

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Le cycle évolutif du *Gloeodinium montanum* (KLEBS).

Par  
**Charles Killian.**

Maître de conférences à l'Institut Botanique de Strasbourg.

(Avec 2 figures dans le texte et les planches 4 et 5.)

---

Aux *Péridiniens* se rattachent de près les *Phytodiniacées*, représentées par le genre *Cystodinium*, *Hypnodinium*, *Tetradinium*, *Stylo-*  
*dinium* et *Gloeodinium*. Ces Algues, décrites par KLEBS en 1912, sont intéressantes par le fait qu'elles perdent successivement tous les caractères propres aux *Péridiniens* mobiles.

Parmi les cinq genres, le *Cystodinium* est relativement peu réduit. Il possède, comme tout *Péridinien*, un sillon transversal et forme en outre des dinospores mobiles. Vient ensuite le *Hypnodinium* : Celui-ci est muni, tant que jeune, d'un sillon transversal qu'il perd plus tard à l'état enkysté; il est dépourvu de dinospores. Ces mêmes particularités se retrouvent chez le *Stylo-*  
*dinium*, fixé par un pédicelle et devenu complètement sédentaire. Le dernier terme de réduction est finalement atteint par le *Gloeodinium* : Cette Algue ne tiendrait des *Péridiniens* que le pigment brun; par tous ses autres caractères, elle se rapprocherait plutôt des *Chlorophycées*. C'est aussi à titre purement provisoire que KLEBS l'a rangée dans cette série.

Personne, dans la suite, n'a repris l'étude de ces espèces et en particulier du *Gloeodinium*, dont l'affinité est contestable. Dans tous les travaux qui traitent de l'ensemble du groupe des *Péridiniens*, on ne se prononce pas sur cette question. KOFOID et SWEZY (1921), dans leur œuvre monumentale, avouent franchement l'impossibilité de la

résoudre, vu l'insuffisance des faits établis; d'autres, au contraire, comme p. e. OLTMANN (1921), se plaisent en de vaines affirmations. Cet auteur, se fiant à l'autorité de KLEBS, déclare que le *Gloeodinium* est pour les *Péridiniens* exactement ce qu'est le *Protococcus* pour les *Chlorophycées*.

La question demeurant en suspens, malgré cette séduisante hypothèse, une reprise de l'étude s'imposait donc. Ayant découvert, il y a trois ans, des stations extrêmement riches en *Gloeodinium*, j'ai essayé de combler cette lacune. A force de chercher, j'ai, dans la suite, retrouvé l'Algue dans beaucoup de tourbières à Sphaignes des Vosges septentrionales, basses et moyennes.

Tout d'abord, j'ai tenté de la cultiver à l'état pur. Mais tous mes essais, quoique très nombreux, ne m'ont pas donné le succès voulu. On réussit bien à isoler des individus, soit en milieu solide, soit en milieu liquide, tel que l'agar de tourbe, l'eau tourbeuse filtrée à la bougie, le liquide de Detmer; mais jamais on n'obtient le moindre développement: En milieu artificiel, le *Gloeodinium* reste indéfiniment à l'état de kyste.<sup>1)</sup>

Par la force des choses, j'ai dû avoir recours aux méthodes classiques, et je me suis servi, pour mes études, d'un matériel développé dans des conditions naturelles. Afin d'en éviter le transport lointain qui lui aurait pu être nuisible, je l'ai examiné immédiatement, sur place. C'est grâce à cette précaution que j'ai réussi à trouver des stades particulièrement intéressants, inconnus jusqu'ici. Ces observations capitales ont été répétées, avec le même succès, à plusieurs endroits différents, pendant trois années consécutives; finalement j'ai coordonné les résultats ainsi acquis avec ceux que j'avais obtenus sur un matériel plus abondant, étudié au laboratoire.

Mes recherches se sont heurtées, surtout au début, à des difficultés énormes: Le *Gloeodinium* est d'un polymorphisme remarquable qui n'a d'équivalent que chez certaines *Chlorophycées*, connues par les travaux classiques de CHODAT. Parmi tous ses caractères décrits par les auteurs, il n'est pas un seul qui soit constant; de fait, il est presque impossible de voir deux individus semblables.

Malgré tout, j'ai réussi, après une étude patiente et attentive, à identifier l'algue par certaines particularités; ces caractères, insignifiants en apparence, avaient échappé à l'attention de mes prédécesseurs, parce qu'ils n'avaient pas trouvé les kystes renfermant simultanément, dans leur coque, des stades différents.

---

<sup>1)</sup> Je n'ai, malgré ces insuccès décourageants, pas encore abandonné mes essais.

C'est grâce à ces découvertes que j'ai réussi à élucider, sans lacunes, le cycle évolutif du *Gloedinium montanum*.

Pour rattacher mes résultats aux données établies, j'ai choisi comme point de départ les kystes adultes décrits et figurés par tous les auteurs. On les trouve en abondance, en toute saison, jusqu'en plein hiver, même sous la glace; ils se présentent sous forme de grosses cellules globuleuses, d'une teinte brun rouge, mesurant de 20 à 40  $\mu$ , en moyenne 25  $\mu$ . A l'intérieur des cellules on constate la présence d'une vacuole et d'un globule rouge, rarement de deux; ceux-ci manquent parfois; voici tout ce que nous révèle l'observation des kystes vivants, leur contenu étant trop opaque. Les détails ressortent davantage si on étudie les kystes sur un matériel coupé au microtome et coloré après fixation au FLEMMING. La figure A représente une pareille coupe traitée par l'hématoxyline de HEIDENHAIN. Le kyste est presque entièrement rempli par des masses amorphes teintées en noir par l'action du fixateur. Il s'agit de corps gras formant des substances de réserve.

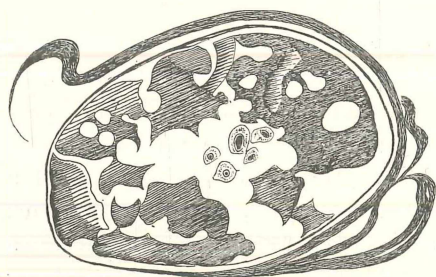


Fig. A.

Fig. A. Coupe d'un kyste âgé renfermant des matières grasses et quelques chromatophores.

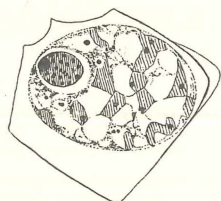


Fig. B.

