaments rampants monosiphoniés sur chacun desquels, après un mois, le cloisonnement localisé de certaines cellules fournissait de petites protubérances gloméruleuses. Les cultures ne furent pas conservées plus longtemps et cette observation resta inédite. Peu après, le *Colpomenia*, que l'on croyait alors cantonné dans les mers plus chaudes (1), apparut et se

(1) Le second Mémoire de SAUNDERS est daté de 1901 ; SETCHELL et GARDNER ont répandu sa connaissance par leur Mémoire de 1923.

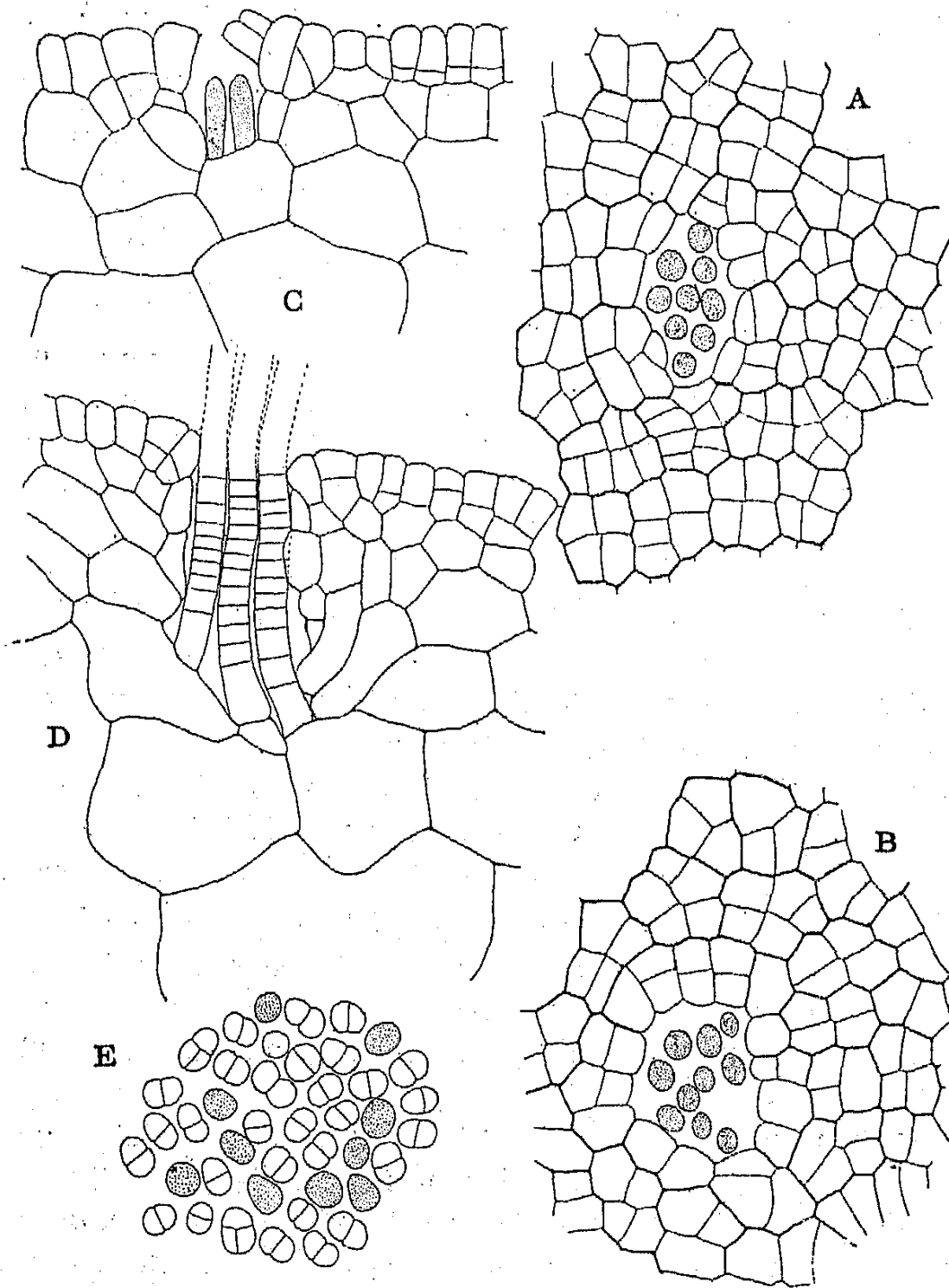


FIG. 2.

A, B, Assise superficielle, vue de dessus, montrant les jeunes poils dans le fond de la crypte. — *C*, Coupe d'un jeune individu large de 1 m/m. montrant deux futurs poils dans le fond de la crypte. — *D*, Coupe d'un jeune individu large de 8 m/m. (*A* à *D*, R^{ts}-coff, 20 septembre 1918). — *E*, Portion d'un jeune sorus vu de dessus ; les paraphyses sont indiquées par un pointillé (Guéthary, 5 avril 1923. — *A* à *E*, Gross. 500).

répandit sur nos côtes atlantiques ; on put donc s'en procurer plus facilement. La question du *Cæpidium*, soulevée par SKOTTSBERG, rendait alors plus désirable la connaissance des premiers stades de son développement. SKOTTSBERG, en effet, étudiant dans de meilleures conditions que ses devanciers le *Cæpidium* connu seulement dans les mers antarctiques [07, p. 40], voyait son thalle rampant massif porter des protubérances globuleuses et creuses d'une troublante ressemblance avec un petit *Colpomenia* ; le *Cæpidium* et le *Colpomenia* antarctique représentaient-ils donc deux stades successifs d'une même plante. Peu d'années après, COTTON [15, p. 168 et 173] inclinait à supposer une méprise de la part de SKOTTSBERG ; s'appuyant sur des matériaux récoltés aux îles Malouines et d'autre part sur des observations inédites faites par YENDO dans l'herbier de C. AGARDH, il pensait que les formes creuses semblables à un *Colpomenia* pourraient être un vrai *Colpomenia* épiphyte sur le *Cæpidium* ; autrement dit, deux plantes superposées auraient été prises pour une seule et même espèce. Cependant, SKOTTSBERG a démontré, dans une nouvelle étude plus détaillée et sur de nouveaux matériaux [21], la réelle complexité du thalle du *Cæpidium*. A ce point de vue, la connaissance du développement du *Colpomenia* perdait donc une partie de son intérêt.

Avant de connaître cette seconde étude de SKOTTSBERG, j'avais cependant entrepris de nouvelles cultures à Guéthary, en 1921 et 1923 ; les filaments rampants obtenus moururent avant d'avoir produit les ébauches gloméruleuses vues à Ténériffe. J'en commençai de nouvelles le 29 mars 1926. Je possédais alors en train des cultures de *Giraudya* qui fournissaient des pléthysmothalles (1) très fertiles sur lesquels les plantules de *Giraudya* apparaissaient tardivement. Or, les sporanges pluriloculaires étant les seuls organes reproducteurs connus chez le *Giraudya* et chez le *Colpomenia*, il s'agissait de savoir si celui-ci se comporterait comme le premier. Plus heureuses que les précédentes, mes nouvelles cultures m'ont fourni les glomérules déjà obtenus à Ténériffe, et j'ai réussi à les pousser plus loin ; elles

(1) Le sens de ce néologisme est expliqué dans une Note préliminaire [27,2].

n'ont point donné de pléthysmothalle. J'en ai consigné le résultat dans une Note préliminaire [26]. Vers la même date, KILLIAN et WERNER [26] constataient, à la base de très jeunes *Colpomenia* trouvés dans la nature, la présence d'un filament rampant monosiphonié qui, disent-ils, indiquerait une parenté possible avec les *Ectocarpus*, et dont le cloisonnement des branches dressées engendrerait la plantule du *Colpomenia*. A mon sens, ce filament rampant marque une autre parenté ; on va voir qu'il se comporte comme un protonéma et qu'en outre les plantules ne prennent point leur origine dans des branches dressées.

