

Connaissances actuelles et contribution à l'étude de la reproduction et du cycle des Udotéacées (Caulerpales, Chlorophytes)*

ALEXANDRE MEINESZ

Université de Nice, Laboratoire de Biologie et d'Ecologie Marines,
Parc Valrose, 06034 Nice Cedex, France

La famille des Udotéacées (Caulerpales), comprend plus de 120 espèces réparties dans toutes les mers tropicales et subtropicales. Les connaissances sur la reproduction et le cycle de cette famille restent fragmentaires malgré notre contribution qui concerne la reproduction de cinq espèces (*Udotea petiolata* et *U. javensis*, *Penicillus capitatus*, *Halimeda tuna* et *H. incrassata*) et le cycle de deux espèces (*U. petiolata* et *H. tuna*).

Pour les Udotéacées étudiées jusqu'à présent, les caractères suivants sont constants. La reproduction est holocarpique. Les thalles sont dioïques. Le cycle est monogénétique avec une succession de trois stades de développement: le stade protosphère, la stade filamenteux et le stade typique. Pour le *Penicillus capitatus*, le stade filamenteux a été trouvé dans la nature (forme *Espera*), pour l'*U. petiolata*, ce stade a été décrit comme une espèce distincte (*U. minima*).

L'analyse des connaissances actuelles nous a également permis de distinguer des caractères qui varient d'un genre ou d'une espèce à l'autre. Ces distinctions pourront entraîner des révisions taxonomiques.

Pour les espèces étudiées, les structures de reproduction peuvent être bien différenciées ou absentes. Dans le premier cas, elles sont représentées soit par des vésicules gamétogènes (plusieurs vésicules groupées sur un filament ou vésicules isolées), soit par des filaments gamétogènes. Tous les gamètes se concentrent et se forment dans ces organes de reproduction extérieurs au thalle végétatif: la reproduction est extrinsèque. Dans le second cas, les gamètes se développent directement à l'intérieur des filaments du thalle végétatif; il n'y a pas d'organes de reproduction différenciés: la reproduction est intrinsèque.

Enfin, les gamètes sont le plus souvent légèrement anisogames, mais peuvent être très dissemblables par leur taille comme ceux de l'*H. incrassata*. En ce qui concerne la gamétogénèse, deux processus ont été distingués en fonction de la présence ou de l'absence de sphérules gamétogènes à l'intérieur des structures de reproduction ou des filaments végétatifs du thalle.

Introduction

Les connaissances actuelles relatives à la reproduction et au cycle de développement des Udotéacées, sont encore très succinctes et limitées à une faible partie des représentants de cette famille.

La principale difficulté que représente l'étude de la reproduction des Udotéacées est sans aucun doute la faible fréquence des périodes de reproduction. Lorsque ces reproductions s'observent, elles ne concernent qu'un petit nombre d'individus: entre 1 et 20% de la végétation selon les espèces (d'après nos constatations). En outre, la description récente

de la reproduction d'une espèce extrêmement commune en Méditerranée: l'*Udotea petiolata*, a montré que les stades qui précèdent l'émission des gamètes peuvent passer inaperçus car les structures apparentes liées à la reproduction sont très discrètes. Seule une surveillance régulière des végétations d'Udotéacées, qui dans la plupart des cas ne peut être effectuée qu'en scaphandre autonome, permet d'augmenter les chances de trouver des thalles fertiles.

Toutes ces raisons expliquent la pauvreté et l'imprécision des connaissances sur la reproduction des représentants de cette grande famille pourtant répartis dans toutes les mers chaudes du globe. Dans la plupart des cas, les descriptions ont été effectuées à partir d'un seul échantillon présentant

* Cette étude fait partie d'une thèse de Doctorat d'Etat de Sciences Naturelles à soutenir à l'Université de Nice en 1980.

des structures particulières (échantillon souvent déjà fixé ou en herbier lors des observations). Cela implique que les études concernant ce sujet comportent sinon des incertitudes, du moins des descriptions trop sommaires, et certaines observations ont même été déjà infirmées. Dans ce contexte, il n'est pas étonnant que les rares synthèses relatives à la reproduction des Udotéacées soient superficielles et fragmentaires (Ernst, 1904; Fritsch, 1935).

Nos travaux sur ce sujet (notes préliminaires: Meinesz, 1969, 1972a, b, c, 1975, 1980) effectués essentiellement sur des espèces Méditerranéennes, complétés par la synthèse d'une bibliographie exhaustive, permettent de faire le point sur les principales caractéristiques actuellement connues concernant la reproduction et le cycle des Udotéacées.

Matériel et méthodes

Les échantillons fertiles des Udotéacées ont été obtenus soit après une surveillance assidue des espèces en plongée sous marine à toutes les saisons, soit à partir d'échantillons en culture en aquarium.

Les cycles de reproduction ont été étudiés sur l'*U. petiolata* et sur l'*Halimeda tuna*. Après la récolte des thalles fertiles et la copulation des gamètes en aquarium, les zygotes ont été recueillis sur des lames de verre. Ces lames ont été disposées dans des boîtes de Petri contenant un milieu de culture (milieu de von Stosch, 1964). Les boîtes de Petri ont été placées dans des conditions d'éclairage et de température variées. Les meilleurs résultats ont été obtenus à une température de 20 à 23°C avec un éclairage naturel (boîtes disposées à la lumière indirecte du soleil). Le milieu de culture a été changé tous les 15 jours. Des repiquages fréquents ont été effectués pour éliminer les bactéries, diatomées ou Cyanophycées qui se sont développées malgré toutes les précautions utilisées pour filtrer l'eau de mer entrant dans la composition du milieu de von Stosch.

Les cultures en boîtes de Petri ont duré un an à l'issue duquel les thalles filamenteux atteignent 0.5 à 1 cm. Ces thalles ont été cultivés dans un aquarium en verre collé muni d'un système banal d'aération et de filtration en circuit fermé et placé à la lumière indirecte du jour. L'eau de mer de l'aquarium (80 l) n'a pas été enrichie mais a été changée tous les mois; sa température a été maintenue entre 20 et 23°C.

La grande diversité des études relatives à ce sujet nous a conduit à rappeler les connaissances actuelles en signalant les incertitudes que soulèvent certaines descriptions trop sommaires.

Les structures de reproduction

Les descriptions des structures actuellement connues ne concernent qu'une dizaine d'espèces des genres *Avrainvillea*, *Boodleopsis*, *Chlorodesmis*, *Penicillus*, *Udotea* et seize espèces (sur vingt-neuf) du genre *Halimeda*. Nous rappelons ici toutes les publications mentionnant des structures de reproduction en analysant successivement les descriptions relatives à ces six genres.

Le genre *Avrainvillea* Decaisne

La première structure de reproduction a été observée par Howe (1907, pp. 504-507; Icon.: pl. 28, Figs 8 à 25) qui a trouvé un spécimen d'*Avrainvillea nigricans* Decaisne provenant de la Jamaïque, présentant des expansions faisant saillie sur toute la surface du thalle. Ces structures assimilées à des 'sporangies' par l'auteur, ont une teinte vert foncé contrastant avec la couleur brun sale de l'algue. Ils sont représentés par des expansions des filaments siphonnés du thalle dont les extrémités sont nettement renflées. Ils mesurent 0.33 à 0.83 mm de longueur et 0.20 à 0.33 mm de largeur. Malheureusement, un seul thalle présentant ces sporanges a été trouvé, et l'expulsion des zoïdes n'a pu être observée. Des 'spores' de très grande taille (entre 130-300 μm et 66-120 μm de diamètre), sans flagelles, ont été observés dans les 'sporangies'.

Gepp & Gepp (1911, p. 26) trouvent sur la même espèce des 'sporangies' identiques dans des échantillons d'herbier ou conservés dans de l'alcool. Ces auteurs ont également décrit des 'sporangies' similaires, mais vides, chez *Avrainvillea erecta* A. et E. S. Gepp qu'ils ont pu observer sur un échantillon d'herbier. (Gepp & Gepp, 1911 p. 32, Icon.: pl. 10 Fig. 89).

Il faut également mentionner l'observation très sommaire de Gerloff (1960 Icon.: p. 621 Fig. 3b) concernant un spécimen d'*Avrainvillea obscura* (Ag.) J. Ag. récolté au Kenya qui présentait deux expansions cloisonnées à l'extrémité d'un filament du thalle. Bien que la forme de cette anomalie soit très différente de celle des sporanges décrits par

Howe, Gepp & Gepp, l'auteur l'assimile (avec incertitude) à un gamétange.

Le genre Boodleopsis A. et E. S. Gepp

Taylor, Joly & Bernatowicz (1953, pp. 99–102; Icon.: pl. 2, Figs 5–7; pl. 3, Figs 7–10) décrivent les 'organes potentiels' de reproduction qu'ils nomment sporanges (sporangia) du *Boodleopsis pusilla* (Collins) Taylor, Joly & Bernatowicz. Ces sporanges sont représentés par un renflement de l'extrémité de petits filaments siphonnés latéraux. La taille de ces structures varie selon l'origine des spécimens étudiés (spécimens du Brésil: 64–153 μm de diamètre et 83–207 μm de longueur; spécimens des Bermudes: 60–113 μm de diamètre et 60–140 μm de longueur. Le contenu de ces 'sporangies' n'a pas été décrit. D'autre part, ces auteurs mentionnent la présence de véritables cloisons dans les rhizoïdes (pl. 2, Figs 8, 12 et 13) ce qui n'a jamais été observé chez toutes les autres Udotéacées.

Cribb (1954, p. 19) a également observé, sur des échantillons de la même espèce provenant du Queensland, de larges expansions ovales et basales ressemblant aux sporanges décrits par Taylor, Joly & Bernatowicz. Cet auteur ne donne pas de description sur le contenu de ces vésicules.

Trono (1971, pp. 45–46, Pl. 1 p. 59) décrit des sporanges d'une nouvelle espèce (*B. carolinensis* Trono). Il signale que ces sporanges sont séparés du reste du thalle par une cloison (p. 46). Ces spores, non sexuées, germent directement (p. 46 et Pl. 1: Fig. 8). Ce type de sporocyste et ce mode de reproduction n'ont jamais été observé chez les autres Udotéacées.

Le genre *Boodleopsis* présente des caractéristiques très différentes des autres Udotéacées. Des précisions concernant le mode de reproduction permettra vraisemblablement de séparer ce genre des Udotéacées.

Le genre Chlorodesmis Harvey et Bailey

Il y a plus d'un siècle que Sonder (1871; Icon.: Taf. 6, Fig. 9) a décrit une structure possible de reproduction 'Fruchttragende Spitze eines Fadens' observée sur un spécimen de *Chlorodesmis comosa* Harvey & Bailey, provenant du Queensland (Australie). Il a simplement trouvé une forte concentration de chloroplastes à l'extrémité des

filaments siphonnés. Cette observation est reprise par J. Agardh (1887, pp. 48–49) mais contestée par Ducker (1965, p. 159) qui a pu examiner le spécimen fertile décrit par Sonder. En effet, l'échantillon d'herbier ne présente pas les structures de reproduction que ce dernier auteur a décrit sur le *Chlorodesmis baculifera* (J. Agardh) Ducker (ex *C. bulbosa* (Womersley) Ducker). En effet, Ducker (1965, pp. 153–160; Icon.: Fig. 3 (A–B) p. 154, Fig. 4 (A, B, C) p. 156) a trouvé trois spécimens fertiles de cette espèce récoltés dans la région de Point Lonsdale, Victoria (Australie). Le *C. baculifera* fertile présente des grappes de 10 à 30 vésicules portées par des axes dichotomes se développant latéralement sur les filaments siphonnés de l'algue. Ces vésicules pédicellées mesurent 0.7–1.5 mm de longueur (pédicelle compris) et 170–190 μm de largeur. Tous les zoïdes (biflagellés) se concentrent et se différencient dans ces grappes de vésicules.