Fig. B. Coupe d'un kyste jeune renfermant des chromatophores et un noyau.

Le centre de la cellule est occupé par quelques corpuscules plus clairs et de contours réguliers. On les trouve, en abondance, surtout dans les stades plus jeunes comme le représente la figure B. Disposés en réseau à mailles ces plaquettes sont, à ce moment, soudées les unes aux autres. — Pour ce qui est de leur nature, il s'agit indubitablement de chromatophores, comme le démontre la coloration élective par la fuchsine acide. Leur centre, formé par un corpuscule teinté en noir par l'hématoxyline, correspond probablement à un pyrénocène. Mentionnons enfin que l'un des deux pôles de la cellule est occupé par un gros noyau dont les granulations chromophiles constituent une particularité absolument typique

du noyau des Péridiniens. La cellule ainsi constituée est entourée, tant que jeune, d'une membrane relativement mince; celle-ci se transforme plus tard en épaisse coque réfringente, d'une teinte jaune ou brunâtre (fig. A).

Les kystes ne restent pas à l'état unicellulaire. Des divisions se suivent de près pendant toute la bonne saison pour se ralentir à l'approche de l'hiver. A ce moment, la plupart des *Gloeodinium* sont pluricellulaires. Ce sont de pareils stades qu'ont décrit et figuré la plupart des auteurs. La figure 1 de la planche 4 en fournit un exemple, devenu classique: Le kyste est formé de deux couples à deux cellules dont l'une s'est redivisée.

De pareilles divisions peuvent s'effectuer pendant un certain temps; il en résulte finalement un amas de cellules emboîtées dans une coque commune. L'aspect que présentent ces colonies peut être très différent suivant les cas: d'abord le nombre des cellules varie, ensuite leur grandeur, qui oscille entre 27 et 43  $\mu$ , puis leur teinte qui vire du brun rouge au jaune clair et finalement l'épaisseur de la coque. On peut donc dire que le *Gloeodinium* est d'un polymorphisme remarquable qui constitue son caractère saillant. La figure 1—3 en représente des exemples particulièrement frappants. Mais malgré ce polymorphisme leur connexion n'est plus douteuse; si l'on examine, comme je l'ai fait, des milliers d'individus, l'exposé suivant le démontrera d'ailleurs.

La structure de l'Algue se complique d'avantage par le fait que celle-ci subit des mues périodiques. Deux cas peuvent se présenter alors: Ou bien la coque commune, rompue par l'accroissement des cellules, se détache complètement; ces dernières, emboîtées jusque là, se dégagent les unes des autres: la mue est complète.

Ou bien la coque, n'ayant plus de rôle à remplir, se détache partiellement; des lambeaux restent adhérents à la surface de la nouvelle membrane, formée en dessous: dans ce cas on parle de mue incomplète.

Lorsque les mues incomplètes se répètent périodiquement, les anciennes coques s'accumulent sur ce pourtour de la cellule; très souvent elles se gélifient après coup, partiellement, comme le démontre la figure 2.

L'entassement des coques est bien plus considérable dans le cas que représente la figure 3. On remarque que ces coques, régulièrement stratifiées, se composent elles-mêmes de ségments qui sont de deux sortes: Ou bien ils sont exactement superposés les uns aux autres et enveloppent le kyste partiellement (flanc gauche, en haut et en bas);

ou bien, comme on le voit sur le flanc droit de la cellule, ils sont alignés les uns à côté des autres.

Les particularités mentionnées ci-dessus peuvent être interprétées de la façon suivante: La rupture de la coque, due à la dilatation de la cellule, s'effectue régulièrement aux mêmes endroits. Cette dilatation est, dans le cas particulier, plus accentuée sur le flanc droit; à chaque nouvelle mue, il se constitue, à cet endroit, une pièce de jonction reliant les bords rompus. Tout le reste de la coque sera soulevé passivement et les segments s'accumuleront les uns sur les autres. Je reviendrai sur ces détails plus tard, lorsque j'en discuterai l'origine.

Après l'étude des mues incomplètes passons à celle des mues complètes. Accompagnées, dans la plupart des cas, de divisions cellulaires, elles contribuent puissamment à la multiplication de l'Algue.

J'ai suivi pas à pas cette scissiparité, particulièrement fréquente pendant la bonne saison, et je l'ai figurée par les dessins 4—7 qui en même temps donnent un exemple de plus du polymorphisme propre au *Gloeodinium*.

Dans l'équateur d'un kyste, on voit se produire une contraction annulaire qui va en s'approfondissant (Fig. 4). Le contenu cellulaire, divisé en deux moitiés égales, est finalement cloisonné par une membrane complètement indépendante de la coque extérieure (Fig. 5); une fissure vient ensuite se produire dans la cloison mitoyenne (Fig. 6); ses communications avec la coque périphérique disparaissent après gélification; les deux cellules filles arrondies se séparent complètement l'une de l'autre, tout en restant renfermées dans la coque commune (Fig. 7).

A ce moment apparaissent les premiers symptômes précurseurs d'une mue: La coque se gonfle et paraît formée de couches superposées; celles-ci, par un phénomène de réfringence, semblent être alternativement bleues et pourpres. Cette stratification est ensuite remplacée par l'apparition d'un système de stries spiralées. Elles disparaissent à leur tour, et la coque entièrement gélifiée diffuse finalement; puis est substituée par les membranes plus minces formées en dessous.

Entre ces deux catégories de mues il existe tous les termes de transition; je l'ai signalé tout à l'heure: Les coques, au lieu de se détacher complètement aux périodes de mues, restent adhérentes pendant un certain temps. Leur déhiscence définitive s'effectue tout comme je l'ai indiqué précédemment.

La scissiparité que je viens de décrire est, selon KLEBS, l'unique mode de reproduction du *Gloeodinium montanum*. S'il en était ainsi, l'Algue serait absolument comparable à une *Protococcacée*, comme le prétend OLTMANNNS.

Cette manière de voir ne me semble pas conforme à la réalité. L'examen minutieux de nombreux individus m'a démontré que certains d'entre eux ne peuvent être nés par simple scissiparité. De pareilles cellules se trouvent plus abondamment vers la fin de l'été : Issues de mues complètes, leur contenu cellulaire est bien plus clair, leur teint d'un brun verdâtre, jaunâtre ou jaune doré ; leurs chromatophores sont ou bien répartis irrégulièrement dans toute la cavité cellulaire ou bien, d'une forme plus allongée, disposés radialement autour de l'axe longitudinal de la grande vacuole ; leurs contours ressortent nettement. D'autres kystes, qu'on trouve à ce moment, se distinguent de ceux-ci par leur teinte plus sombre et par leur plus petite taille.