I. — CULTURE DE LA VARIÉTÉ *PEREGRINA*

J'ai utilisé, pour les cultures de 1926, un individu régulièrement globuleux, large de 3 à 4 cm., fructifié seulement sur sa face inférieure, récolté à Guéthary dans la matinée du 29 mars. Des parcelles de soros, placées en cellules de culture dans l'après-midi du même jour, fournirent d'abondantes déhiscences dès la matinée du lendemain. Les zoospores très agiles, longues de 9-10 μ sur 3-4 μ , se fixent surtout du côté le plus rapproché de la fenêtre ; les embryospores arrondies, larges d'environ 6 μ , montrent un seul chromatophore muni d'un point rouge (plus brun que rouge) relativement large (fig. 3, B). Les zoospores ont une tendance marquée à s'agglomérer sur le bord de la goutte d'eau, en amas localisés inégaux (fig. 3, A), irrégulièrement espacés ; si toutefois les zoospores sont en très grand nombre, elles forment une bordure continue. Le bord interne de ces amas comprend une seule couche d'embryospores accolées en mosaïque, tandis que le bord externe perd sa transparence à cause de leur entassement. J'ai enlevé les plus gros avant de placer les lames dans des vases de culture.

J'ai suivi les zoospores en mouvement sans jamais assister à une copulation ; je n'ai vu aucune embryospore munie de deux points rouges, et aucune ne montrait deux noyaux après coloration à l'hémalun. D'ailleurs, j'avais déjà suivi des déhiscences en d'autres saisons, à Guéthary et à Roscoff ; j'en ai suivi

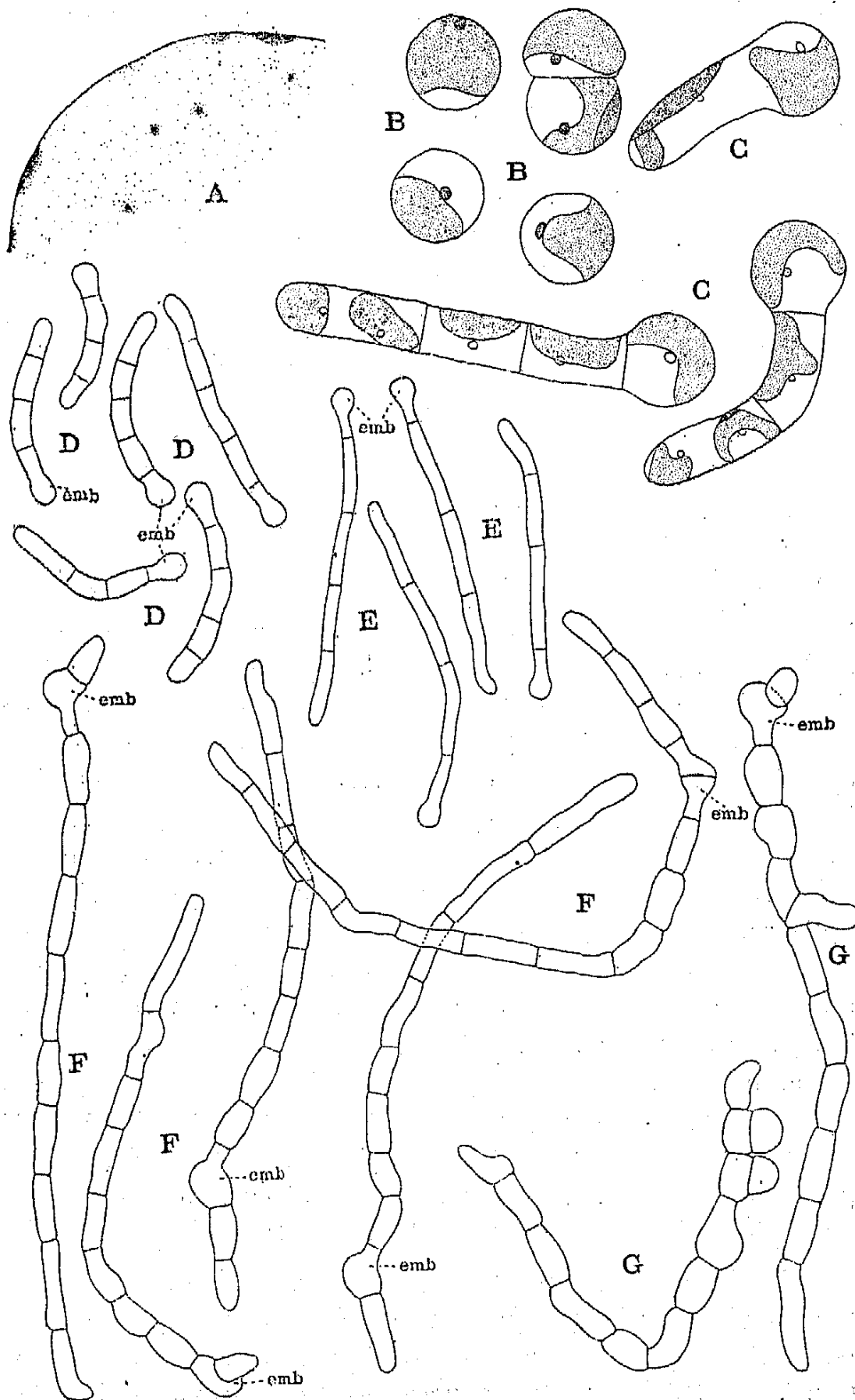


FIG. 3

depuis sur des individus provenant de Cherbourg et de Villefranche, sans jamais observer d'embryospores à deux points rouges, et la germination des embryospores est générale. Les éléments motiles issus de ces sporanges pluriloculaires se comportent donc comme des zoospores. A vrai dire, dans aucune de mes expériences, je n'ai placé dans une même cellule de culture de fragments de sores appartenant à deux individus différents.

Dès le surlendemain, le tube de germination des embryospores égalait deux à trois fois leur diamètre ; le sixième jour (30 mars au 4 avril) les filaments ainsi produits comprenaient plusieurs cellules (fig. 3, *D*, *E*). Chaque cellule renferme un chromatophore auquel est accolé un pyrénocyste sphérique (ce terme étant pris dans le sens adopté par KUCKUCK et KYLIN), réfringent, dont l'acide picrique augmente encore la netteté (1); la cellule distale, où l'allongement se localise, renferme parfois deux chromatophores (fig. 3, *C*). Les filaments rampent sur la lame de verre sans orientation particulière et les filaments fournis par plusieurs embryospores contiguës se dirigent dans tous les sens. Les dessins *D* (fig. 3) représentent l'état des germinations d'après une préparation faite le 4 avril ; elles sont généralement larges et trapues ; toutefois, parmi elles, s'en trouvaient quelques autres plus longues et plus étroites (fig. 3, *E*) bien que l'embryospore fut identique ; lorsque plusieurs embryospores sont contiguës, il n'est pas rare que l'une d'elles s'allonge en filament étroit et les autres en filament plus large. Je n'ai pas saisi la raison de cette différence, et je ne pourrais pas dire si la proportion de l'une et l'autre sorte variait d'une culture à l'autre. D'ailleurs, cette différence devint bientôt

(1) En faisant les croquis de la figure 1, *B*, j'ai omis de noter si, comme c'est vraisemblable, le chromatophore de l'embryospore possède déjà un pyrénocyste.

FIG. 3.

A, Croquis montrant la disposition des embryospores dans une culture cellulaire. — *B*, Croquis d'embryospores montrant le chromatophore et le point rouge. — *C*, Croquis de germinations montrant le chromatophore et le pyrénocyste. — *D*, *E*, Germinations isolées âgées de 6 jours (30 mars au 4 avril). — *F*, Germinations isolées âgées de 13 jours (30 mars au 11 avril). — *G*, Germinations du même âge que *F*, choisies parmi les moins avancées d'un amas. (*Emb.*, Embryospore ; *D* à *G*, Gross. 500).

indistincte, à cause du nombre des germinations portées par les lames de culture et de leur rapide accroissement.