Ducker (1967, p. 163) a vainement cherché des thalles fertiles du *Chlorodesmis comosa*, cet auteur pense pourtant que l'abondance de cette espèce est liée à un bon mécanisme de reproduction.

Le genre Penicillus Lamarck

Dans la description de la biologie des *Penicillus* des Antilles (ex *Nesea* Lamouroux), Duchassaing de Fontbressin (1850, p. 27 et p. 28) donne un indication erronée sur leur reproduction: 'L'encroutement des Nésées offre des cellules tantôt ouvertes et tantôt fermées, elles sont très nombreuses, se sont sans doute des capsules ovifères'.

Woronin (1862, p. 210; Icon.: pl. 11 Figs 5 et 6) note au sujet de l'*Espera mediterranea* (actuellement *Penicillus capitatus*) récolté à Antibes (Golfe Juan, côtes continentales françaises de la Méditerranée) 'je n'ai trouvé que sur deux individus des corps sphériques qui peut être sont des organes reproducteurs. Leur signification m'est restée inconnue. Dans le plasma de ces corps, qui sont pourvus d'une membrane très épaisse, se trouvaient, outre la chlorophylle d'une nuance très foncée, des graines de féculé d'assez grande dimension.'

J. Agardh (1887, p. 61) ayant observé des filaments présentant des extrémités renflées contenant de nombreux chloroplastes, suppose que la reproduction s'effectue dans cette zone du thalle.

Ernst (1904, p. 230) contredit la description de Woronin (1862) et pense que les corps sphériques observés sont des 'oeufs d'insectes'. Gepp & Gepp

(1911, p. 73) signalent que les cellules assimilées à des capsules ovifères par Duchassaing (1850) ne sont que des pores présents dans la calcification des parois des filaments.

Hillis-Colinvaux (1973, pp. 331-332; Icon. Pl. 1A; 1974) mentionne une observation sur la reproduction en aquarium de deux spécimens de *P. capitatus* Lamarck provenant des Caraïbes. Les observations, réalisées seulement après l'émission des zoïdes, ont permis de remarquer que les thalles, vidés de leur contenu, ne présentent pas de structures différenciées. Hillis-Colinvaux a simplement pu constater que l'extrémité des filaments siphonnés composant les frondes dressées n'était pas calcifiée.

Nous avons également pu observer la reproduction du *P. capitatus* (Meinesz, 1975). Nous avons suivi en aquarium la reproduction de huit exemplaires prélevés sur les côtes françaises de la Méditerranée (Golfe Juan). Les thalles en reproduction sont reconnaissables avant l'émission des zoïdes par leur aspect extérieur: leur stipe et l'extrémité des filaments siphonnés sont blancs (Fig. 1). Les zoïdes en formation se concentrent dans le pinceau de filaments siphonnés qui étaient bien calcifiés, sauf dans la partie apicale, ce qui est identique aux spécimens stériles (Fig. 2). Comme Hillis-Colinvaux, nous avons remarqué que la reproduction de cette espèce est holocarpique.

Le genre *Udotea* Lamouroux

Kützing (1843, p. 309, Icon.: tab. 42, III (2)) figure un thalle d'*Udotea petiolata* (ex *Rhipozonium lacinatum*) présentant des corps sphériques situés sur la bordure du thalle. En assimilant ces structures à la reproduction, il généralise cette observation au genre *Udotea* (Kützing, 1849, p. 502 'spermatia lateralia globosa').

Yamada (1934, p. 75; Icon.: Fig. 42-43) a constaté que plusieurs échantillons fixés d'*Udotea orientalis* A. et E. S. Gepp, provenant des îles Ryukyu (Japon), présentaient des bordures composées d'expansions renflées (210 μm de diamètre) contenant 'une substance dense et intensément verte'. L'auteur nomme ces structures des sporanges sans avoir pu observer les zoïdes.

Nasr (1939, p. 54; Icon.: Fig. 5 p. 54) décrit un spécimen d'*Udotea javensis* A. et E. S. Gepp, récolté en Mer Rouge, présentant des expansions renflées à l'extrémité des filaments siphonnés. Bien que le contenu de ces expansions ne semble pas

avoir été observé, l'auteur assimile ces structures à des sporanges.

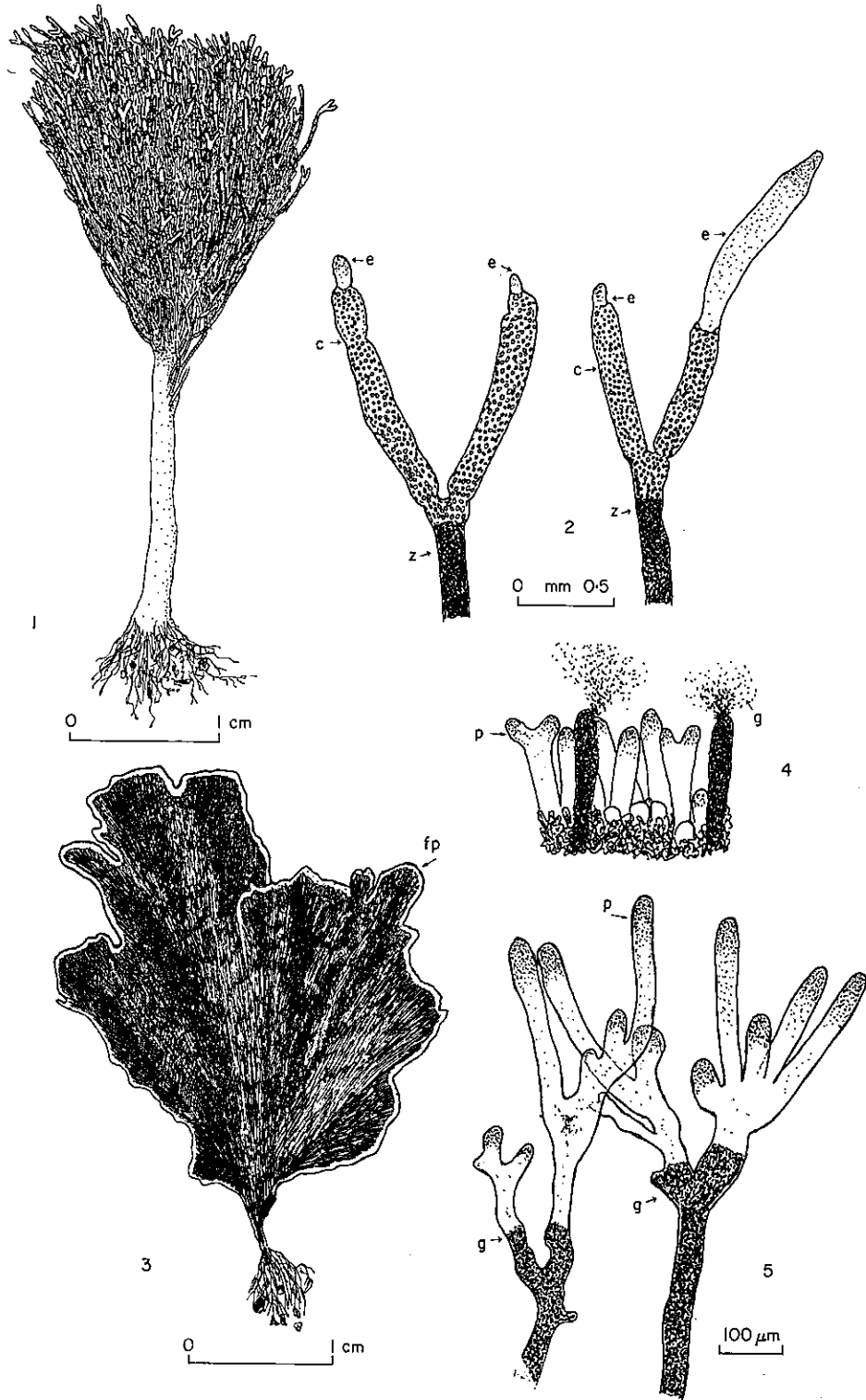
Phillips (1957; Icon.: Fig. 1 p. 254) rapporte l'observation d'une anomalie présentée par l'extrémité d'un filament siphonné situé à la périphérie du thalle d'un spécimen d'*Udotea cyathiformis* Decaisne récolté en Floride. L'extrémité de ce filament était renflée et cloisonnée. Il compare cette structure au 'gamétange femelle' du *Codium*. Cette observation est très sommaire, car elle ne concerne qu'une anomalie présentée par un seul thalle conservé au formol. L'auteur ne donne aucune indication relative au contenu de ce (pseudo) gamétange.

A la suite de cette publication, Moorjani (1969; Icon.: Fig. 1 p. 228) décrit une anomalie similaire chez *U. orientalis* A. et E. S. Gepp récolté au Kenya, qu'il attribue avec réserve à une structure de reproduction. Cette observation est également restreinte à trois anomalies trouvées sur trois frondes. Aucune indication n'est donnée en ce qui concerne le contenu de ces structures.

En fait, c'est Nizamuddin (1963; Icon.: Fig. 1 p. 224; Fig. 2 p. 245) qui est le premier à pouvoir décrire avec certitude la reproduction d'une Udotée (*U. indica* A. et E. S. Gepp). En effet, il a pu observer des zoïdes dans des gros filaments renflés situés en bordure des frondes. Contrairement aux descriptions de Phillips & Moorjani, ces structures ne sont pas cloisonnées à leur base. Les organes de reproduction sont donc simplement représentés par de gros filaments siphonnés renflés en massue qui mesurent jusqu'à 2400 μm de diamètre sur 16.2 mm de longueur. L'auteur a observé que la reproduction est holocarpique.

Beth dans une communication orale (1964, non publiée) effectuée lors d'une réunion de la Société Phycologique Internationale à Naples (septembre 1963) fit part de ses études concernant l'*U. petiolata* (Turra) Boergesen qui lui ont permis d'obtenir au laboratoire des thalles fertiles.

Nos observations précisent la reproduction de cette espèce (Meinesz, 1969; Icon.: p. 1064; 1972a; Icon.: p. 1976) que nous avons rencontrée fréquemment en reproduction à l'automne dans le Golfe Juan (côtes françaises de la Méditerranée). Les thalles en voie de reproduction peuvent se distinguer des thalles stériles: ils présentent une frise claire de quelques millimètres en bordure du thalle (Fig. 3). Cette frise est constituée d'expansions des filaments siphonnés. Ces structures peu différenciées que nous avons appelé papilles, sont plus ou moins



renflées à leurs extrémités et contiennent un cytoplasme dense dépourvu de gamètes ou de chloroplastes (Figs 4-5). Les gamètes se développent et se concentrent dans la partie végétative du thalle, ainsi, la veille de la reproduction, tout le thalle contient des gamètes. La reproduction est holocarpique: tout le thalle se vide essentiellement par déchirure de l'extrémité apicale des papilles. Les frondes fertiles ainsi vidées de leur contenu, se désagrègent rapidement.

Plus récemment, nous avons pu décrire la reproduction de l'*U. javensis* (Meinesz, 1980). Les thalles fertiles ont été observés en plongée sous marine par 15 m de profondeur sur la pente externe de l'atoll de Takapoto (Polynésie Française). Ces thalles sont caractérisés par la couleur blanche de leur partie végétative qui est surmontée de plusieurs gros filaments libres vert foncé qui mesurent 220-310 μm de diamètre sur 2.5-3.8 mm de longueur (Fig. 6). Les filaments siphonnés du thalle végétatif sont vides tandis que les structures de reproduction, que nous avons appelées filaments gamétogènes, contiennent 20 à 30 sphérules mesurant 140-180 μm de diamètre (Fig. 7). La reproduction est holocarpique: tôt le matin, toutes les sphérules sont expulsées par une déchirure de la partie apicale des filaments gamétogènes; ces sphérules libèrent des zoïdes dont les caractéristiques n'ont pu être observées. Les frondes fertiles, vidées de leur contenu, se désagrègent rapidement.