En résumé, toutes ces observations fournissent un témoignage de plus pour démontrer le polymorphisme du *Gloeodinium montanum*.

Ce polymorphisme, d'autre part, constitue un obstacle sérieux lorsqu'il s'agit d'établir la connexion entre les stades hétérogènes. Seule la méthode des cultures pures semble pouvoir nous guider dans ce chaos.

Celle-ci étant inapplicable dans le présent cas, j'ai dû me contenter des anciennes méthodes.

Finalement, après une série d'insuccès, j'ai réussi à élucider le problème. Ces résultats sont basés sur les observations suivantes :  
 1. Il existe tous les termes de transition entre les stades les plus différents. 2. Ces mêmes stades se trouvent parfois réunis dans une même coque, preuve incontestable de leur origine commune. 3. Les kystes, des plus jeunes aux plus anciens, ont certaines particularités communes, insignifiantes en apparence, mais permettant de les identifier même à l'état isolé.

Les cas les plus intéressants sont indubitablement ceux où les différents stades sont réunis dans une coque commune ; ils sont d'une importance fondamentale pour l'identification de l'Algue.

En voici quelques uns, choisis au hasard : La figure 8 représente un kyste formé de 3 cellules dont deux, d'une teinte plus claire et d'un diamètre plus grand (de  $38 \mu$ ), tranchent sur la troisième bien plus petite ( $20:25 \mu$ ) qui est d'une coloration plus sombre. La figure 9 fournit un autre exemple : Le kyste comprend trois cellules qui sont en train de se dégager par suite de la gélification de la coque ; la plus grande d'entre elles mesure  $43$ , la plus petite que

23  $\mu$ . — Le cas le plus frappant est représenté par le figure 10 (pl. 5) : Le kyste renferme deux cellules extrêmement différentes comme taille et comme couleur : L'une âgée, typique par ses grosses granulations jaunes et sa coque épaisse, mesure 32  $\mu$ , donc plus du double de l'autre, qui est un mikrokyste réduit à 16 : 18  $\mu$ .

Ce sont d'ailleurs ces mêmes mikrokystes, de teinte plutôt olivacée que l'on rencontre fréquemment à l'état libre; leur identification, par conséquent, ne présente plus le moindre doute.

Ces trois exemples sont complétés par un quatrième, représenté par la figure 11. Le kyste renferme dans sa coque gélifiée cinq cellules qui sont en train de se dégager les unes des autres. Quoique morphologiquement semblables, elles ne sont pas moins intéressantes parce qu'intermédiaires, par leur aspect, entre les cellules hétéroclites des cas précédents.

J'augmenterais volontiers le nombre des exemples, si l'espace disponible m'était moins parcimonieusement attribué. Je me bornerai, pour finir, de signaler que des observations analogues ont été faites par GEDDES (1882) et HIERONYMUS (1898). Leurs descriptions sont malheureusement trop incomplètes pour qu'on puisse en tirer les mêmes conséquences.

Les mikrokystes représentent — à mon avis — une catégorie spéciale de kystes destinés à rajeunir les cellules vieilles.

Il existe, à côté d'eux, chez le *Gloeodinium*, encore d'autres organes de multiplication, inconnus, jusqu'à présent : Ce sont les *dinospores*. Elles se forment exclusivement pendant la bonne saison, p. e. en Août, d'après mes observations.

Comme leur développement s'effectue avec une rapidité surprenante (vingt minutes environ),<sup>1)</sup> il a, jusqu'à présent, échappé à l'attention des chercheurs. J'ai eu la bonne fortune de le suivre pas à pas, sur un même individu.

Voici comment se sont présentées les choses : dans un kyste jeune, très souvent un mikrokyste, apparaissent subitement les symptômes suivants, signes précurseurs d'une sporulation : d'abord le contenu cellulaire se détache à un endroit déterminé de la membrane (Fig. 12); puis celle-ci se gélifie sur le pôle opposé. A mesure qu'elle se dilate en vésicule (Fig. 13), elle absorbe tout le contenu cellulaire (Fig. 14). La transfusion une fois opérée, la nouvelle cellule, ainsi bourgeonnée

<sup>1)</sup> Vu la rapidité de l'éclosion, je n'ai pu qu'esquisser les différents stades. Les figures qui j'ai reproduites ont été dessinées d'après un matériel identique, trouvé plus tard.

sur l'ancienne (Fig. 15), se sépare d'elle, laissant derrière elle la coque vidée.

Cette cellule présente des caractères nouveaux, dès l'éclosion: Plus grande de taille et entourée d'une membrane extrêmement mince, elle dévoile dans son intérieur tous les détails du contenu (Fig. 16): L'un des deux pôles est occupé par une vacuole autour de laquelle se groupent les chromatophores en forme de bâtonnets allongés, de teinte brun marron.

La cellule, ainsi rajeunie, évolue incessamment en zoospores: Un sillon vient se creuser suivant l'axe longitudinal; il va en s'approfondissant et la divise finalement en deux moitiés égales (Fig. 17). Celles-ci se détachent aussitôt l'une de l'autre et s'arrondissent. Puis, avant même que la séparation soit complètement achevée, leur surface se creuse d'un autre sillon orienté obliquement par rapport à l'axe longitudinal. C'est dans ce sillon qu'on voit immigrer l'huile rouge qui, quelques instants plus tard, est expulsée de la cellule; finalement il se constitue, à sa surface, 2 fouets très typiques, l'un longitudinal, l'autre transversal: la métamorphose du kyste en dinospores est achevée (Fig. 18).

Ces observations, faites une seule fois sur un même individu, ont été refaites sur d'autres et ont été pleinement confirmées. En voici un second exemple non moins intéressant: des deux cellules d'un kyste l'une avait sporulé; la présence de deux dinospores qui venaient de naître (elles étaient encore munies des gouttes d'huile expulsées), le démontrait. Leur développement, débuté normalement, était arrêté par suite des conditions défavorables.