La figure 3, *F* représente l'état des germinations après 13 jours (30 mars au 11 avril); dessinées au même grossissement que *D* et *E*, elles montrent que l'embryospore et les filaments se sont élargis; l'embryospore émet un prolongement dressé, ou plus ou moins incliné, qui s'allongera et se cloisonnera transversalement.

L'orientation des filaments de la région centrale, où ils ne se gênaient pas encore mutuellement, variait autant qu'au début. Aucun d'eux n'avait émis de poil; mais en divers points du pourtour de l'ancienne goutte d'eau, où les embryospores étaient plus rapprochées, sinon entassées, nombre de filaments avaient émis un long poil situé sur l'embryospore et qui, par suite, correspondait à la protubérance signalée tout à l'heure. En outre, la plupart des filaments entassés commençaient à se ramifier; celui que représente la figure 3, *G* était l'un des moins avancés sous ce rapport, les rameaux *y* étant indiqués seulement par deux protubérances séparées depuis peu par une cloison. Les filaments plus enchevêtrés, impossibles à suivre sur toute leur longueur, montraient des ramifications plus nombreuses, souvent contiguës, formées de longues cellules, comme nous en verrons se produire ultérieurement. Les filaments gênés dans leur expansion se ramifient donc plus tôt que les filaments isolés.

Puis, je n'ai pas examiné les cultures avant le 5 mai. Dans l'intervalle, s'étaient produites d'importantes modifications aboutissant à la formation de petits *Colpomenia* dont les plus larges mesuraient déjà près de 300 μ . Pour l'exposé, il est plus commode de séparer, comme tout à l'heure, les germinations isolées et les germinations groupées, bien que leur comportement présente toutes les formes de passage.

Tandis qu'elles s'allongent à leurs deux extrémités et au sommet de leurs rameaux par des cellules cylindriques, les germinations isolées renflent, arrondissent leurs cellules de position moyenne, souvent après que celles-ci se sont dédoublées par une cloison transversale (fig. 4, *A*, *E*). Certaines de ces cellules plus courtes, parfois la plupart d'entre elles, se divisent par

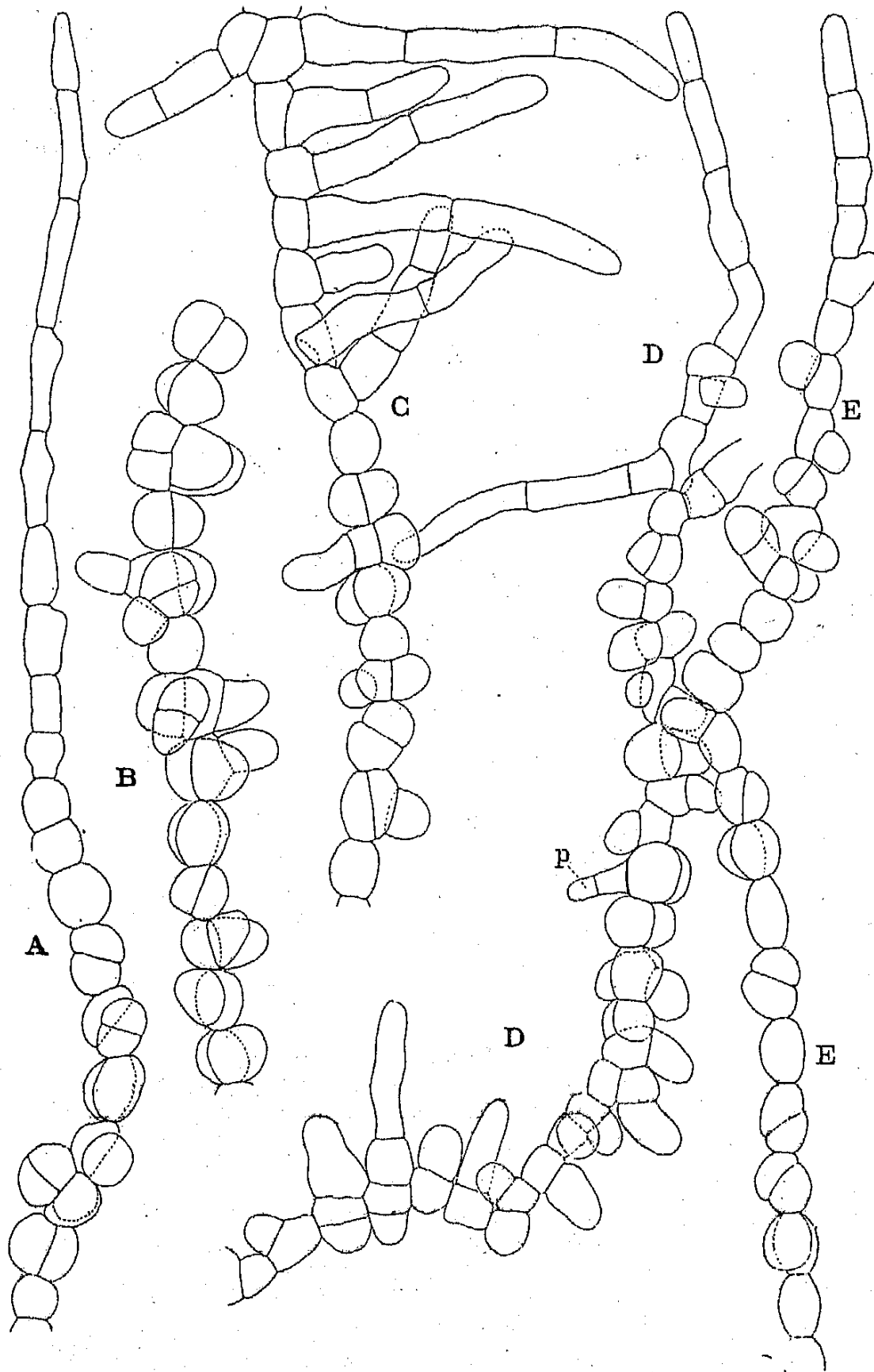


FIG. 4.

Divers protonémas âgés de 5 semaines (30 mars au 5 avril) qui commencent à se diviser pour constituer des glomérules (p, Futur poil ; Gross. 500).

une cloison dont l'orientation varie de l'une à l'autre ; chacune des deux cellules filles, après s'être renflée sur sa face libre, se divise comme la cellule mère, dans un plan qui n'est pas toujours perpendiculaire au premier. Il en résulte, en chaque point