Le genre *Halimeda* Lamouroux

Contrairement aux autres espèces d'Udotéacées, les mentions, accompagnées ou non de descriptions, de la reproduction des espèces du genre *Halimeda* sont nombreuses. Nous avons relevé soixante références concernant la reproduction de seize espèces sur les vingt-neuf de ce genre [inventaire

des espèces dans la monographie de Hillis (1959) et notes complémentaires de Taylor (1962), Colinvaux, & Graham (1964), Valet (1966), Goreau & Graham (1967), Colinvaux (1968a, 1969)]. Les espèces suivantes ont été trouvées fertiles: *Halimeda copiosa* Goreau & Graham: Goreau & Graham (1967, pp. 436-437, Icon.: Figs 6-7 p. 434); *Halimeda cuneata* Hering: Chihara (1956, Icon.: Fig. 2 p. 104, Fig. 3 p. 105), Hillis-Colinvaux (1973, p. 331, In Herb. Valet); *Halimeda cylindracea* Decaisne: Valet (1968, p. 48, Icon.: pl. 10 Fig. 1); *Halimeda discoidea* Decaisne: Egerod (1952, p. 398, Icon.: p. 396: Fig. 19C, pl. 38: Fig. B), Hillis (1959, Icon.: p. 399: pl. 8: Figs 5-8); *Halimeda favulosa* Howe: Hillis (1959, p. 371, Icon.: p. 399: pl. 8: Figs 2-3-4); *Halimeda gracilis* Harvey ex J. Agardh: Gepp (1903, p. 165-167, Icon.: p. 167: Figs 1-2-3), Gepp (1904, p. 194-195, Icon.: Tab. 461: Figs 1, 2, 3), Hillis-Colinvaux (1973, p. 331); *Halimeda incrassata* (Ellis) Lamouroux: Howe (1907, ex *H. tridens*: pp. 493-494, Icon.: pl. 27: Fig. 1, pl. 1, pl. 28: Figs 3-7), Howe (1915, ex *H. tridens*, p. 223), Taylor (1928, ex *H. tridens*, p. 85, Icon.: pl. 10: Fig. 14), Taylor (1960, p. 181), Colinvaux, Wilbur & Watabe (1965, p. 73, Icon.: pl. 2: Fig. 2), Kamura (1966, pp. 302-310, Icon.: p. 303), Colinvaux (1968b, p. 4); *Halimeda macroloba* Decaisne: Zanardini (1871, p. 131 et même texte, 1876, p. 543, l'illustration citée dans ces textes: 1871: Tav. 112 et 1876: Tav. 30 figure un *Halimeda tuna* en reproduction), Schmitz (1880, p. 144), Weber-van Bosse (1926, pp. 86-88, Icon.: p. 87: Figs 9-10, p. 88: Fig. 11), Kanda (1940, pp. 20-26, Icon.: p. 24: Figs 5-6), Hillis (1959, p. 376—In Herb. Kostermans), Valet (1968, p. 47, Icon.: pl. 10: Fig. 4), Merten (1971, p. 39-41, Icon.: p. 39: Fig. 6), Hillis-Colinvaux (1973, p. 331); *Halimeda macrophysa* Askenasy: Hillis-Colinvaux (1973, p. 331); *Halimeda micronesica* Yamada: Hillis-Colinvaux (1973, p. 331); *Halimeda monile* (Ellis et Solander) Lamouroux:

FIGS 1-5. Types de reproduction intrinsèque. c, calcification typique des filaments; e, extrémité non calcifiée; z, zoïdes.

FIGS 1-2. Le *Penicillus capitatus* en reproduction. FIG. 1. Fronde fertile montrant la blancheur du stipe et des extrémités des filaments du capitulum. FIG. 2. Extrémité des filaments du capitulum montrant la position des zoïdes dans ces filaments végétatifs peu différenciés.

FIGS 3-5. L'*Udotea petiolata* en reproduction. g, gamètes; p, papilles; fp, frise de papilles. FIG. 3. Fronde fertile montrant la frise de couleur blanche sur le rebord du thalle. FIGS. 4-5. Extrémité des filaments du flabellum légèrement renflés en papilles par lesquelles s'échappent les gamètes lors de l'émission.

Hillis (1959, Icon.: p. 399: pl. 8: Figs 12-13), Colinvaux, Wilbur & Watabe (1965, p. 73), Hillis-Colinvaux (1973, p. 331); *Halimeda opuntia* (Linné) Lamouroux: Kamura (1966, pp. 302-310, Icon.: p. 304, Valet (1968, p. 47); *Halimeda scabra* Howe: Howe (1905, p. 243, Icon.: pl. 1: Figs 2-3, pl. 12: Figs 8-11), Howe (1907, p. 492), Taylor (1924, p. 206), Taylor (1925, p. 124), Taylor (1928, p. 84, Icon.: pl. 10: Figs 10, 15, 18), Taylor (1960, p. 180, Icon.: pl. 25: Fig. 10), Hillis (1959, Icon.: p. 399: pl. 8: Figs 10-11), Hillis-Colinvaux (1973, p. 331, In Herb. Tsuda); *Halimeda simulans* Howe: Taylor (1928, p. 84), Valet (1968, p. 49, Icon.: pl. 11: Fig. 3), Hillis-Colinvaux (1973, p. 331—In Herb. Tsuda); *Halimeda tuna* (Ellis & Solander) Lamouroux: Derbès & Solier (1856, pp. 46-47, Icon.: pl. 11: Figs 18-22 et pl. 12: Figs 1-5), Bompard (1867, décrit sous le nom de *Botryophora dichotoma*: pp. 129-130), Zanardini (1871, pp. 131-132, Icon.: Tav. 112; même texte et Iconographie: 1876, pp. 543-544, Icon.: Tav. 30), Schmitz (1880, pp. 140-147, décrit également la reproduction de la f. *platydisca*), Went (1890, pp. 353-354), Gepp (1904, pp. 195-197, Icon.: Tab. 461: Figs 4-8), Howe (1907, pp. 491-494, Icon.: pl. 28: Figs 1-2 et pl. 27: Figs 2-4), Funk (1927, forma *platydisca*, p. 327, Icon.: Taf. 5: Fig. 1, Taf. 4: Figs 1-2), Ollivier (1929, p. 99), Nasr (1947, p. 50), Feldmann (1951, forma *platydisca*, pp. 1309-1310), Funk (1955, p. 26), Rayss (1955, p. 29, Icon.: p. 30: Fig. 4), Ernst (1959, p. 506), Beth (1962, pp. 515-534), Ercegović (1963, p. 43, Icon.: p. 42: Tafel 8), Colinvaux, Wilbur & Watabe (1965, p. 73), Meinesz (1972b, pp. 1363-1365); *Halimeda velasquezii* Taylor: Hillis-Colinvaux (1973, p. 331—In Herb. Tsuda).

La majeure partie de ces mentions de la reproduction des *Halimeda* se réfère à de simples signalisations sans aucune description des structures de reproduction. La plupart des observations ont été réalisées sur des échantillons d'herbier, ou sur des spécimens conservés au formol; beaucoup ont été effectuées à partir d'un seul exemplaire fertile.

Outre notre contribution à la description de la reproduction et du cycle de l'*H. tuna* (Meinesz, 1972b), nous avons également eu l'occasion d'observer la reproduction de l'*H. incrassata* le 9 août 1978 à Moorea (Polynésie Française). Les caractéristiques de cette reproduction, qui confirment les connaissances actuelles sur cette espèce, seront décrites ultérieurement.

L'analyse de toutes ces données permet de dégager une grande similitude en ce qui concerne les struc-

tures de reproduction des espèces d'*Halimeda* qui ont été trouvées fertiles. Les thalles en reproduction sont facilement reconnaissables: la partie végétative est nettement plus blanche que celle des thalles stériles, et les articles sont surmontés d'une frise de couleur vert foncé ou vert brunâtre. Cette frise est constituée de filaments siphonnés plus ou moins ramifiés dichotomiquement et terminés par des vésicules sphériques dans lesquelles se concentrent et se différencient les gamètes. Hillis (1959, pp. 331-332) dans une analyse de la reproduction de ce genre, considère que les connaissances concernant ces structures de reproduction sont encore incomplètes et pas assez précises pour effectuer des comparaisons ayant une valeur taxonomique. Depuis, les connaissances ont peu évolué; néanmoins, on peut distinguer quelques caractères qui doivent faire l'objet d'une attention particulière, notamment en ce qui concerne les points suivants:

(1) L'insertion des filaments siphonnés porteurs des vésicules gamétogènes. A ce sujet, Hillis (1959, p. 332) effectue les distinctions suivantes: ces filaments peuvent:

- (a) provenir des filaments médulaires au niveau d'une fusion de deux filaments,
- (b) prendre naissance sur des parties latérales des filaments médulaires,
- (c) se développer sur des utricules primaires ou secondaires.

(2) Le nombre moyen de vésicules gamétogènes par filament porteur. Exemple: 4-6 en moyenne pour *H. favulosa* (Hillis 1959, p. 399: Fig. 4); plus de 30 pour *H. incrassata* (= *H. tridens*) (Howe, 1907, pl. 28, Fig. 3).

(3) La taille des vésicules gamétogènes et des filaments porteurs. Exemple: 90-250 μm de diamètre pour les vésicules de *H. opuntia* (Kamura, 1966, p. 305); 200-380 μm de diamètre pour celles de *H. incrassata* (= *H. tridens*), (Howe, 1907, p. 494). 0.4-0.95 mm de longueur pour les filaments porteurs de vésicules chez *H. opuntia* f. *intermedia* (Kamura, 1966, p. 305); 1.3-2.9 mm de longueur pour ceux de *H. incrassata* (Kamura, 1966, p. 305).

(4) Le degré de ramification des filaments porteurs de vésicules. Exemple: pas de ramification ou une seule dichotomie pour *H. cuneata* (Chihara, 1956, p. 105) et *H. copiosa* (Goreau & Graham, 1967, p. 437); de une à cinq dichotomies successives pour *H. incrassata* (= *H. tridens*) (Howe, 1907, p. 493).

(5) La disposition générale des structures de reproduction sur les articles. Sur tout le bord supérieur des articles pour la plupart des espèces,

sur une portion latérale du bord supérieur des articles chez *H. gracilis* (Gepp, 1904, p. 195, Tab. 461, Figs 2 et 5).

(6) L'existence ou l'inexistence d'une cloison ou d'un bouchon à la base des vésicules. Seul Howe (1907, p. 243) a jusqu'à présent trouvé ces cloisons chez *H. tuna* et *H. scabra*. Ceci n'a pas été observé par Feldmann (1951, p. 1309) chez *H. tuna*. Les observations de Howe sont contestées par Colinvaux, Wilbur & Watabe (1965, p. 77) qui donnent une interprétation sur ces éventuelles structures apparentes.

Il est vraisemblable que certains de ces caractères varient d'un spécimen à l'autre, ou chez une même espèce, en fonction de sa situation bathymétrique ou géographique. Ainsi, de nombreuses descriptions pourront éliminer ou confirmer des caractères taxonomiques éventuels. Les observations devront porter sur toutes les espèces et sur un grand nombre de spécimens dont les structures de reproduction sont arrivées au terme de leur maturité.