Signalons, en passant, que plusieurs des phénomènes décrits ci-dessus ont été entrevus par les anciens auteurs. Ainsi BLEISCH (1863) voit échapper des kystes de son *Protococcus macrococcus* (identique, selon toute évidence, avec le *Gloeodinium montanum*) le contenu cellulaire muni, selon lui, de deux cils. Plus tard (1898) HIERONYMUS fait sur son *Urococcus Hookerianus* — synonyme d'après KLEBS du *Gloeodinium montanum* — des observations qui s'accordent parfaitement avec les miennes. Cet auteur démontre que le kyste produit une sorte de bourgeon dans lequel immigre le contenu cellulaire. Une goutte d'huile est expulsée à ce moment. — Voilà tous les renseignements qu'on peut tirer de la littérature. Si incomplètes qu'elles soient ces données fournissent un témoignage de plus en faveur de notre thèse: L'organisme décrit sous le nom de *Gloeodinium montanum* peut, à un certain moment, produire des dinospores mobiles.



Ceci posé, on se demande pourquoi, en somme, l'existence d'une phase mobile aurait échappé à l'attention des chercheurs. Mes études bibliographiques, combinées avec mes propres observations, m'ont prouvé qu'en réalité elle était connue depuis longtemps; mais comme on ignorait sa connexion avec les états enkystés décrits ci-dessus, on l'avait élevée au rang d'une espèce autonome. Je suis convaincu que notre dinospore est identique avec le *Hemidinium nasutum* décrit par STEIN en 1878; j'insisterai, dans cet ordre d'idées, particulièrement sur le fait que l'auteur lui-même doute de la validité de son espèce; il suppose, sans cependant en fournir la preuve, que son *Hemidinium* rentre dans le cycle d'un *Glenodinium*.

Si les études faites ultérieurement par SCHÜTT (1887) et SCHILLING (1891) ajoutent quelques précisions aux observations de STEIN, la véritable nature du *Hemidinium nasutum* ne reste pas moins douteuse. Ces auteurs ont étudié de près l'enkystement de cette espèce; ils ont observé qu'après une période de motilité il y a résorption des fouets et des sillons. La Péridinée, passée à l'état de kyste temporaire, s'entoure d'une coque. Puis, au moment de sa germination, ce kyste constitue deux spores à l'intérieur même de la coque. Celles-ci, redevenues mobiles, s'échappent, en laissant la coque vidée.

La description donnée par SCHÜTT et SCHILLING confirme en certains points mes propres observations; mais elle n'est pas complète.

Il est d'un intérêt majeur que HIERONYMUS, abordant quelques années plus tard le problème sous une autre face, arrive à des résultats analogues aux miens.

Je n'insisterai pas sur les confusions qu'il commet dans son étude sur le *Urococcus Hookerianus* HASSAL (= *Gloeodinium montanum* KLEBS). Le travail de KLEBS en rend compte. Seul le fait nous intéresse que l'auteur est frappé par la ressemblance des kystes du *Urococcus Hookerianus* avec ceux du *Hemidinium nasutum*. Pourtant il n'ose affirmer leur identité, faute d'observations suffisantes.

Ayant repris cette question troublante, j'ai réussi non seulement à confirmer l'idée, émise timidement par HIERONYMUS, mais aussi à l'appuyer par une série d'arguments solides. J'invoquerai d'abord le fait, vérifié à plusieurs reprises et à des stations très éloignées les unes des autres: le *Gloeodinium montanum* est régulièrement associé avec le *Hemidinium nasutum*, très rarement avec d'autres espèces mobiles; on ne manquera pas de le trouver en société de cette soidisante espèce, à condition toutefois qu'on examine le matériel dans un état suffisamment frais. — Si ce fait appuie quelque peu notre thèse, un autre la prouve directement: les deux dinospores, à l'éclosion

desquelles j'avais assisté (Fig. 18), ne se distinguent en rien du *Hemidinium nasutum* des auteurs. Les uns et les autres sont asymétriques, de forme aplatie mesurant 24—28 : 16—17  $\mu$ . Les chromatophores, accumulés sur le pôle apical, sont d'une teinte brun marron; ils sont orientés perpendiculairement au sillon transversal; celui-ci, légèrement oblique, ne décrit qu'une demi-spirale autour de la cellule; en outre, il est caractérisé par la présence d'un rebord qui, vu de profil, fait saillie en forme de nez. Le sillon longitudinal, qui est d'ailleurs difficile à voir, se détache, selon les auteurs, sous un angle aigu du sillon transversal.

Ayant suivi de près l'évolution ultérieure des dinospores, j'ai vu leur enkystement tel que l'avait décrit SCHÜTT et SCHILLING pour le *Hemidinium*. Après s'être mues pendant une dizaine de minutes, ces organes perdent leur motilité et montrent les premiers symptômes précurseurs de l'enkystement. Leur contenu cellulaire se contracte et subit des transformations très importantes; d'abord les chromatophores abandonnent leur disposition et leur forme régulière et se tassent dans la partie apicale plus large de la dinospore (Fig. 19). Après quoi la membrane extérieure se détache; puis le sillon transversal est résorbé et ressemble finalement à une vacuole; seule l'empreinte laissée dans la coque gélifiée témoigne de son ancien emplacement.

De pareilles mues se suivent de près et font disparaître peu à peu tous les caractères typiques des dinospores. Le stade représenté par la figure 20 le démontre une fois de plus: La forme si typique que possédait la dinospore au moment de son enkystement est abandonnée; celle-ci s'arrondit et devient régulièrement ovale. Quant au sillon transversal devenu méconnaissable, il ne subsiste plus que sous forme d'encoche creusée dans la membrane gélifiée. Cette résorption est plus avancée dans le stade que représente la figure 21.

L'étude comparative des trois figures 19—21 nous révèle une autre particularité très importante: On remarque qu'à chaque nouvelle mue la coque se rompt exactement au même endroit, déterminé par l'emplacement du sillon transversal. Ceci se comprend, étant donné qu'il représente un lieu de moindre résistance. Cette déhiscence des coques superposées à des endroits correspondants est d'ailleurs typique pour les mues incomplètes; je l'ai déjà signalée et je l'ai figurée par le dessin (3). L'interprétation de ce phénomène laissée en suspens (p. 54) ne présente plus, dès lors, la moindre difficulté.

La rupture de la coque s'effectue, dans le cas particulier, sur le flanc droit, où se trouvait primitivement le sillon transversal; puis, après la rupture les bords se resoudent provisoirement par une pièce

de jonction. De nouvelles pièces se forment après des mues réitérées; leur nombre correspond à celui des mues; les autres ségments, soulevés passivement, s'entassent les uns sur les autres.