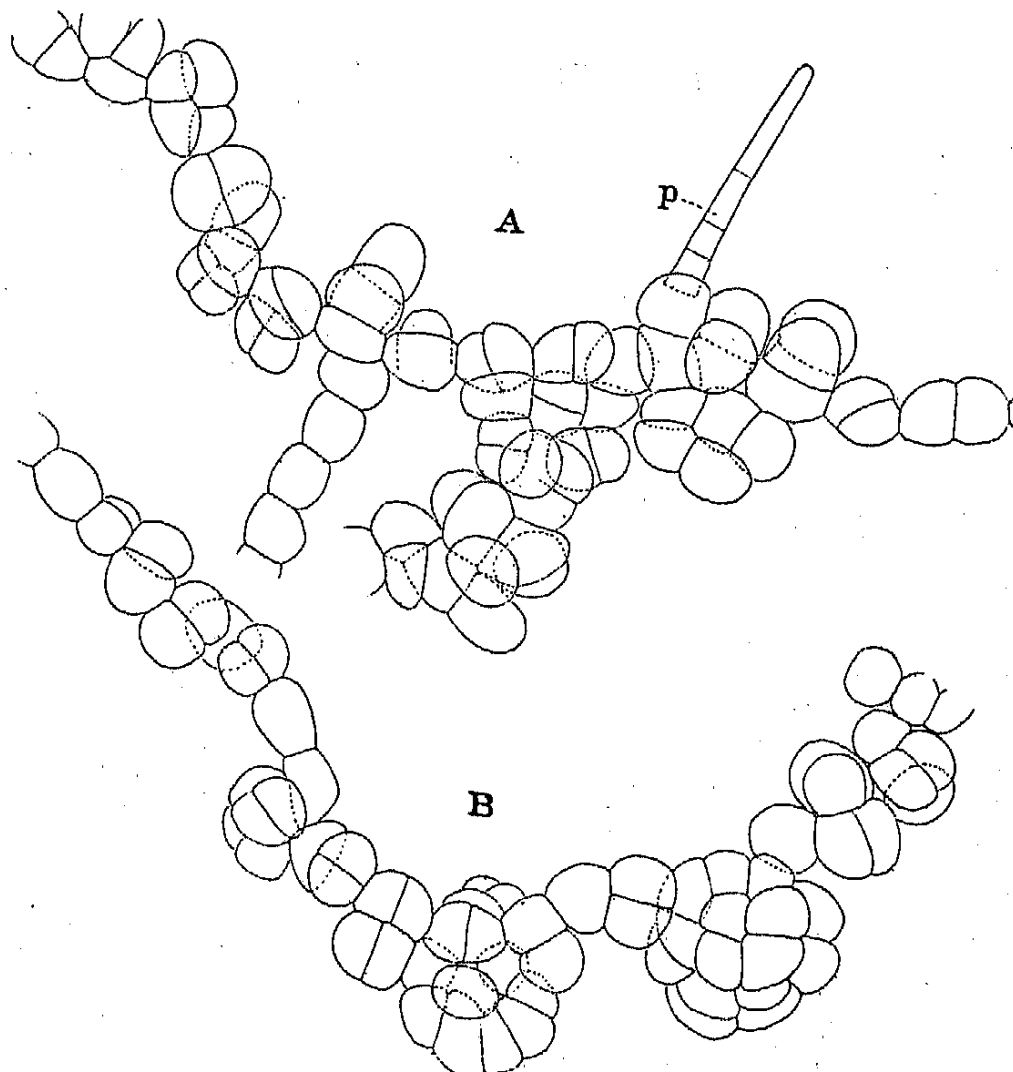


FIG. 5.

Fragments de deux protonémas âgés de 5 semaines (30 mars au 5 mai) dont le cloisonnement générateur des glomérules est plus avancé que sur la fig. 4. *p*, jeune poil ; Gross. 500).

où ce cloisonnement s'est constitué, un petit glomérule mûriforme, qui est un futur *Colpomenia*. Le filament issu de l'embryospore se comporte donc comme un protonéma, puisqu'il engendre directement de nouveaux individus. Si plusieurs cellules contiguës du protonéma se divisent ainsi (fig. 5, A) le jeune *Colpomenia* mûriforme est vite constitué et de forme allongée. Toutefois, un cloisonnement qui a débuté dans plusieurs cellules contiguës ne se continue pas nécessairement dans

chacune et l'on observe alors plusieurs glomérules mûrifomes voisins (fig. 5, B), mais ceux-ci perdront leur indépendance

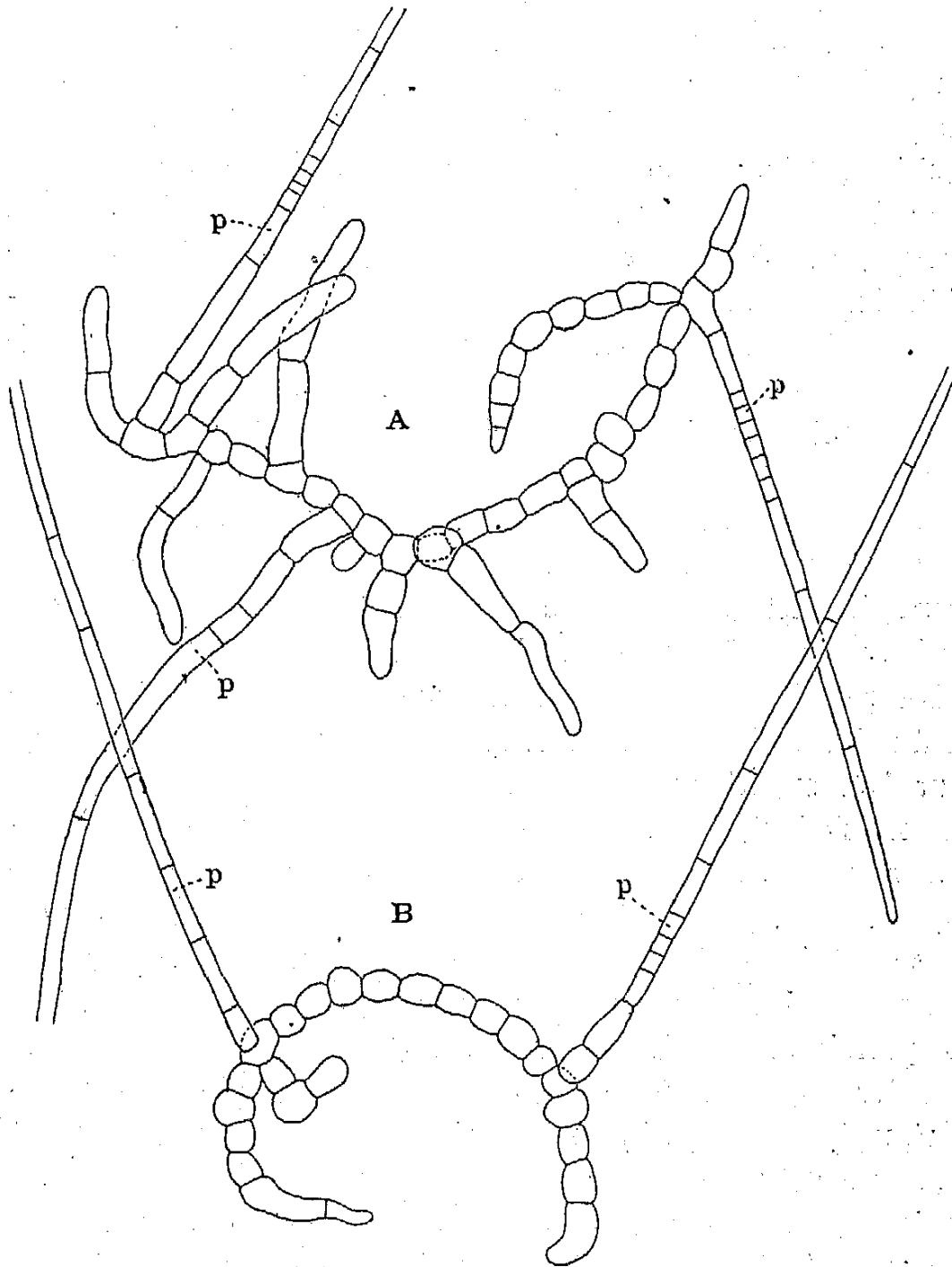


FIG. 6.