L'émission des zoïdes et le mode de reproduction ont été plus particulièrement observés par Feldmann (1951) qui a souligné l'originalité de la reproduction par holocarpie de l'*H. tuna*. Cette holocarpie a également été observée par la suite, chez *H. cuneata*, Chihara (1956); *H. incrassata*, Kamura (1966), Colinvaux, Wilbur & Watabe (1965); *H. macroloba*, Merten (1971); *H. monile*, Colinvaux, Wilbur & Watabe (1965); *H. opuntia*, Kamura (1966); *H. tuna*, Beth (1962), Colinvaux, Wilbur & Watabe (1965). Nous l'avons également constaté chez *H. tuna* (Meinesz, 1972b) et chez *H. incrassata*.

Il convient de signaler ici que l'espèce *H. cuneata* a pu être confondue avec l'*H. discoidea* dans les publications antérieures à la monographie de Hillis (1959). Dans notre étude, nous mentionnons le nom d'espèce auquel les auteurs ont fait, à tort ou à raison, référence.

Les gamètes et la gamétogenèse

Les connaissances actuelles sur les gamètes et leur formation sont très sommaires. En effet, la plus grande partie des descriptions d'espèces fertiles d'Udotéacées a été réalisée à partir d'échantillons d'herbier ou de spécimens conservés au formol. Les observations effectuées sur du matériel vivant, nécessaire pour la description des gamètes, sont peu nombreuses et ne sont précises que chez six espèces d'Udotéacées appartenant aux genres *Halimeda* et *Udotea*.

C'est dès 1856, que Derbès & Solier ont pu décrire l'émission des zoïdes biflagellés chez *H. tuna*, ce qui fut confirmé par Schmitz (1880, p. 143), par Went (1890, pp. 353-354, Icon. Bd 21, Fig. 68B), puis par Gepp (1904, p. 196) sur la même espèce.

Howe (1907, pp. 505-506, pl. 28, Figs 21 à 25) décrit des 'spores' de grande taille chez *A. nigricans*, mais ses observations, réalisées sur un seul spécimen, ont été effectuées sur un thalle fixé. Kanda (1940, p. 24 Fig. 7) décrit chez *H. macroloba* des 'spores' (en formation?) sans flagelles, mais portant un stigma et de nombreux chloroplastes.

Ces anciennes descriptions incomplètes sont suivies d'une série d'observations précises qui permettent de dégager une certaine analogie en ce qui concerne le contenu des thalles fertiles des Udotéacées.

Nasr (1947, p. 50) détermine le premier la nature sexuée des zoïdes de l'*H. tuna*, après avoir observé leur fusion. Feldmann (1951, p. 1309) constate la dioecie de cette espèce. La dioecie a été observée par la suite chez toutes les Udotéacées où les gamètes ont été décrits: *H. cuneata* (Chihara, 1956, p. 109), *H. incrassata* (Kamura, 1966), *H. macroloba* (Merten, 1971), *H. opuntia* (Kamura, 1966), *Udotea petiolata* (Meinesz, 1969, 1972a). Elle a été confirmée chez *H. tuna* par Beth (1962, p. 517) et Meinesz (1972b).

Pour *U. petiolata*, ainsi que pour *H. tuna*, nous avons souvent constaté *in situ* et en aquarium que les thalles se reproduisent par groupes compacts. Chaque groupe de frondes présente le même type de gamètes. Cette observation s'explique par le fait que chez ces Udotéacées, un thalle n'est pas constitué par un seul élément assimilateur, mais par un groupe de frondes reliées par un réseau de rhizoïdes plus ou moins enfouis dans le substrat. C'est cet ensemble qui constitue un individu dont les frondes assimilatrices ne sont pas indépendantes puisqu'elles se reproduisent en même temps, et qu'elles présentent toutes le même sexe. La dioecie est donc vérifiée pour l'ensemble des frondes reliées par les rhizoïdes.

Chihara (1956, p. 109) distingue chez *H. cuneata* le sexe des gamètes par l'absence (mâle) ou la présence (femelle) d'un stigma. Les fusions qui ont été décrites montrent bien que les couples de gamètes sont toujours formés d'un gamète sans stigma et d'un gamète portant un stigma (Chihara, 1956, p. 106, Fig. 4; Kamura, 1966, p. 308, Fig. 3; Meinesz, 1972b, p. 1364, Fig. B; Meinesz, 1972a,

TABLEAU 1. Connaissances actuelles sur les caractéristiques des gamètes des Udotéacées

Genre, espèce	Auteur, référence	Gamète mâle (sans stigma)			Gamète femelle (avec stigma)		
		Longueur (µm)	Largeur (µm)	Nombre de chloroplastes	Longueur (µm)	Largeur (µm)	Nombre de chloroplastes
<i>Halimeda cuneata</i>	Chihara (1956), p. 106, Icon. Fig. 4	5.0-6.3	2.0-2.9	1-2	6.3-7.5	2.3-3.5	1-2
<i>Halimeda incrassata</i>	(a) Kamura (1966), p. 308 & tab. 3 p. 306	3.5-11	2.5-6	1-3	12.4-22.5	7-13	6-23
	(b) Meinesz (inédit)	5	2	1-2	12-18	8-10	8-15
<i>Halimeda macroloba</i>	Merten (1971), p. 40	2.1	1.5	?	6-10	3	?
<i>Halimeda opuntia</i> f. <i>typica</i>	Kamura (1966), p. 308, Icon. Fig. 3.	4.8-7.0	2.0-3.0	1	5.0-7.5	2.2-3.5	1-3
		4.8-6.0	2.5-3.7	1	6.8-3.3	2.6-8.4	1-3
<i>Halimeda tuna</i> f. <i>platydisca</i>	Feldmann (1951), p. 1309-1310	5-6	—	1-3	7-8	3-4	1-3
<i>Udotea petiolata</i>	Meinesz (1969, 1972a)	6-7	2-2.5	1	9-10	2-3	1

p. 1976, Fig. B). Cette différence fondamentale entre les deux types de gamètes permet de reconnaître rapidement, sans examen au microscope, le sexe des thalles: en effet, les pigments des stigmas des gamètes femelles donnent aux vésicules gamétogènes des *Halimeda* ou au thalle d'*Udotea* une couleur vert foncé ou vert brunâtre, tandis que les individus présentant des gamètes sans stigmas (mâles) ont des teintes plus claires: vert clair, vert jaune (Feldmann, 1951; Chihara, 1956; Kamura, 1966; Beth, 1962; Meinesz, 1969, 1972a, b).

La taille du gamète femelle est toujours supérieure à celle du gamète mâle (Tableau 1). Une légère anisogamie est ainsi observée chez *H. tuna* (Feldmann, 1951), *H. cuneata* (Chihara, 1956), *H. opuntia* (Kamura, 1966), *H. macroloba* (Merten, 1971) et *U. petiolata* (Meinesz, 1969, 1972a). Une très forte anisogamie a été observée chez *H. incrassata* par Kamura (1966) où le gamète femelle est deux fois plus volumineux que le gamète mâle. Nous

confirmons cette dernière description après avoir observé les gamètes de cette espèce au cours d'un cycle de reproduction durant le mois d'août 1978 à Mooréa, Polynésie Française (Fig. 22).

A ces descriptions précises s'ajoutent des observations incomplètes, mais non contradictoires, réalisées sur d'autres espèces d'Udotéacées. Nizamuddin (1963) n'a pu observer que des 'zoïdes similaires' chez *U. indica*. Chez *P. capitatus*, Hillis-Colinvaux (1973) a pu observer des 'zoïdes' et Meinesz (1975) des zoïdes biflagellés d'un seul type (sans stigma et mesurant 6 µm de longueur et 2 µm de largeur). Il en est de même pour *Chlorodesmis baculifera* (= *C. bulbosa*), où un seul type de zoïde biflagellé a pu être trouvé (Ducker, 1965, p. 155).

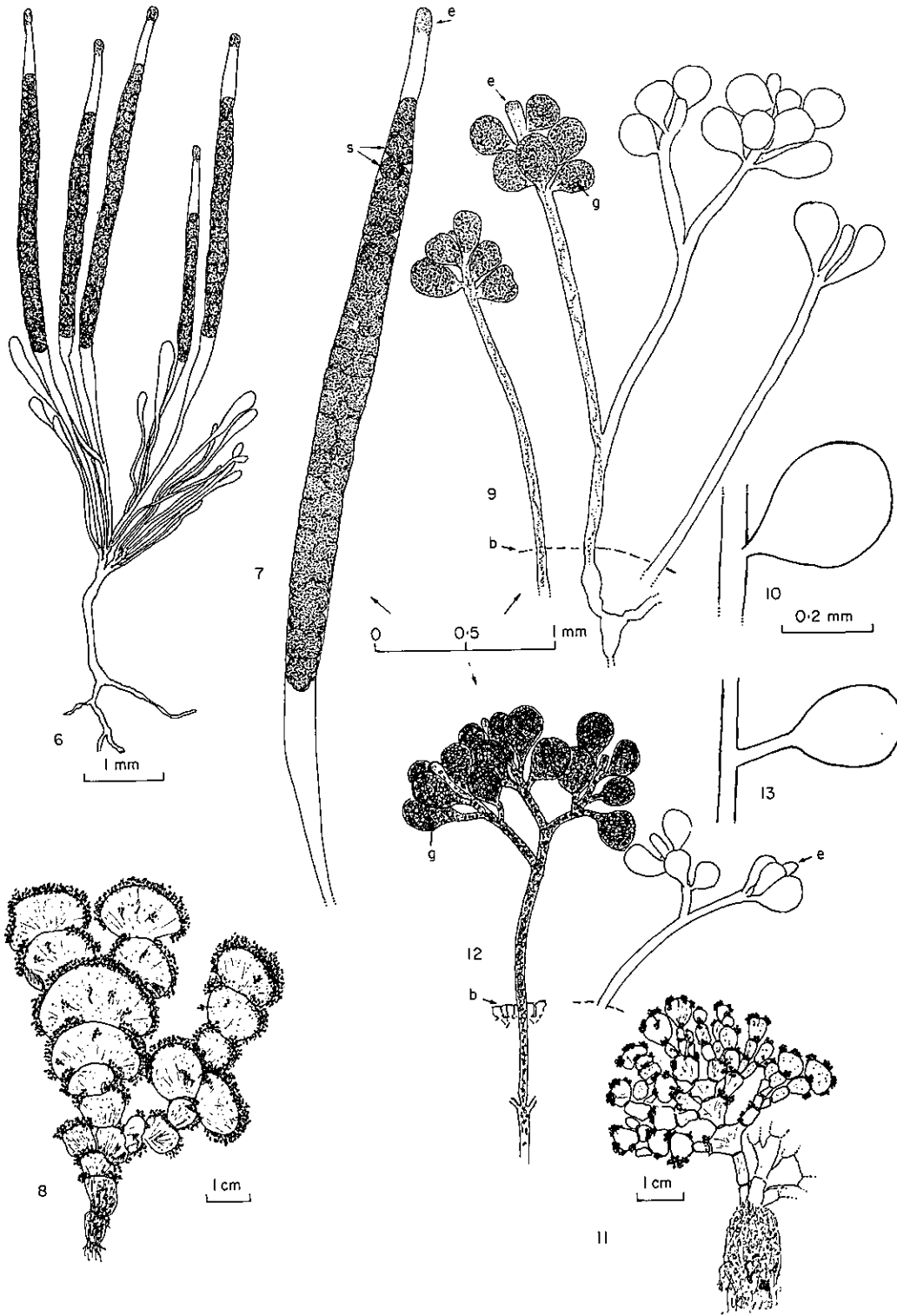
Le contenu des structures de reproduction de l'*U. javensis* (Meinesz, 1980) semble assez particulier pour les Udotéacées. Chez cette espèce, nous avons constaté l'existence de grandes sphérules (20 à 30 par filament gamétogène) mesurant 140 à

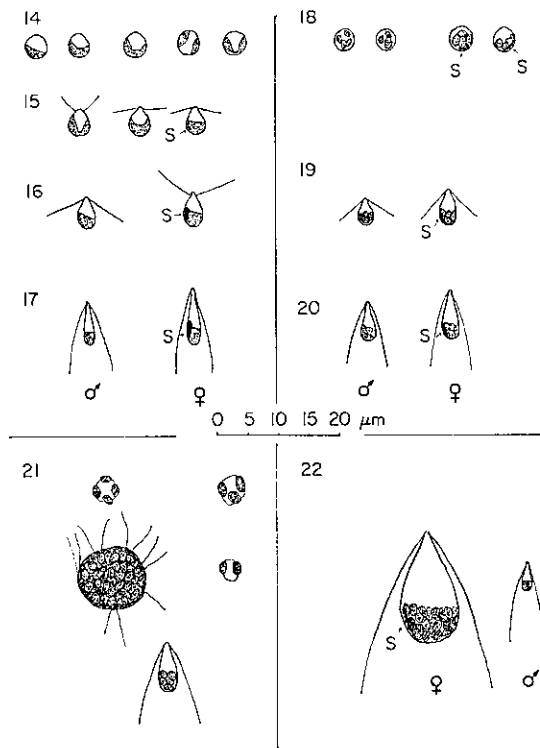
FIGS. 6-13 Types de reproduction extrinsèque. s, sphérules gamétogènes; e, extrémité du filament par où s'échappent les zoïdes.