L'interprétation que je viens de donner est confirmée par l'observation de certains cas, particulièrement intéressants: Il arrive fréquemment que des kystes, malgré leurs nombreuses mues, gardent, sur la périphérie de leur coque, l'empreinte même du sillon transversal. L'encoche correspondante, plus ou moins effacée, se retrouve dans toutes les couches successives. Ce caractère, insignifiant en apparence, est plus important que tous les autres; c'est lui qui nous permet d'établir la connexion entre les dinospores mobiles et les kystes les plus métamorphosés.

D'ailleurs l'examen du développement ultérieur des jeunes kystes nous amène aux mêmes résultats: Les chromatophores se concentrent de plus en plus sur l'un des deux bords de la cellule, alors que l'autre devient transparent et prend une teinte jaune d'or (Fig. 22). Ensuite le kyste abandonne sa forme ovale et devient sphérique (Fig. 23). Cette sphère, ayant subi de nouvelles mues, est finalement réduite à un minimum de grandeur; la figure 24 en fournit un exemple. Le kyste, on le voit, n'a plus rien de commun avec la dinospore ni par sa taille, ni par sa structure. Par contre, il est rigoureusement identique avec les mikrokystes que représentent les figures 9, 10 et 11 et dont la connexion avec les kystes adultes ressort de ces mêmes figures. Cette connexion, je le répète, est prouvée surabondamment par l'existence de tous les termes de transition.

En continuant l'observation des mikrokystes, on les voit augmenter de volume. En même temps, ils accumulent dans leur intérieur des matériaux de réserve et par le fait perdent leur transparence. Cette accumulation atteint son maximum à l'approche de l'hiver; elle entrave finalement en même temps que l'influence défavorable du milieu la croissance des kystes. Nous voici arrivés aux stades figurés au début du mémoire.

Ayant réussi à établir les liens qui unissent les stades si hétéroclites des *Gloeodinium montanum*, le but que je me suis proposé serait atteint. Il me reste à signaler quelques observations relatives à la pathologie de cet organisme.

On trouve parfois des individus anormaux, qui se distinguent des autres par la teinte bariolée de leur contenu cellulaire. A un état plus avancé leurs cellules sont caractérisées par la présence de grandes vacuoles; celles-ci sont remplies de corpuscules globuleux

réfringents (Fig. 25), dont le nombre augmente avec l'agrandissement des Vacuoles (Fig. 26). Par la croissance de ces corps étrangers le contenu cellulaire est refoulé peu à peu; ceux-ci occupent finalement toute la cavité cellulaire. Le kyste représenté par la figure 27 que j'ai choisi comme exemple, a, de cette façon, complètement perdu son aspect normal. Il s'ébauche alors, à un endroit déterminé de la coque, une petite excavation qui se creuse de l'intérieur jusqu'à la surface; elle s'allonge ensuite en un tuyau minuscule faisant saillie au dehors. Celui-ci reste, en attendant, fermé par une petite soupape située à la face interne de la coque. La voie une fois dégagée, par gélicification de cette soupape, le contenu étranger est expulsé hors du kyste (Fig. 28). Seule la coque subsiste, vidée, ou renfermant parfois un petit résidu d'huile rouge.

La question se pose: Quelle est la nature de l'anomalie décrite ci-dessus? Les renseignements tirés de la littérature sont insuffisants: HIERONYMUS (1898) et KLEBS (1912) ont bien observé de pareils symptômes qu'ils attribuent à l'infection par un parasite; mais ni l'un ni l'autre n'ont songé à déterminer la nature du parasite.

On est mieux fixé sur un cas analogue, signalé chez un *Péridinien* voisin, le *Glenodinium cinctum*. DANGEARD, qui l'a étudié de près, donne au parasite le nom de *Sphaerita* et en fait une *Chytridiacée*. Ce champignon pénètre à l'intérieur du *Glenodinium* enkysté et se nourrit de son contenu cellulaire; puis, ayant acquis sa grandeur définitive, il produit un zoosporange qui remplit toute la cavité cellulaire. Après sa maturation, le zoosporange perce la coque par un tuyau et laisse échapper des zoospores biciliées.

La description de DANGEARD correspond exactement à la mienne. Peut-être le parasite du *Glenodinium* est-il identique avec celui du *Gloeodinium*. La décision définitive de cette question nécessiterait des études cytologiques, que je n'ai pu entreprendre jusqu'ici faute d'un matériel suffisant.

### Partie générale.

Voici, en résumé, les conclusions auxquelles ont abouti mes recherches:

1. Le *Gloeodinium montanum* est une véritable *Péridinée* chez laquelle l'état enkysté prédomine considérablement l'état mobile.

2. Ses kystes présentent beaucoup plus de ressemblance avec ceux des *Péridiniens* mobiles qu'on ne l'avait soupçonné jusqu'à présent.

Il n'y a donc pas lieu, comme le propose KLEBS, de classer cette espèce dans un groupe intermédiaire entre les *Péridiniens* et les *Chlorophycées*.

Ces résultats se basent en première ligne sur les observations suivantes :

En partant de stades aussi hétéroclites que le sont des kystes sénescents d'une part et les dinospores de l'autre, on aboutit toujours à des stades absolument identiques, tels que les mikrokystes; ces mikrokystes se rattachent par tous les termes de transition aux kystes sénescents et sont, d'autre part, à même de se transformer en dinospores. On arrive nécessairement à la conclusion que tous ces stades rentrent dans le cycle évolutif du *Gloeodinium montanum*.

Une autre question serait de savoir, si des kystes morphologiquement identiques appartiennent toujours au même genre. Si l'on répond à cette question par la négative, on rejettera, à priori, une étude comme celle-ci, qui se base uniquement sur la comparaison morphologique; seule la culture pure pourrait alors nous fournir des résultats concluants. Si, au contraire, on admet la validité d'une classification purement morphologique, dans le cas où la méthode des cultures pures est inapplicable, on reconnaîtra, ipso facto, le bien fondé de mes conclusions.

D'ailleurs, la comparaison du *Gloeodinium* avec les autres *Péridiniens* mobiles, et aussi avec leurs représentants sédentaires, nous fournit une nouvelle série d'arguments. J'ai basé cette comparaison d'une part sur les études faites par STEIN (1878) et par POUCHET (1883) du *Glenodinium cinctum* et du *Péridinium tabulatum*, par SCHÜTT (1887) du *Péridinium acuminatum*, par HUBER et NIPPKOW (1922) du *Ceratium hirundinella*, de l'autre sur le travail fait par KLEBS (1912) sur les *Phytodiniacées* et celui de CHATTON (1921) sur les *Péridiniens* ectoparasites.