Deux protonémas retardataires (30 mars au 6 juin) pourvus de longs poils ; ceux-ci ont perdu leur gaine basilaire, et deux d'entre eux ont perdu leur zone de cloisonnement. (p, poil ; Gross. 320).

réci-proque en grossissant, se souderont, deviendront concre-scents. Si une seule cellule, ou quelques cellules séparées par plusieurs cellules stériles se cloisonnent ainsi, les jeunes *Colpo-menia* mûrifomes ont un contour plus régulièrement arrondi ;

ils sont isolés ou groupés et, dans ce dernier cas, finiront vraisemblablement par se souder entre eux, à moins que les plus gros et les plus vigoureux, en s'étalant, ne détachent les autres du protonéma. Quoi qu'il en soit, un protonéma engendre un ou plusieurs *Colpomenia* et ceux-ci ont une origine simple ou multiple. Selon la longueur du point d'attache du *Colpomenia*, selon le temps pendant lequel le protonéma aura continué à s'allonger après l'avoir formé, on conçoit que les jeunes individus trouvés dans la nature se montreront pourvus ou dépourvus du filament basilaire qui est leur origine. L'aspect mûri-forme du glomérule cesse bientôt ; ses cellules périphériques se cloisonnent plus régulièrement, sa surface devient aussi régulièrement unie que celle d'un individu adulte ; s'il y a eu coalescence de glomérules, on n'en voit plus trace. Même avant cette uniformisation de sa surface, et parfois même de bonne heure, il n'est pas rare qu'une cellule du futur *Colpomenia* se prolonge en poil (fig. 5, A).

Les germinations groupées ou entassées se comportent souvent autrement. Leurs cellules se renflent moins et émettent sur leur face supérieure une protubérance (parfois deux) qui se dresse, s'allonge en une sorte de branche ondulée formée de quelques cellules longues, munies chacune d'un petit chromatophore accompagné de son pyrénocyste, de sorte que ces branches sont bien moins colorées que le protonéma proprement dit. Souvent exclusif du précédent, ce mode de développement en est parfois concomitant (fig. 4, C). D'ailleurs, même dans le premier cas, après que ces branches se sont produites, ou simultanément, une ou quelques-unes de leurs cellules mères peuvent aussi se cloisonner pour constituer un glomérule. Dans les agglomérations un peu denses, il devient difficile de savoir ce qui appartient à chacun des protonémas constituants et, si un ou quelques *Colpomenia* s'y forment, ces branches irradiantes les entourent comme si elles étaient nées à leur base ; bon nombre d'entre elles se terminent par un poil étroit.

En examinant de très jeunes *Colpomenia* épiphytes sur le *Padina*, j'ai vu plusieurs fois les restes du protonéma qui les avait engendrés, mais non ces branches irradiantes ; c'est peut-être parce que les embryospores s'agglomèrent moins dans la

nature que dans les cultures où que les causes de mort y sont plus agissantes.

J'ai examiné de nouveau mes cultures le 6 juin. La figure 6 représente deux protonémas isolés retardataires où des poils se sont développés (1). Durant le mois de mai, des poils avaient apparu sur les protonémas ou sur les jeunes *Colpomenia*; le moindre contact les désarticulait, et leurs débris gisaient dans les cultures. Ces poils sont éphémères; certains meurent avant d'avoir acquis tout leur développement, alors que leur sommet est encore atténué; d'autres, ayant perdu leur zone de cloisonnement, sont composés de cellules d'inégale longueur (fig. 6, A, B; fig. 7, H, L, N); leur gaine basilaire courte, mince et parfois peu distincte disparaît souvent pendant le développement du poil (fig. 6, A, B) et d'autres fois persiste alors même que la zone de cloisonnement du poil n'existe plus (fig. 7, L, N) ou même après que le poil a été détruit (fig. 7, I). D'autres poils apparaissaient sur les parties jeunes, mais leur durée sera pareillement limitée. D'ailleurs, bien que les conditions fussent en apparence les mêmes, toutes les cultures n'étaient pas également pilifères.

Le 5 mai, on ne prévoyait pas encore la signification des branches irradiantes; le 6 juin, nombre de celles-ci avaient produit de petits glomérules semblables à ceux qui ont été décrits plus hauts. Le croquis A (fig. 7) montre l'aspect d'un jeune *Colpomenia* entouré de ces branches irradiantes terminées, pour la plupart, par un petit glomérule. Ces branches multiplient donc la faculté génératrice du protonéma et les futurs *Colpomenia* qu'elles engendrent pourraient être qualifiés d'adventifs. Les cellules de ces branches étant beaucoup plus longues que celles du protonéma proprement dit, les glomérules y débutent par un processus nécessairement un peu diffé-

(1) La culture où ils ont été pris ayant été soumise, au début, à un éclaircissement défavorable, la plupart des germinations étaient mortes ou presque mortes lors de l'examen du 5 mai. Placée alors près des autres cultures où le développement s'effectuait rapidement, elle s'y est ravivée, et la fig. 6 représente l'état que ces protonémas affectaient le 6 juin. Les autres cultures en montraient de semblables le 5 mai où, toutefois, les poils étaient plus rares ou absents.

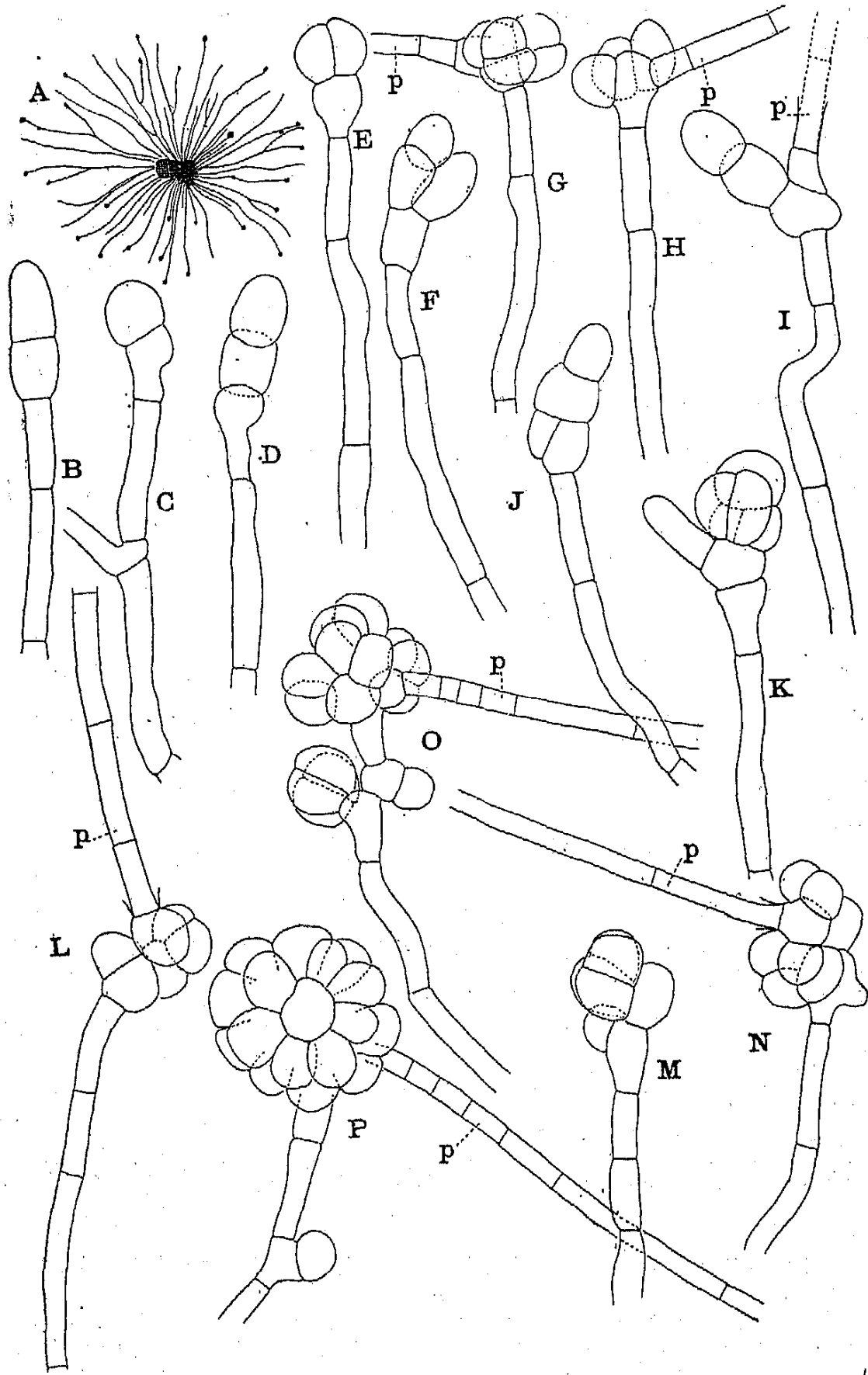


FIG. 7.