FIGS 6-7. L'*Udotea javensis* en reproduction. FIG. 6. Fronde juvénile fertile. FIG. 7. Filament gamétogène.

FIGS 8-10. L'*Halimeda tuna* en reproduction. g, gamètes; e, extrémité des filaments par où s'échappent les gamètes lors de l'émission; b, bord du disque. FIG. 8. Fronde fertile montrant la disposition régulière des grappes de vésicules gamétogènes sur le bord des disques. FIG. 9. Grappes de vésicules gamétogènes. FIG. 10. Vésicule gamétogène non pédonculée.

FIGS 11-13. L'*Halimeda incrassata* en reproduction. g, gamètes; e, extrémité des filaments par où s'échappent les gamètes lors de l'émission; b, bord du disque. FIG. 11. Fronde fertile montrant la disposition par 'sores' des grappes de vésicules gamétogènes sur les bords des disques. FIG. 12. Grappes de vésicules gamétogènes. FIG. 13. Vésicule gamétogène pédonculée.





FIGS 14-22. Les gamètes et la gamétogénèse.

FIG. 14-17. *Udotaea petiolata*. FIG. 14. Gamètes en formation (60 h avant l'émission). FIG. 15. Gamètes en formation (36 h avant l'émission). FIG. 16. Gamètes pyriformes (12 h avant l'émission). FIG. 17. Gamètes fusiformes (lors de leur émission).

FIG. 18-20. *Halimeda tuna*. FIG. 18. Gamètes en formation (60 h avant l'émission). FIG. 19. Gamètes pyriformes (12 h avant l'émission). FIG. 20. Gamètes fusiformes (lors de l'émission).

FIG. 21. *Penicillus capitatus*: Sphérules gamétogènes et zoïde.

FIG. 22. *Halimeda incrassata*: Gamètes lors de leur émission. s: stigma.

180 μm de diamètre. Ces sphérules ressemblent aux 'spores' de grande taille décrites par Howe (1907) chez *A. erecta*. Nous avons observé l'émission de ces sphérules par l'extrémité apicale des filaments, ces sphérules libèrent alors, par déchirure de

leur paroi, des zoïdes dont la structure n'a pu être observée. Ce mode de formation des zoïdes dans des sphérules a été observé chez *P. capitatus* (Meinesz, 1975), mais également chez sept espèces de *Caulerpa* par Goldstein & Morrall (1970) qui ont pu photographier les sphérules gamétogènes (Fig. 2, p. 667).

La gamétogénèse n'a jamais été décrite chez les Udotéacées. Nos observations encore incomplètes relatives à la formation des gamètes de l'*U. petiolata*, de l'*H. tuna* et du *P. capitatus* permettent néanmoins de donner des indications sur ce processus.

Les deux premières espèces, récoltées au début de la formation des gamètes, ont été placées en aquarium jusqu'à l'émission des gamètes. Pour *Penicillus*, quelques thalles sont devenus fertiles 20 jours après la récolte et la culture en aquarium d'échantillons stériles.

La gamétogénèse nous a semblée identique chez *H. tuna* et chez *U. petiolata*. Les thalles récoltés présentaient déjà les structures différenciées caractéristiques des thalles fertiles (vésicules gamétogènes pour *Halimeda* et bordure blanche constituée de papilles pour *Udotaea*). La gamétogénèse était déjà en cours depuis un certain temps; nous ne pouvons ainsi décrire que la dernière phase du processus: 60 h avant l'émission des gamètes, le contenu des vésicules gamétogènes de l'*Halimeda* ou des filaments siphonnés du thalle végétatif de l'*Udotaea*, est composé de sphérules de petite taille (3-5 μm de diamètre) présentant un et rarement deux chloroplastes pour *Udotaea* et quatre ou cinq pour *Halimeda*. Ces sphérules ne présentent pas encore de flagelles. Un stigma granuleux peut déjà s'observer sur les gamètes femelles en formation de l'*Halimeda* (Fig. 18) Trente six heures avant l'émission, des flagelles de petite taille peuvent s'observer. Le stigma est bien visible sur les gamètes femelles en formation (Fig. 15).

Douze heures avant l'émission, les gamètes s'allongent, deviennent pyriformes. La longueur des flagelles dépasse la taille des gamètes (Figs 16 et 19).

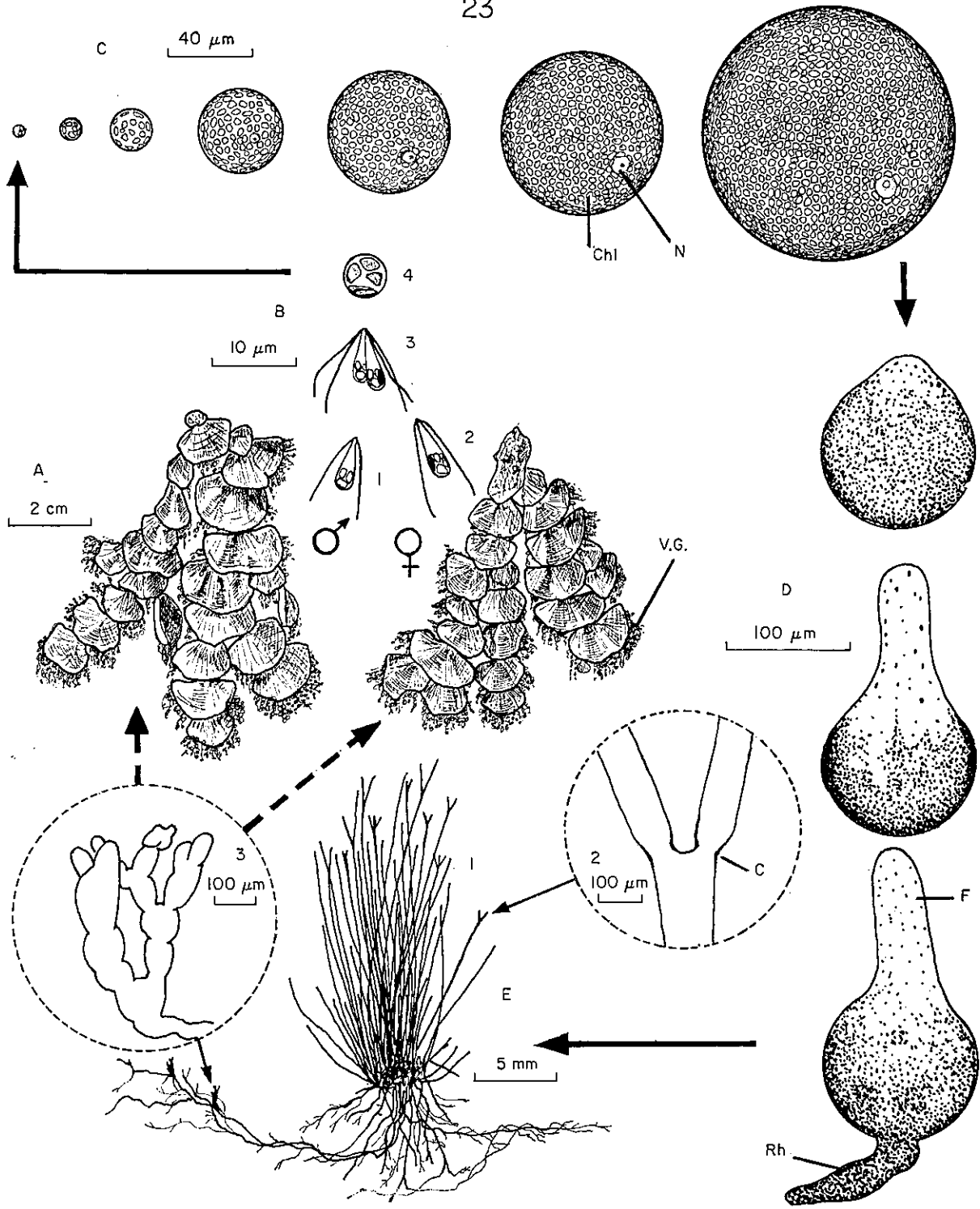
Lors de l'émission, qui s'effectue le plus souvent

FIG. 23. *Halimeda tuna* (Ellis et Solander) Lamouroux: Reproduction et cycle de développement (d'après Meinesz, 1972b).

A, Frondes fertiles; B, 1, gamète mâle; 2, gamète femelle; 3, copulation des gamètes; 4, zygote âgé de 10 jours; C, croissance du stade protosphère; D, apparition du filament dressé et du rhizoïde; E, le stade filamenteux; 1, vue d'ensemble, 2, constriction au niveau d'une ramification d'un filament dressé, 3, ébauche d'un faisceau de filaments dressés.

C, constriction; Chl, chloroplaste; Rh, filament rampant ou rhizoïde; V.G., vésicule gamétogène; N, noyau; F, filament dressé.

23



tôt le matin, les gamètes sont fusiformes. Les flagelles mesurent une fois et demi la longueur des gamètes (Figs 17 et 20).

Dans certains thalles d'*Halimeda*, la gamétogénèse s'est interrompue (pas d'émission de gamètes qui restent immatures). A l'intérieur des vésicules gamétogènes de ces individus, nous avons souvent observé la présence d'amas de plusieurs sphérules ainsi que de petits groupes de deux, trois ou quatre sphérules liées les unes aux autres.

Pour *P. capitatus*, la gamétogénèse observée nous a semblé s'être déroulée d'une façon incomplète (émission du contenu du thalle composé en majeure partie de gamètes immatures).

Trente six heures avant l'émission, nous avons pu observer dans des filaments siphonnés situés au dessus du stipe, des sphérules plus ou moins régulières de taille variant entre 4 et 10 μm . Ces sphérules renferment plusieurs chloroplastes, et rarement un amyloplaste (Fig. 21).

Douze heures avant l'émission, les sphérules les plus volumineuses mesurent jusqu'à 30 μm de diamètre, elles contiennent de nombreux chloroplastes de petite taille (2 μm) et présentent à leur périphérie plusieurs flagelles. Ces sphérules libèrent des gamètes plus ou moins bien formés par déchirure de leur paroi.

Lors de l'émission, un faible pourcentage (5%) de gamètes était caractéristique (forme allongée, présence de deux flagelles: Fig. 21) et se déplaçait dans tous les sens; le reste était représenté par des sphérules inertes de diamètre variant entre 4 et 30 μm .