Prenons, pour commencer les *Peridiniens* libres et comparons leur germination avec celle du *Gloeodinium*. Les kystes, temporaires chez les uns, permanents chez l'autre, donnent les deux, lors de leur germination, des dinospores. Chez les premiers, les dinospores, sont du type *Gymnodinium*, chez le *Gloeodinium* du type *Hemidinium*. Chez ceux-ci les dinospores se constituent encore à l'intérieur du kyste avant la mue, chez celui-là elles se développent après la mue.

Cette différence est insignifiante — à mon avis. Car, dans certaines conditions, les dinospores du *Gloeodinium* sont également

internes. C'est ainsi, du moins, que j'interprète quelques stades incomplètement développés, correspondant vraisemblablement à une sporulation précoce qui avait avorté.

Si, pour continuer, nous comparons la structure des *Gloeodinium* avec celle des *Péridiniens* libres, les analogies ne manqueront pas. J'insiste tout particulièrement sur la grandeur et la pigmentation des différents individus. A cet égard, POUCHET constate chez les *Péridiniens* libres un **polymorphisme** qui égale tout à fait celui du *Gloeodinium*. Rien de plus variable que leur taille et leur teinte; en examinant de nombreux individus, on trouve toute la gamme des tons depuis le jaune jusqu'au brun foncé; ceci dépend surtout de leur âge: plus ils sont âgés, plus ils sont clairs. Ce même fait, d'ailleurs, a été constaté par CHATTON chez certains *Péridiniens* ectoparasites qui possèdent de véritables „couleurs de sénescence“.

HUBERT et NIPPKOW, par leurs recherches expérimentales toutes récentes (Flora 1923), ont également mis en évidence le polymorphisme du *Ceratium hirundinella*.

Passons en revue, pour les comparer, les *Phytodiniacées*, chez lesquelles prédomine l'état enkysté. Leur développement se rapproche beaucoup plus de celui du *Gloeodinium* que ne l'avait pensé KLEBS. Le *Cystodinium*, en particulier, dont la sporulation correspond à celle du *Gloeodinium*, établit, par sa plus grande motilité, un pont entre celui-ci et les *Péridiniens* libres. Seul le fait que sa sporulation est précoce et précède la mue, distingue l'un des autres. Ce détail est cependant insignifiant.

Sans cela, les analogies sont parfaites, jusque dans les moindres détails: il y a, p. e., expulsion d'huile par les dinospores, exactement comme chez le *Gloeodinium*.

Au *Cystodinium* et *Gloeodinium* se rattacherait ensuite le *Hypnodinium* dépourvu de motilité, mais possédant encore le sillon transversal, typique des *Péridiniens*. A en croire KLEBS, ce dernier vestige d'une ancienne motilité aurait finalement disparu dans les *Tetradinium* et *Stylodinium*.

C'est sous toute réserve que je cite ces observations, qui m'inspirent aussi peu de confiance que celles qu'il avait faites sur le *Gloeodinium*.

D'ailleurs les faits publiés par PASCHER, il y a une dizaine d'années (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1914), viennent à l'appui de ma critique. Cet auteur a signalé la scissiparité et la sporulation chez le *Hypnodinium*, *Phytodiniacée* typique selon KLEBS. D'après ce résultat cette espèce serait directement voisine du *Gloeodinium*;

elle s'en distingue par le fait que le kyste se cloisonne avant la mue invariablement en quatre cellules; cette régularité est abandonnée chez la *Gloeodinium* suivant mes observations.

Passons finalement aux belles études de CHATTON sur les *Péridiniens* parasites devenus sédentaires; parmi eux, les ectoparasites se rapprochent le plus des *Phytodiniacées*. Ils s'en distinguent par le fait que leur structure végétative est bien plus réduite; par contre, leurs organes de multiplication sont plus perfectionnés. Malgré ces différences, ils possèdent un caractère commun avec les *Phytodiniacées*: leurs spores ont gardé tout à fait les caractères typiques des *Péridiniens* mobiles.

D'autres analogies se présentent, si l'on compare le mode de multiplication chez les uns et les autres. C'est ainsi que la scissiparité des *Péridiniens* ectoparasites est absolument identique à celle que je viens de décrire chez le *Gloeodinium montanum*. La ressemblance est d'autant plus frappante, lorsque (comme c'est le cas du *Apodinium*) la scissiparité est accompagnée de mues et que les anciennes coques s'entassent sur des nouvelles.

La comparaison fort intéressante établie par CHATTON du mode de multiplication des *Péridiniens* mobiles et sédentaires s'applique également au *Phytodiniacées* et au *Gloeodinium* en particulier.

Cet auteur démontre que la scissiparité est toujours le mode de multiplication le plus primitif, soit chez les *Péridiniens* libres, soit chez les *Péridiniens* sédentaires.

Parmi ces derniers, les ectoparasites dont le corps végétatif se rapproche le plus de celui des *Péridiniens* mobiles, ont maintenu la scissiparité; par contre, les endoparasites l'ont peu à peu remplacé par la sporulation.

Si l'on passe en revue, pour ce qui concerne la sporulation, la série des *Péridiniens* parasites, on assiste à une spécialisation de plus en plus grande des cellules sporigènes; cette spécialisation correspond tout à fait à l'importance que prend le phénomène de la sporulation:

Alors que, dans les espèces moins évoluées, toutes les cellules du kyste se transforment d'une manière égale en spores, on voit, dans les espèces supérieures, un seul segment, appelé gonocyte, se spécialiser dans cette fonction. Cette particularité, pense CHATTON, est propre exclusivement aux espèces parasites et n'aurait rien de comparable chez les espèces libres.

Si le *Gloeodinium*, par son mode de vie, diffère des *Péridiniens* ectoparasites, rien n'exclue que ses organes de multiplication ne présentent des analogies. Ne pourrait-on voir, dans ces microkystes,

un premier pas vers la formation de cellules spécialisées, tels que les gonocytes? De fait, j'ai constaté que ce sont ordinairement ces mikrokystes rajeunis, et non les kystes sénescents, qui engendrent des dinospores.