rent ; j'ai représenté plusieurs exemples de leur origine sur la figure 7. La cellule distale sépare, à son extrémité libre, une ou deux ou même trois cellules courtes qui se renflent (fig. 7, *B*, *C*, *D*) ; chacune de celles-ci, ou seulement l'une d'elles, se divise alors dans un plan plus ou moins perpendiculaire (fig. 7, *E*, *F*, *G*, *H*) et, la division se répétant, constitue un petit glomérule pourvu ou non d'un poil (fig. 7, *L*, *N*, *O*). Les divisions se continuant, le glomérule massif s'arrondit peu à peu ; celui de la figure 7, *P*, a déjà acquis l'aspect régulièrement mûriforme, ce qui généralement arrive seulement quand il est un peu plus gros. Ces glomérules terminaux sont les plus fréquents ; d'autres sont intercalaires sur les mêmes branches ou sur des branches qui n'ont pas modifié leur extrémité distale ; ils débutent par la séparation, à l'extrémité d'une cellule longue quelconque, d'une cellule courte qui se renfle puis se cloisonne. Un même filament irradiant peut ainsi engendrer plusieurs glomérules intercalaires ; néanmoins le cas d'un glomérule unique et terminal était le plus fréquent.

Les *Colpomenia* obtenus dans mes cultures moururent avant de fructifier. Cependant, de nouveaux glomérules apparurent sur les protonémas qui les avaient fournis ; les filaments irradiants s'allongèrent encore, se ramifièrent, et c'est surtout alors que des glomérules intercalaires se constituèrent sur leur parcours. Enfin, des sporanges pluriloculaires ressemblant à ceux d'un *Ectocarpus*, commencèrent à apparaître sur les filaments dans la première quinzaine d'août, les cultures étant alors âgées de plus de quatre mois ; ils devinrent plus nombreux en septembre et ceux que représente la figure 8 ont été dessinés sur des préparations faites le 17 septembre. Toutefois, leur présence ne modifie pas la signification de protonéma que j'ai attribuée au filament issu de la germination des zoospores. En effet, d'après les nombreuses comparaisons que j'ai faites, ces

FIG. 7

Formation de glomérules sur les filaments irradiants après neuf semaines de culture (30 mars au 6 juin). — *A*, Croquis montrant l'aspect des filaments irradiants nés sur des protonémas entassés et autour d'un petit *Colpomenia*. — *B* à *P*, Divers états du développement de glomérules terminaux. (*P*, Poil ; *B* à *P*, Gross, 500).

sporangies tardivement apparus ne sont pas le produit direct d'une cellule quelconque d'un filament, comme ce serait le cas chez un *Ectocarpus*, par exemple, ou, autant que je l'ai vu ailleurs, chez un pléthysmothalle ; ils ont la même origine qu'un glomérule. Le cloisonnement d'une cellule courte d'un filament irradiant, ou de l'une de ses branches, débute comme s'il devait fournir un glomérule, mais il s'arrête de bonne heure ; la cellule ou l'une des cellules ainsi formées produit directement un sporangie pluriloculaire, ou bien chaque cellule due à ce cloisonnement produit un sporangie, et les sporangies sont alors réunis en un groupe plus ou moins dense. Ces différents cas se voient sur la figure 8.

On pourrait discuter sur la valeur théorique de ces sporangies. Je ne crois pas qu'ils donnent au protonéma la signification d'un pléthysmothalle, et l'on doit, il me semble, les interpréter ainsi : au lieu d'engendrer un thalle végétatif ne devant devenir fertile qu'après avoir atteint l'âge adulte, ou tout au moins une taille déterminée, les nouveaux glomérules nés dans ces cultures vétustes restent pour ainsi dire à l'état d'amorces de *Colpomenia* qui évoluent aussitôt en sporangies. Ces derniers seraient donc homologues des sporangies de la plante adulte ; toutefois, n'étant pas disposés comme sur celle-ci en sore dense, où la compression mutuelle leur impose la forme cylindrique, ils croissent à l'aise et sont par suite moins réguliers. Je n'ai pas assisté à leur déhiscence (1), mais dès la fin d'août des protonémas de seconde génération apparurent sur la lame de verre et sur les parois de quelques vases de culture ; au milieu de septembre, ces nouveaux protonémas étaient nombreux dans toutes les cultures.

Puis, j'ai examiné mes cultures le 7 novembre, le 29 décembre, le 24 février 1927, le 12 avril, à la fin de mai et à la fin de

(1) A en juger par les dimensions des logettes des sporangies représentées ici (fig. 8), les zoospores sont peut-être un peu plus grosses que celles des sporangies des thalles du *Colpomenia*. Toutefois, la trace des logettes s'efface rapidement sur les sporangies vidés. D'autre part, les sporangies en apparence mûrs, que j'ai examinés sur le vivant, ne montraient pas encore de point rouge, ce qui est peut-être l'indice d'une division ultérieure. Il serait donc possible que, en réalité, les zoospores fussent moins grosses que ne l'indiquent la figure 8.