Nous rappelons nos observations effectuées sur *U. javensis* (Meinesz, 1980) où nous avons remarqué la présence de sphérules volumineuses (140 à 180 μm de diamètre libérant des zoïdes par déchirure de leur paroi).

Le développement du zygote

Les connaissances concernant le développement du zygote sont réduites à nos descriptions mentionnées dans deux notes préliminaires (Meinesz, 1972a, b)

effectuées à partir de culture de zygotes de l'*H. tuna* et de l'*U. petiolata*. Pour ces deux espèces, le développement du zygote est tout à fait identique. Nous avons distingué trois stades de développement: le stade protosphère, le stade filamenteux (qui peut être considéré comme une forme de croissance facultative) et le stade typique.

Des récoltes ou des cultures d'échantillons typiques de plusieurs espèces d'Udotéacées ont également permis d'observer le passage de la forme filamenteuse au stade typique.

Le stade protosphère

Après fusion des gamètes, les zygotes (fixés sur des lames de verre et cultivés dans des boîtes de Petri avec un milieu de von Stosch), augmentent de volume sans aucune différenciation morphologique.

En sept mois de culture, le zygote d'*Halimeda* est passé de 3 μm de diamètre (comportant quatre à six chloroplastes) à 100–150 μm de diamètre. De forme sphérique, il contient plus de 500 chloroplastes lenticulaires disposés contre la paroi cellulaire et un noyau unique également collé à la paroi, dont la taille a progressivement augmentée (7–10 μm de diamètre après sept mois de culture). Les amyloplastés, dont la présence est un caractère fondamental des Caulerpales, sont absents, mais les chloroplastes contiennent tous un gros grain d'amidon (Fig. 23B et C, et 24 à 31).

Chez *Udotea*, après cinq mois de culture, le zygote est passé de 5 μm de diamètre (avec deux chloroplastes) à une sphère irrégulière de diamètre variant entre 60 et 90 μm . Cette sphère contient 200 à 300 chloroplastes de forme lenticulaire. Ces chloroplastes présentent également un grain d'amidon et sont disposés uniquement contre la paroi. La protosphère est uninucléée, le noyau primaire, atteignant 6–9 μm de diamètre à la fin de ce stade, est collé contre la paroi. Il n'y a pas d'amyloplastés (Figs 44B et 45 à 49).

N'étant pas filamenteux, ce stade ne peut être appelé protonema (terme dérivant du grec *nema-nematos*, signifiant fil) d'après sa morphologie, nous avons proposé le terme de protosphère pour

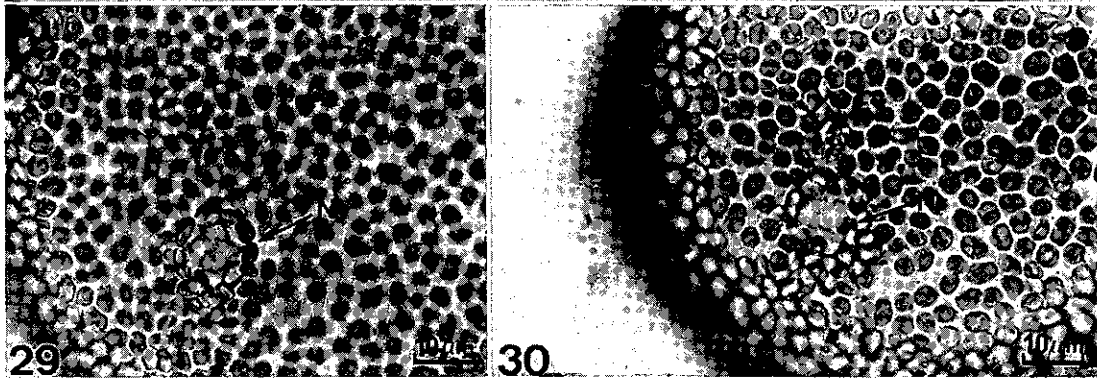
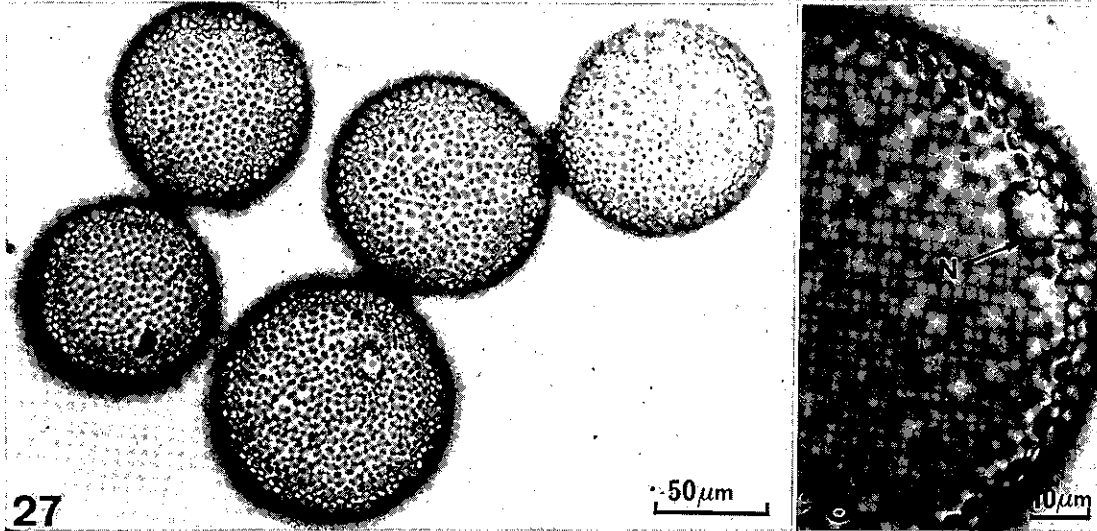
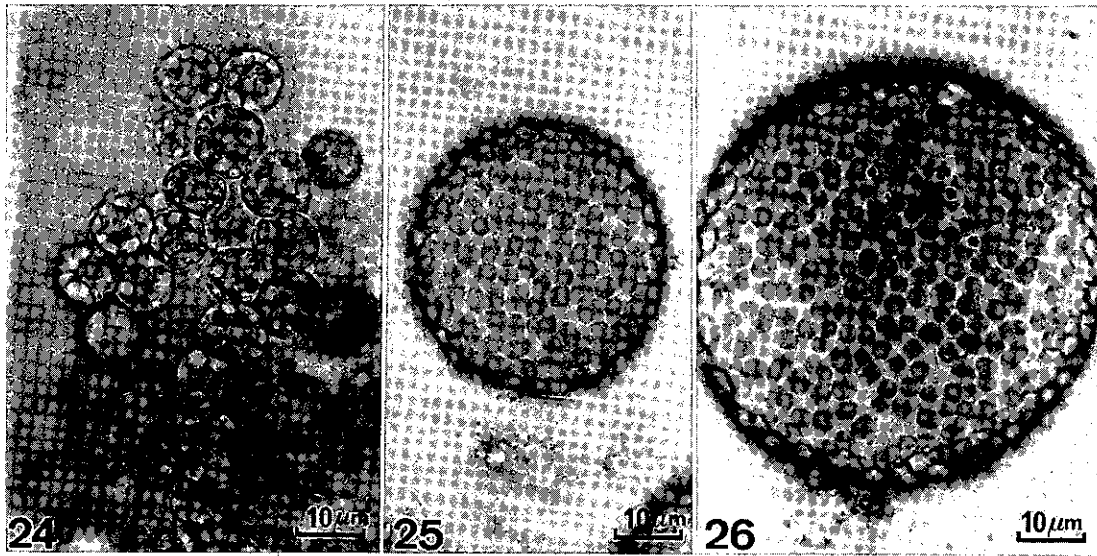
Figs 24–30. *Halimeda tuna*: Cycle de développement.

FIG. 24 Plusieurs protosphères de 4 mois.

Figs 25–26. Protosphères de 5 mois.

FIG. 27. Protosphères de 6 mois.

Figs 28–30. Détails des protosphères de 6 mois.



désigner ce stade du développement morphologique du zygote assez inhabituel pour les algues macroscopiques.

Le stade filamenteux

Toute une série de modifications cytologiques précède les premières différenciations morphologiques de la protospère.

Chez *Halimeda* et chez *Udotea*, nous avons observé les transformations cytologiques suivantes, qui se succèdent en deux semaines :

Le noyau primaire se divise. Les noyaux issus des divisions successives ont une taille normale : 2–3 μm de diamètre. L'algue devient alors coenocytique. Les chloroplastes perdent leur réserve d'amidon, et prennent la forme d'un grain de riz (Figs 32 et 33). Les premiers amyloplastés apparaissent : l'algue devient hétéroplastidiée.

Après cette rapide évolution cytologique, une irrégularité de la protospère apparaît : c'est l'initiale d'un filament dressé qui va se développer rapidement. Ce filament mesure au début 30 μm de diamètre et présente un phototropisme positif. Quelques jours après, un second filament se développe au pôle opposé : il va constituer un filament rampant à phototropisme négatif. Filaments dressés et rampants ont une croissance lente en culture (*H. tuna* : Figs 23D et 34 à 41, *U. petiolata* : Fig. 44D).

Chez l'*Halimeda*, cinq mois après l'apparition des initiales, nous avons obtenu des filaments de 2 cm de hauteur, d'un diamètre variant entre 90 et 130 μm . Certains filaments présentent à leur extrémité quelques dichotomies ou trichotomies. Au niveau de chacune de ces ramifications, une constriction très légère de la paroi est visible (Figs 23E, 42 et 43).

Cette forme filamenteuse de l'*H. tuna* peut être comparée à une petite Udotécée filamenteuse commune en Méditerranée : le *Pseudochlorodesmis furcellata* (Zanardini) Boergesen. Cette algue est très polymorphe : le diamètre des filaments varie de 30 à 150 μm , les dichotomies peuvent être abondantes, rares ou absentes. Seuls quelques caractères semblent constants lorsque les filaments sont ramifiés : au niveau de chaque dichotomie, on

n'observe que des constriction de la paroi très légère (elles peuvent même être inexistantes) ; ces ramifications se situent toujours dans le tiers supérieur des filaments (Boergesen, 1925, Figs 30, 33, 34 ; Feldmann, 1931, pl. 9, Fig. A ; Feldmann, 1937, Fig. 33 ; Funk, 1955, Tab. 1, Fig. 3 ; Ercegović, 1957, Fig. 10b—Meinesz, 1973, pl. 1, Figs B, C, D). Ainsi, les filaments obtenus à partir de cultures d'*H. tuna* peuvent être confondus avec les formes peu ramifiées du *P. furcellata*. D'autres cultures seront nécessaires pour vérifier si toutes les formes du *Pseudochlorodesmis* sont apparentées à l'*Halimeda*.

Chez *Udotea*, nous avons obtenu des filaments dressés mesurant entre 1–1.5 cm de hauteur et 60–90 μm de diamètre. Ces filaments sont ramifiés dichotomiquement dès la base, et à chaque ramification, on peut observer une constriction très nette (Fig. 44E).

Les filaments rampants des deux espèces sont similaires et forment un réseau inextricable ; ils peuvent donner naissance à des filaments dressés.