Si, par ce caractère, le *Gloeodinium* a une certaine ressemblance avec les *Péridiniens* parasites plus spécialisés, il garde, d'autre part, un trait ancestral: la scissiparité prédomine considérablement la sporulation, qui est plutôt rare.

L'étude des autres *Phytodiniacées* serait à reprendre sérieusement. Elle seule pourrait créer de nouveaux points de comparaison.

Institut Botanique de l'Université de Strasbourg,  
Février 1924.

### Liste bibliographique.

- ARCHER (1870): On *Chlamydomyxa labyrinthula* nov. gen. et nov. spec. Quart. Journ. Micr. Sci. T. 15.
- BERGH (1887): Über den Teilungsvorgang bei Dinoflagellaten. Zool. Jahrb. Bd. 2 p. 73–87.
- BLEISCH (1863): *Protococcus macrococcus* Hedwigia II.
- BRAUN, A. (1849): Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur. Freiburg i. Br.
- CHATTON (1919): Les *Péridiniens* parasites. Thèse. Paris.
- DANGEARD (1888): Les *Péridiniens* et leurs parasites. Journ. de Botanique p. 126.
- DOFLEIN: Lehrbuch der Protozoenkunde.
- DOGIEL (1908): Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. Mitt. der zool. Station zu Neapel Bd. 18.
- ENTZ (1909): Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. Math.-naturw. Berichte Ungarn Bd. 25 p. 240.
- (1913): Über ein Süßwasser-Gymnodinium. Arch. f. Protistenk. Bd. 29.
- GEDDES (1882): Observations on the resting stade of *Chlamydomyxa labyrinthoides* Quartern. Journ. of Micr. Sci. T. 22.
- HASSAL: Freshwater algae XV new ser. p. 325 LXXX.
- HIERONYMUS (1898): Zur Kenntnis von *Chlamydomyxa labyrinthoides*. Hedwigia Bd. 37 p. 1.
- HUBER u. NIPPKOW (1922): Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von *Ceratiumcysten*. Zeitschr. f. Bot. p. 368.
- JOLLOS (1910): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 p. 179.
- KLEBS (1885): Über die Organisation und systematische Stellung der Peridineen. Biol. Zentralbl. p. 705.
- (1888): Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Untersuch. bot. Inst. Tübingen.
- (1912): Über Flagellaten- und Algen-ähnliche Peridineen. Verh. math.-naturw. Ver. Heidelberg.



- KOFOID, C. A. et SWEZY, O. (1921): The free living unarmored dinoflagellatae. Mem. Univ. California Vol. 5.
- KÜTZING: Phycologia generalis p. 169.  
—: Species algarum p. 207.
- LAUTERBORN (1895): Protozoenstudien: Kern- und Zellteilungen von *Ceratium hirundinella*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59.
- OLTMANN (1921): Morphologie und Biologie der Algen. I. Teil. G. Fischer, Jena.
- PASCHER (1914): Flagellatae I. dans: Süßwasserflora Deutschlands etc. Heft 1. Allgemeiner Teil.
- PAVILLARD (1922): Pronoclituca et Noctiluca. Bull. de la soc. bot. de France p. 365.
- POCHE (1913): Das System der Protozoen. Archiv f. Protistenk. Bd. 30 p. 125.
- POUCHET, G. (1883): Contribution à l'histoire des Cilioflagellées. Journ. d'Anat. et de Physiol. p. 400.
- (1885): Nouvelles contributions à l'histoire des Péridinées marines. Ibid. p. 28.
- RABENHORST: Flora europaea algarum III p. 31.
- RICHTER, P. (1886): Bemerkungen zu einer in der Phycotheca universalis II herausgegebenen Alge. Hedwigia p. 249.
- SCHILLING, A. J. (1891): Süßwasser-Peridineen. Flora Bd. 74.
- (1913): Dinoflagellaten (Peridineen). Heft 3 der Süßwasserflora Deutschlands. G. Fischer (Jena).
- SCHÜTT (1887): Über die Sporenbildung mariner Peridineen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. p. 364.
- STEIN (1878): Der Organismus der Flagellaten und Infusionsthiere. III. Abt. I. Hälfte.
- (1883): Idem II. Hälfte.
- ZEDERBAUR (1904): Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ceratium hirundinella*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. p. 1.

---

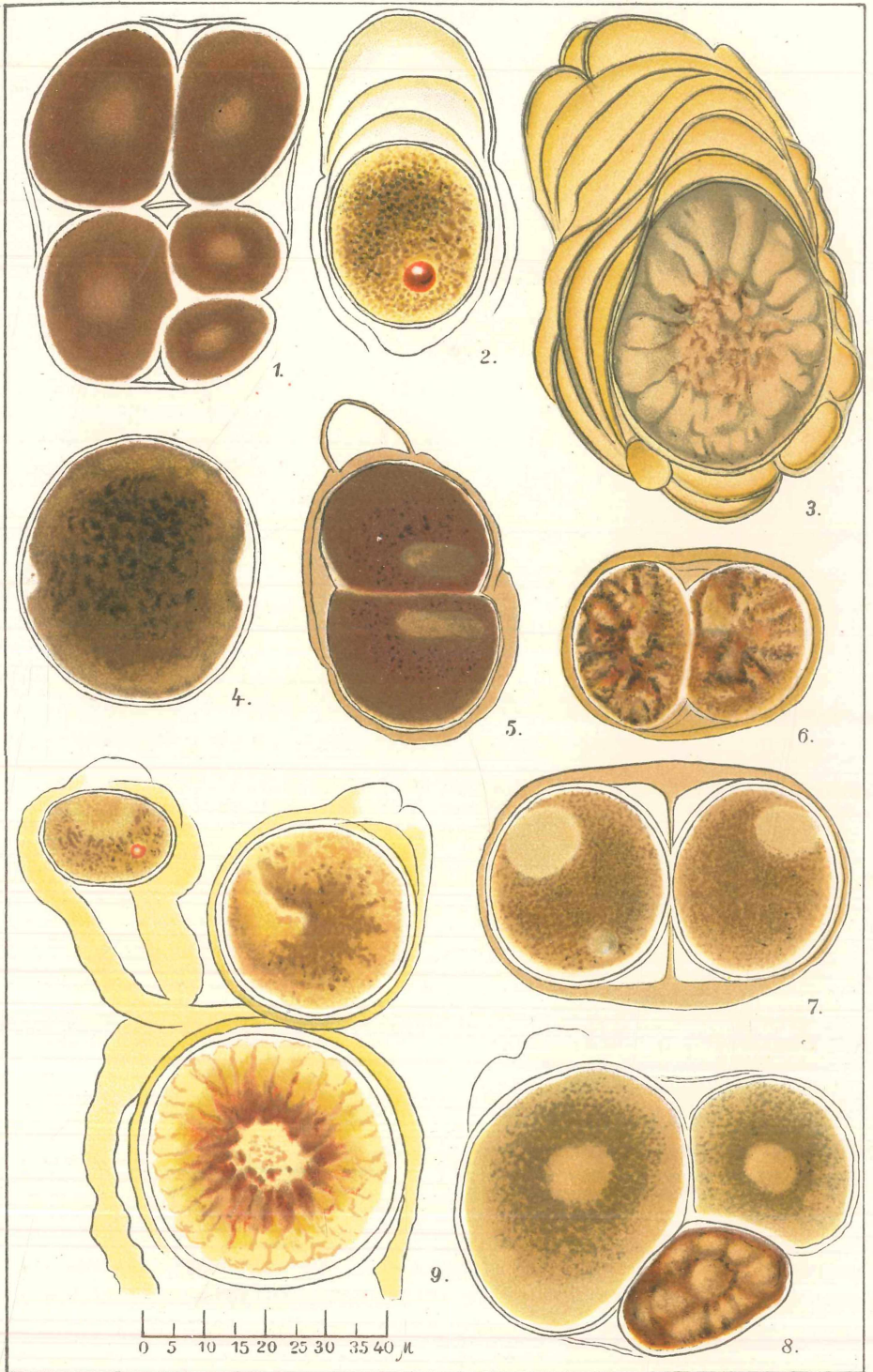
## Explication des figures.