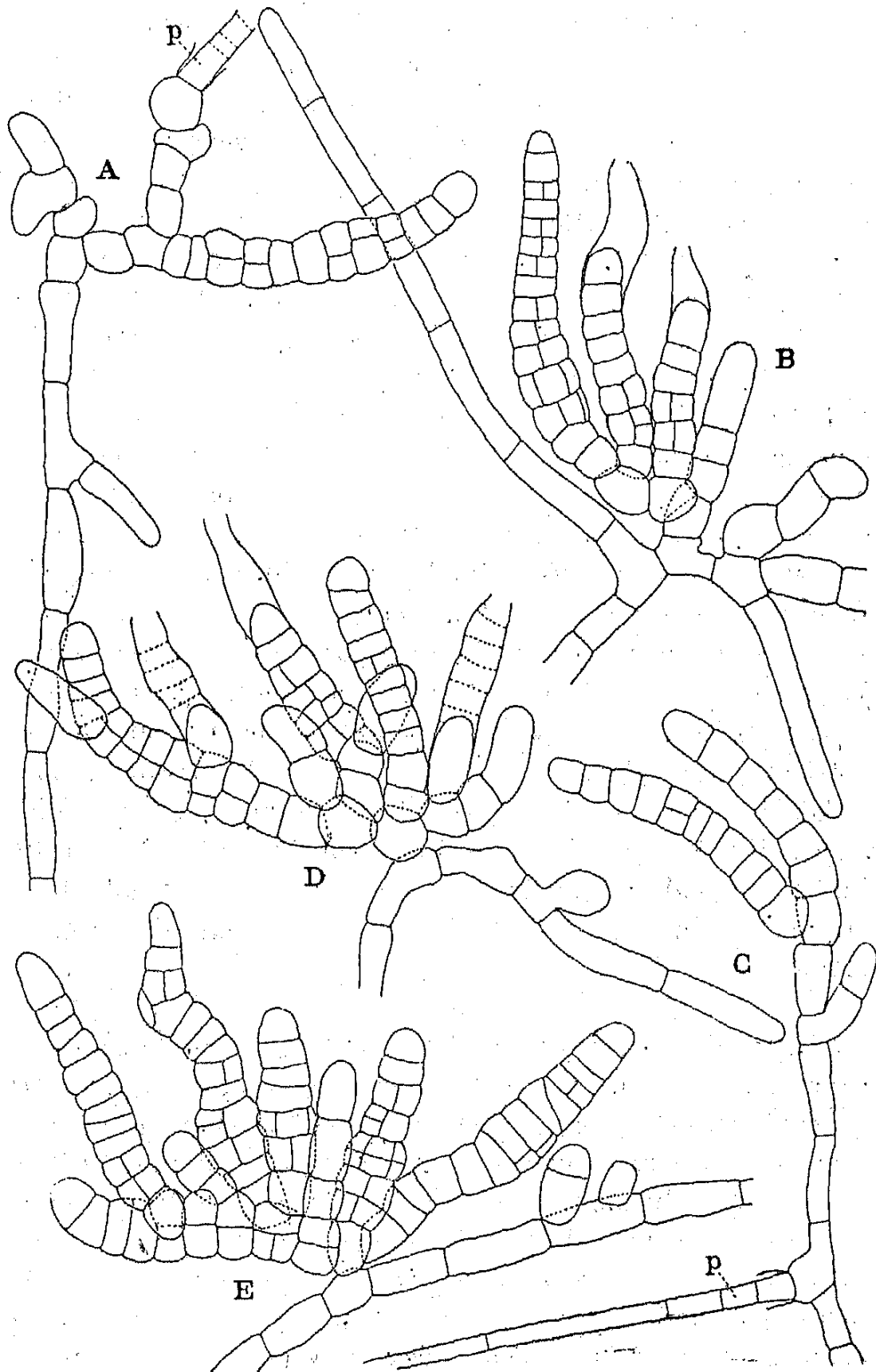


FIG. 8.

Divers exemples de la disposition des sporanges pluriloculaires sur des filaments irradiants après plus de quatre mois de culture (30 mars au 17 septembre). (Gross. 500).

juillet. Les protonémas de première génération moururent peu à peu sans former de nouveaux glomérules ni de nouveaux sporanges, tandis que, dans les mêmes vases où ils dépérissaient et mouraient, ceux de seconde génération se développaient plus vigoureusement que n'avaient fait dans leur jeunesse, ceux de première génération. Dès le 7 novembre, ils constituaient des taches larges de 1 à 2 mm., et à la fin de décembre certaines taches atteignaient 3 mm. Ils se composent d'un filament rampant dont les deux extrémités s'accroissent par de longues cellules cylindriques (comme sur *A*, *D*, fig. 4) qui, ultérieurement, se divisent généralement en deux, comme nous l'avons déjà vu à propos des protonémas de première génération. Toutefois, aucune de ces cellules ne se cloisonne ensuite pour former un glomérule ; chacune émet une ou deux longues branches, dressées ou couchées, ondulées, simples ou ramifiées semblables au filament originel ; chaque cellule renferme aussi un chromatophore relativement court et accompagné d'un pyrénocyste. Aucune des cinq cultures conservées ne montra dans la suite ni glomérules ni sporanges. Le 24 février, les protonémas ne s'étaient guère accrus ; le 12 avril, tous dépérissaient s'ils n'étaient déjà morts ; quelques cellules se maintenaient néanmoins vivantes, çà et là, dans des filaments morts. Enfin le 31 juillet une culture montrait encore quelques filaments bien vivants parmi les très nombreux protonémas entièrement morts.

J'ignore donc quel devrait être le sort de ces protonémas de seconde génération. La vigueur de leur développement dans les vases où, en même temps, mouraient ceux de première génération, démontre que ceux-ci avaient une existence limitée, et il en est vraisemblablement de même dans la nature. Mais, tandis que les protonémas de première génération fournissaient des glomérules origine de *Colpomenia* moins d'un mois après la déhiscence des sporanges, ceux de seconde génération n'en offrirent aucun indice, même après plusieurs mois de culture. Ils auraient sans doute vécu plus longtemps dans la nature qu'en milieu confiné et auraient vraisemblablement fini par donner des *Colpomenia*, cette supposition étant émise simple-

ment pour chercher une explication à cette quasi disparition du *Colpomenia*, à certaines saisons ou pendant certaines années, que je mentionnais au chapitre 2.

II. — CULTURE DE LA PLANTE MÉDITERRANÉENNE.

Je me suis rendu compte, en 1927, que la plante méditerranéenne se comporte comme sa var. *peregrina*.

J'ai utilisé l'un des envois de *Colpomenia* récoltés à Villefranche par MM. TRÉGOUBOFF et OLLIVIER; il me parvint à Guéthary le 15 avril. C'étaient de gros individus larges de 5 à 7 cm., très cérébriformes et peu fertiles; les sores punctiformes se cachaient dans les replis du thalle tandis que la face supérieure en manquait. Des cultures cellulaires établies aussitôt donnèrent toutes des déhiscences le lendemain. La germination fut générale. Puis ayant quitté mon laboratoire le 23 avril, je ne pus examiner les cultures avant le 31 mai; elles étaient alors remarquablement belles; les jeunes *Colpomenia* y pullulaient et le diamètre des plus gros dépassait déjà deux tiers de millimètre; ceux-ci provenaient d'embryospores isolées sur la lame de verre ou tombées au fond du vase. Les protonémas produisaient constamment de nouveaux glomérules et une même lame portait un entassement de jeunes *Colpomenia* de toutes tailles, tous formés par le processus qui a été indiqué à propos des figures 4 et 5. Sur plusieurs lames, une ceinture de *Colpomenia* marquait le pourtour de l'ancienne goutte d'eau, tandis que les protonémas moins entassés de sa région centrale étaient peu fertiles ou plutôt leur développement, et surtout la production des glomérules, retardait sur les précédents. Sur l'une d'elles, de longs filaments dirigés vers l'extérieur, émis par des protonémas périphériques, périssaient en conservant çà et là une cellule vivante; or celle-ci se cloisonnait aussi pour former un glomérule. J'y ai vu aussi des filaments peu colorés qui, comme ceux de la figure 7, se cloisonnaient en glomérules.

La précoce et exubérante fertilité de ces protonémas est donc remarquable. Le 31 juillet, les plus gros *Colpomenia* dépassaient 1 mm.; de nouveaux glomérules apparaissaient. Au moment où je termine la rédaction de ce Mémoire (30 août) les cultures ne montraient pas encore de sporanges.

Conclusions

Le *Colpomenia sinuosa* que les auteurs américains appellent *typica* ne mérite pas ce nom, car il ne correspond pas à la plante méditerranéenne.

La plante récemment immigrée sur les côtes atlantiques d'Europe, ou var. *peregrina* Nob., diffère du type méditerranéen par son thalle moins sinueux, plus mince et plus souple, par ses sores moins limités, largement étendus, ses sporanges moins hauts ; les cryptes pilifères y naissent par un processus différent de celui que MITCHELL a décrit. Elle paraît voisine de celle que les auteurs américains appellent var. *typica* ; elle n'est vraisemblablement pas originaire des mers plus chaudes que les nôtres et il est possible qu'elle soit originaire de la côte pacifique de l'Amérique septentrionale ; ceci nous laisse mieux comprendre sa naturalisation chez nous.

Les zoospores des sporanges pluriloculaires (les seuls connus) du *Colpomenia* de la Méditerranée, et de sa variété *peregrina*, germent sans copulation. Elles fournissent un protonéma monosiphonié, simple ou ramifié qui, par le cloisonnement localisé de certaines cellules, engendre un glomérule d'abord mûri-forme ; en uniformisant sa surface, celui-ci devient vite un *Colpomenia* d'abord massif. Un même protonéma produit un seul, ou plusieurs, ou de nombreux *Colpomenia*.

Les jeunes individus ainsi obtenus en culture n'ont pu être conservés assez longtemps pour fructifier. Mais de vieux protonémas de la var. *peregrina* produisirent des sporanges pluriloculaires (interprétés ici comme des amorces de glomérules aussitôt évoluées en sporanges) dont les zoospores fournirent des protonémas très ramifiés de seconde génération. Bien que restés en culture durant plusieurs mois, ces derniers n'ont produit ni glomérules ni sporanges ; cette longue stérilité pourrait expliquer, au moins en partie, les irrégularités de la présence du *Colpomenia* dans la nature.