Le passage du stade filamenteux au stade typique

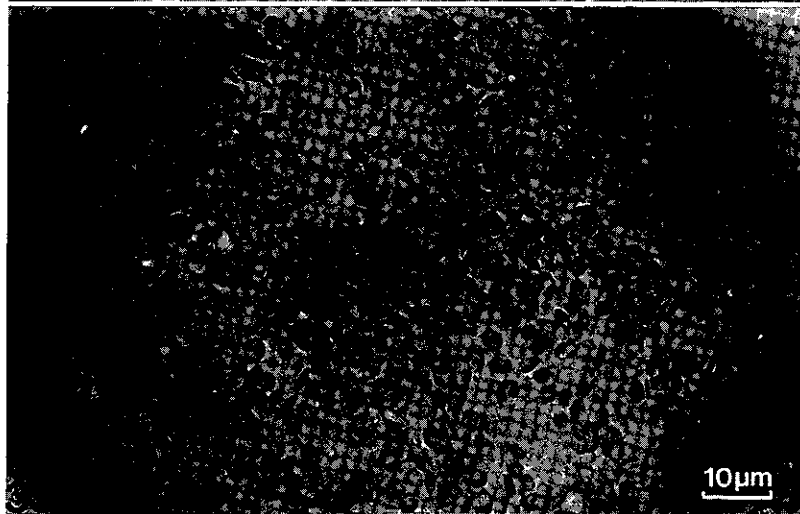
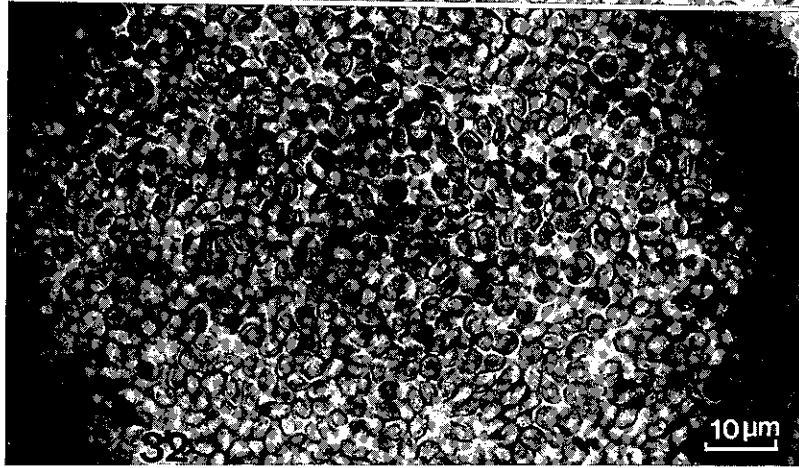
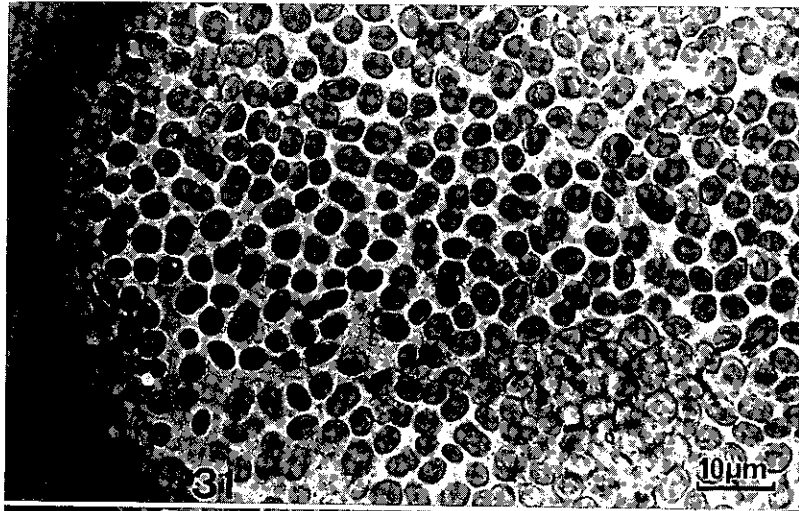
Dans nos cultures de zygotes, ce passage n'a été observé que chez *U. petiolata*. D'autres descriptions ont pu être effectuées, soit à partir de spécimens récoltés *in situ*, soit sur des échantillons obtenus après culture en aquarium de thalles typiques.

Pour *U. petiolata*, dix mois après l'apparition des premiers filaments issus de la protospère, nous avons obtenu des stades intermédiaires entre les stades filamenteux et typiques de l'*U. petiolata*. À l'extrémité de quelques filaments rampants, nous avons obtenu des ébauches jointives de plusieurs filaments dressés. À la base de ces filaments, se sont développées des expansions latérales formant des crampons qui augmentent la cohésion des filaments jointifs. Des petits thalles constitués d'un stipe plus ou moins cohérent surmonté d'un pinceau de filaments laches se sont ainsi développés. Ces stades intermédiaires obtenus en culture à partir du zygote de l'*U. petiolata* sont en tous points similaires à l'*U. minima* Ernst. Cette espèce assez rare a été récoltée en Méditerranée notamment par

Figs 31–33. *Halimeda tuna* : Cycle de développement (suite). Evolution de la forme et de la taille des chloroplastes lors du passage stade protospère—stade filamenteux.

Figs 31–32. Plastés lenticulaires contenant un ou deux grains d'amidon.

Fig. 33. Plastés ayant la forme d'un grain de riz et ne contenant pas d'amidon.



Ernst (1904), Ollivier (1929), Nasr & Aleem (1949) et Rayss (1955) dans un biotope souvent différent de celui de l'*U. petiolata*. Nous l'avons également rencontré à plusieurs reprises sur la côte d'Azur en position sciaphile à faible profondeur (entre 1 et 5 m). En fait, lorsque nous avons trouvé des thalles ressemblant à l'*U. minima* décrit par Ernst, nous avons remarqué qu'ils se développent toujours parmi un gazon de filaments à ramifications dichotomes (ces ramifications commencent dès la base du filament). Entre ces filaments isolés et les thalles flabellés, on peut trouver toutes les formes intermédiaires.

En aquarium, à partir de thalles typiques d'*U. petiolata*, nous avons également obtenu des thalles ressemblant à l'*U. minima* ainsi que des filaments dichotomes libres, qui se développent à partir de rhizoïdes émis par le thalle typique.

L'ensemble de ces observations nous a conduits à considérer l'*U. minima* comme une forme de croissance de l'*U. petiolata*.

Ce n'est que 16 mois après l'apparition des premiers filaments issues d'une protosphère que nous avons obtenu des petits thalles typiques d'*U. petiolata* présentant une lame cohérente au dessus du stipe. Ces thalles typiques se forment à partir d'un rhizoïde selon un processus bien observé chez le *P. capitatus* (Meinesz, 1972c; Friedmann & Roth, 1977). L'ébauche de stipe se constitue par une succession de ramifications ascendantes et descendantes. De ce faisceau de filaments parallèles partent des ramules lobés latéraux: les crampons. Ces ébauches ont été également obtenues à partir de culture d'échantillons typiques. Ce dernier processus de développement du thalle de l'*U. petiolata* a déjà été décrit sommairement par Falkenberg (1879), Ernst (1904, Tab. 7, Fig. 12) et Oltmanns (1922, p. 292, Figs 1 et 2).

Nous avons pu observer le passage du stade filamenteux (*Espera*) au stade typique du *P. capitatus* (Meinesz 1972c) à partir d'échantillons récoltés dans le Golfe Juan (côtes continentales françaises de la Méditerranée). Cette espèce existe sous deux formes, l'une filamenteuse, considérée autrefois comme une espèce distincte: l'*Espera mediterranea*

Decaisne; l'autre, composée d'un stipe surmonté d'un capitulum constitué de filaments laches [longtemps appelée *P. mediterraneus* (Decaisne) Thuret avant que Huvé & Huvé (1964) rattache cette espèce au *P. capitatus* forma *mediterranea* (Decaisne) P. et H. Huvé et que Friedmann & Roth (1977) supprime cette distinction de forme par comparaison au *P. capitatus* des Caraïbes]. Woronin considérait dès 1862 que les deux formes sont des étapes successives de la croissance d'une même algue. Cependant, il pensait que le stipe se formait par coalescence de plusieurs filaments dressés de l'état *Espera* qui se seraient groupés et agglomérés. Cette hypothèse fut reprise par Gepp & Gepp (1911, pp. 88-89), Hamel (1928, p. 77), Ollivier (1929, pp. 99-100) et Huvé & Huvé (1964). Nous avons montré que la morphogenèse du stade typique à partir de la forme filamenteuse s'effectue d'une manière différente (Figs 50-53). L'étude de stades intermédiaires permet de reconstituer les différentes étapes du développement de l'état typique qui a pour origine un filament rampant. Au début de la différenciation du stipe, un filament rampant de l'état *Espera* ou en provenance d'un état typique, présente à son extrémité une prolifération de lobules (Fig. 52). Ces lobules vont donner, soit des filaments dressés, soit des rhizoïdes. Les filaments dressés émettent des expansions latérales. Chaque expansion latérale forme à la fois un nouveau filament dressé et un filament rampant se ramifiant en rhizoïdes. Un faisceau très serré de filaments dressés et de rhizoïdes se constitue (Fig. 52). A ce stade, les expansions latérales des filaments dressés vont former des crampons qui réunissent le faisceau de filaments parallèles. Un petit stipe de forme conique et mesurant 1 à 3 mm s'élabore (Fig. 53): selon les conditions écologiques, il va plus ou moins bien se développer. On trouve en effet de grandes variations entre le diamètre et la hauteur du stipe des *Penicillus* typiques.

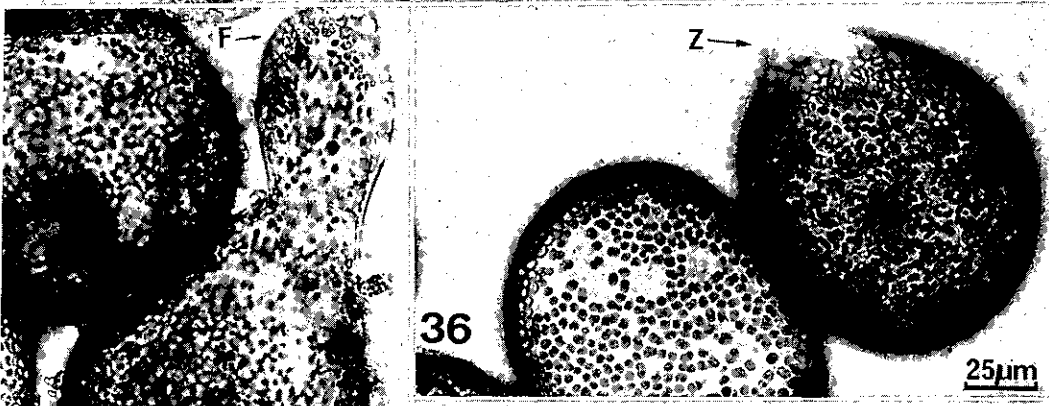
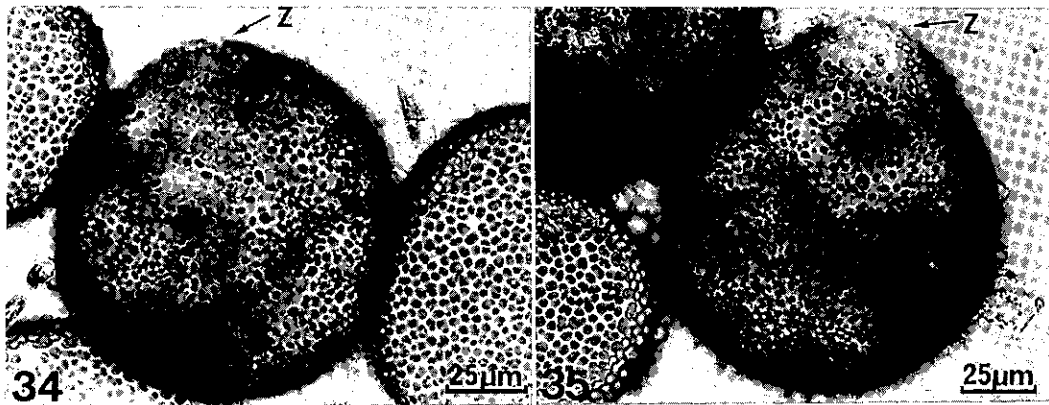
La transformation de l'état *Espera* en *Penicillus* typique ne s'effectue donc pas par coalescence de filaments de l'état *Espera*, mais à partir d'un filament rampant d'*Espera* qui, dans des conditions favorables, se différencie et forme une ébauche

Figs 34-39. *Halimeda tuna*: Cycle de développement (suite). F, filament dressé; Rh, filament rampant ou rhizoïde; Z, zone de formation d'un filament dressé.