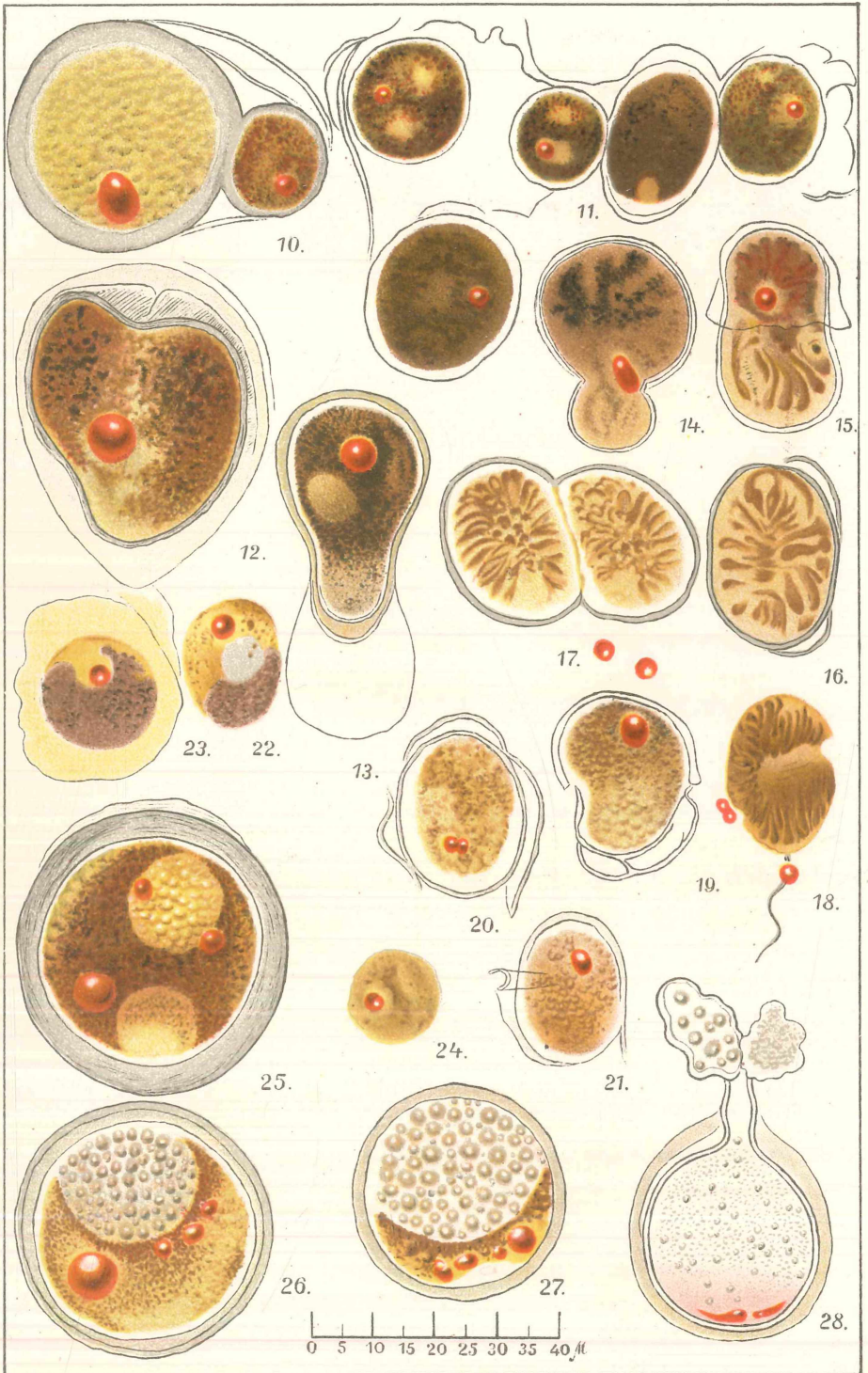
### Planche 4.

- Fig. 1. Kyste adulte pluricellulaire.  
Fig. 2—3. Mues incomplètes d'un kyste moyen et adulte.  
Fig. 4—7. Stades progressifs de la division cellulaire des kystes.  
Fig. 8—9. Formation des mikrokystes.

### Planche 5.

- Fig. 10—11. Formation des mikrokystes.  
Fig. 12—18. Stades progressifs de la sporulation des kystes.  
Fig. 19—24. Stades progressifs de l'enkystement des dinospores.  
Fig. 25—28. Stades progressifs de l'infestation des kystes par une Chytridiacée.
-





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [50\\_1925](#)

Autor(en)/Author(s): Killian Charles

Artikel/Article: [Le cycle évolutif du \*Gloeodinium montanum\* \(Klebs\). 50-66](#)