Si l'on s'en rapporte aux dessins de KUCKUCK, publiés par OLTMANN, les zoospores du *Phyllitis* et du *Scytosiphon* fournissent un protonéma qui rappelle celui du *Colpomenia* ; ceci confirme l'interprétation de BORNET, de FALKENBERG et de KJELLMAN qui rapprochaient ces trois genres dans un même groupe.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

20. — AGARDH, C., *Species Algarum*, Lund, 1820.
48. — AGARDH, J., *Species Algarum*, t. I, Lund, 1848.
26. — ANGST, Laura, *The gametophyte of Soranthera ulvoidea*.
Publications Puget Sound biological Station, t. v,
Seattle, 1926.
- 98,1. — BARTON, E.-S., *On the structure and development of Soranthera* *Post. et Rupr.*, Journ. Linnean Soc., t. XXXIII,
Londres, 1898.
- 98,2. — BARTON, E.-S., *On the fruit of Chnoospora fastigiata*, *J. Ag.*
Ibid., t. XXXIII, 1898.
14. — BORGESEN, F., *The marine Algae of the danish west Indies*,
Part 2, *Phaeophyceae*, Copenhagen, 1914.
26. — BORGESEN, F., *Marine Algae from the Canary Islands*, II,
Phaeophyceae, Copenhagen, 1926.
32. — BORY DE SAINT-VINCENT, *Expédition scientifique de Morée*,
t. III, Paris, 1832.
17. — COLLINS et HERVEY, *The Algae of Bermuda*, Proceed. American
Academy of Arts and Sciences, t. LIII, Cambridge,
1917.
08. — COTTON, A.-D., *The appearance of Colpomenia sinuosa in*
Britain, Kew Bulletin, Londres, 1908.
11. — COTTON, A.-D., *On the Increase of Colpomenia sinuosa in*
Britain, *Ibid.*, Londres, 1911.
15. — COTTON, A.-D., *Cryptogams from the Falkland Islands col-*
lected by Mrs. Valentin, Linnean Society's Journal,
Botany, t. XXXXIII, Londres, 1915.
51. — DERBÈS et SOLIER, in CASTAGNE, *Supplément au catalogue*
des plantes qui croissent naturellement aux environs de
Marseille, Aix, 1851.
52. — DERBÈS et SOLIER, *Mémoire sur quelques points de la phy-*
siologie des Algues, Supplément aux comptes rendus de
l'Académie des Sciences, t. I, Paris, 1852-1856.

85. — HAUCK, F., *Die Mceresalgen*, Rabenhorst's Kryptogamen Flora, Leipzig, 1885.
26. — KILLIAN et WERNER, *Leathesia et Colpomenia ont-ils un développement convergent?* Revue générale de Botanique, t. XXXVIII, Paris, 1926.
93. — KJELLMAN, F.-R., *Encæliaceæ*, in ENGLER et PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Leipzig, 1893.
59. — KUETZING, F.-T., *Tabulæ phycologicæ*, t. IX, Nordhausen, 1859.
93. — MITCHELL, Margaret-O., *On the structure of Hydroclathrus Bory*, Phycological Memoirs, Part II, Londres, 1893.
49. — MONTAGNE, C., *Flore d'Algérie*, Phycææ, Paris, 1849.
15. — MUENSCHER, W.-C., *A study of algal associations of San Juan Island*, Puget Sound marine station publications, t. I, Seattle, 1915-1917.
17. — MUENSCHER, W.-C., *A key to the Phaeophyceæ of Puget Sound*, Puget Sound marine station publications, t. 1, Seattle, 1915-1917.
93. — MURRAY, G., *On the cryptostomata of Adenocystis, Alaria and Saccorhiza*, Phycological Memoirs, Part II, Londres, 1893.
22. — OLTMANN, F., *Morphologie und Biologie der Algen*, Edit. 2, t. II, Iéna, 1922.
07. — OKAMURA, K., *Icones of Japanese Algae*, vol. 1, Tokyo, 1907.
06. — ROTH, A.-W., *Catalecta botanica*, t. III, Leipzig, 1806.
98. — SAUNDERS, De Alton, *Phycological Memoirs*, Proceed. California Academy of Sciences, série 3, Botany, t. I, San Francisco, 1898.
01. — SAUNDERS, De Alton, *The Algae; Papers from the Harriman Alaska expedition*, XXV, Proceed. Washington Academy of Sciences, t. III, Washington, 1901.
06. — SAUVAGEAU, C., *A propos du Colpomenia sinuosa signalé dans les huîtres de la rivière de Vannes*, Bull. de la Station biologique d'Arcachon, t. IX, Bordeaux, 1906.
08. — SAUVAGEAU, C., *Sur l'apparition, l'envahissement et la disparition du Colpomenia sinuosa*, Comptes rendus de la Société de Biologie, t. LXV, Paris, 1908.
09. — SAUVAGEAU, C., *Le Colpomenia sinuosa au voisinage des huîtres de Marennes*, *Ibid.*, t. LXVI, Paris, 1909.
12. — SAUVAGEAU, C., *Sur l'apparition du Colpomenia sinuosa dans le golfe de Gascogne*, *Ibid.*, t. LXXII, Paris, 1912.

- 18,1. — SAUVAGEAU, C., *Sur la dissémination et la naturalisation de quelques Algues marines*, Bull. de l'Institut océanographique, N° 342, Monaco, 1918.
- 18,2. — SAUVAGEAU, C., *Recherches sur les Laminaires des côtes de France*, Mém. de l'Acad. des Sciences, t. LVI, Paris, 1918
- 26 — SAUVAGEAU, C., *Sur le développement du Colpomenia sinuosa* *Derb. et Sol.*, Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, t. CLXXXIII, Paris, 1926.
- 27,1. — SAUVAGEAU, C., *Sur les problèmes du Giraudya*, Bull. Station biologique d'Arcachon, t. xxvii, Bordeaux, 1927.
- 27,2. — SAUVAGEAU, C., *Sur la végétation continue de certaines Phéosporées annuelles*, Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, t. CLXXXV, Paris, 1927.
03. — SETCHELL et GARDNER, *Algæ of northwestern America*, University of California Publications, Botany, t. I, Berkeley, 1903.
24. — SETCHELL et GARDNER, *New marine Algæ from the Gulf of California*, Proceed. of the California Academy of Sciences, série 4, t. XII, San-Francisco, 1924.
25. — SETCHELL et GARDNER, *The marine Algæ of the Pacific Coast of North America*, Part III, *Melanophyceæ*, California Publications. Botany, t. VIII, Berkeley, 1925.
07. — SKOTTSBERG, Carl, *Zur Kenntnis der subantarktischen und antarktischen Meeresalgen, I. Phaeophyceen*, Stockholm, 1907.
21. — SKOTTSBERG, Carl, *Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien; Phaeophyceæ*, Stockholm, 1921.
78. — THURET et BORNET, *Etudes phycologiques*, Paris, 1878.
23. — VAN GOOR, A.-C.-J., *Die holländischen Meeresalgen*, Konink. Akademie van Wetenschappen, t. xxiii, Amsterdam, 1923.
08. — VICKERS, Anna, *Phycologia Barbadosensis*, Paris, 1908.
60. — ZANARDINI, G., *Iconographia phycologica adriatica*. t. I, Venise, 1860.
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
I. — Historique	309
II. — Remarques biologiques sur le <i>Colpomenia</i> immigré ou var. <i>peregrina</i> Sauv.	321
III. — Remarques sur les cryptes pilifères	326
IV. — Culture des zoospores	332
1. — Culture de la var. <i>peregrina</i>	335
2. — Culture de la plante méditerranéenne	349
V. — Conclusions	350
Index bibliographique	351