Figs 34-36. Formation du premier filament dressé.

Figs 37-38. Apparition du premier filament dressé.

FIG. 39. Apparition du filament rampant (après 8 mois de culture).

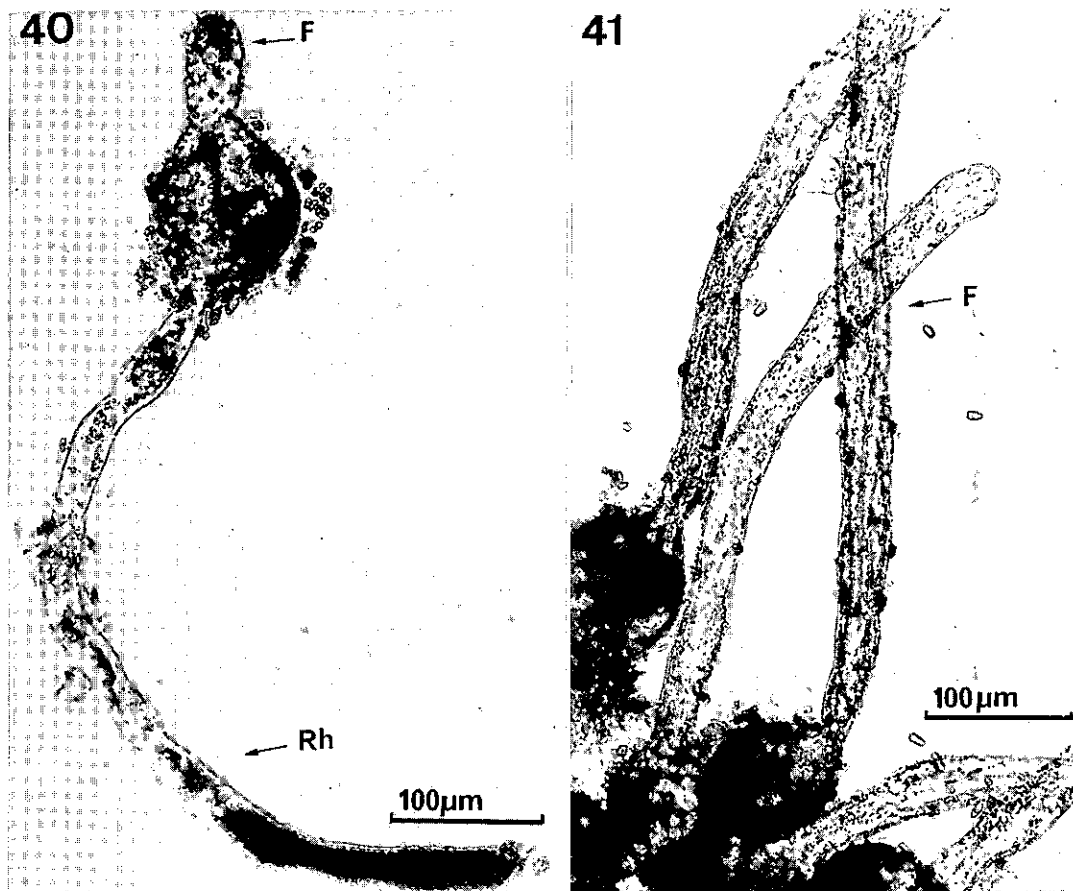


de stipe qui va se développer et constituer le *Penicillus* typique.

Les *Penicillus* typiques sont rares sur les côtes occidentales de la Méditerranée. Dans les stations que nous avons explorées, nous n'avons récolté en une saison qu'une dizaine de spécimens pour 200 m² de végétation dense d'état *Espera* (située entre 1 et 5 m de profondeur). L'état *Espera* est présent toute l'année; il supporte les basses températures hivernales de cette région (entre 12 et 15°C). L'été, l'eau s'échauffe ($T > 23^{\circ}\text{C}$) ce qui est favorable au développement du *P. capitatus*, algue d'affinité tropicale; c'est à cette saison que l'on peut observer la différenciation de l'état typique.

Le développement du *P. capitatus* typique à partir de rhizoïdes (Fig. 50), sans passer par la forme *Espera*, avait déjà été observé sur des échantillons provenant des Caraïbes par Duchassaing (1850,

pl. 1, Figs 6-7), Colinvaux, Wilbur & Watabe (1965), Colinvaux (1968b), Hillis-Colinvaux (1973), Stockman, Ginsburg & Shinn (1967), Roth (1971), et a fait récemment l'objet d'une étude détaillée par Friedmann & Roth (1977) qui confirme nos observations (Meinesz, 1972c). Ces deux auteurs ont étudié le passage du stade filamenteux (rhizoïdes) au stade typique sur les quatre *Penicillus* des Caraïbes (*P. capitatus* Lmk, *P. dumetosus* (Lamour.) Blainv., *P. pyriformis* Gepp & Gepp et *P. lamourouxii* Decaisne). Ils distinguent quatre stades intermédiaires entre le rhizoïde et le thalle typique: le stade primordium: initiale du nouveau thalle typique, le stade germination (germling): formation des rhizoïdes et ébauche du stipe, le stade juvénile primaire (early-juvenile): formation du stipe, et le stade juvénile secondaire (late juvenile): formation du capitulum.



FIGS 40-41. *Halimeda tuna*: Cycle de développement (suite). Croissance des filaments dressés et rampants (après 12 mois de culture).
F, filament dressé; Rh, filament rampant.



FIGS 42-43. *Halimeda tuna*: Cycle de développement (suite). Forme filamenteuse obtenue après 13 mois de culture.

Discussion

Les structures de reproduction

Les connaissances actuelles concernent six genres d'Udotéacées: *Avrainvillea*, *Boodleopsis*, *Chlorodesmis*, *Halimeda*, *Penicillus* et *Udotea* sur les quatorze actuellement reconnus (reproduction encore inconnue chez *Callipsygma*, *Cladocephalus*, *Pseudochlorodesmis*, *Pseudocodium*, *Rhipilia*, *Rhipiliopsis*, *Rhipocephalus* et *Tydemania*). Les descriptions ne portent que sur une faible partie des espèces de chaque genre, et sur un nombre très restreint de spécimens trouvés fertiles. Ces connaissances permettent néanmoins de dégager certaines caractéristiques de la reproduction des Udotéacées.

Chez toutes les espèces l'où on a pu observer l'émission des zoïdes (*Chlorodesmis baculifera*: Ducker (1965), *P. capitatus*: Hillis-Colinvaux (1973)

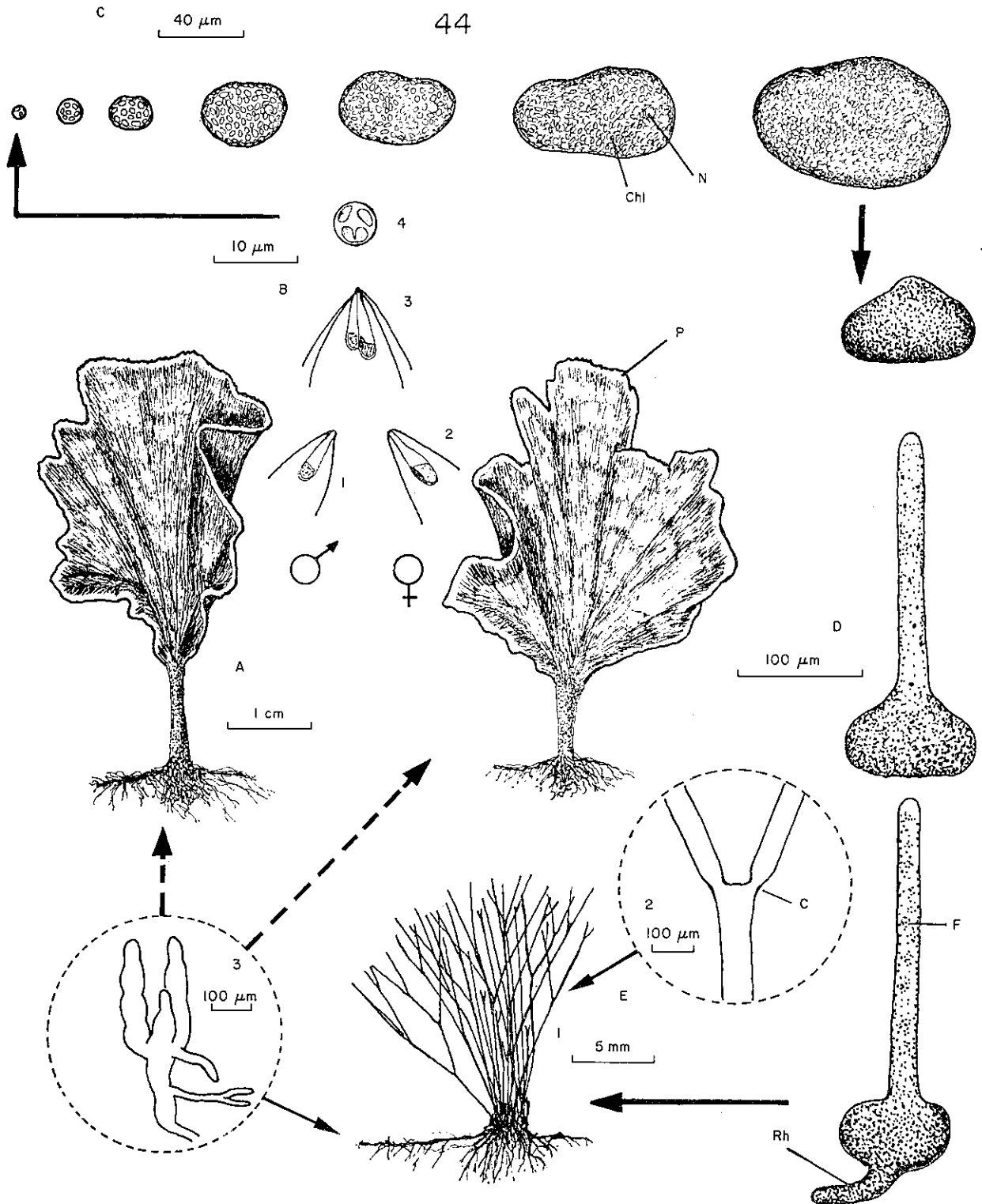
et Meinesz (1975), *U. indica*: Nizamuddin (1963), *U. petiolata*: Meinesz (1969, 1972a), *U. javensis*: Meinesz (1980), ainsi que chez six des seize espèces d'*Halimeda* trouvées fertiles), on a constaté qu'il y a une transformation de tout le contenu du thalle en zoïdes (la nature sexuée des zoïdes a été vérifiée chez certaines de ces espèces). Après l'expulsion simultanée de l'ensemble des zoïdes formés dans un thalle, celui-ci se désagrège totalement. Ce mode de reproduction par *holocarpie* semble donc caractéristique des Udotéacées. L'holocarpie a également été constatée chez toutes les espèces trouvées fertiles du genre *Caulerpa* (Goldstein & Morrall, 1970; Meinesz, 1979). Ce mode de reproduction peut être ainsi considéré comme le principal caractère des Caulerpales (Udotéacées, Caulerpacées) avant l'hétéroplastie, autre caractère fondamental, mais qui s'étend aux Dichotomosiphonales (Feldmann, 1946, 1954, 1955).

Nous distinguons deux types de reproduction:

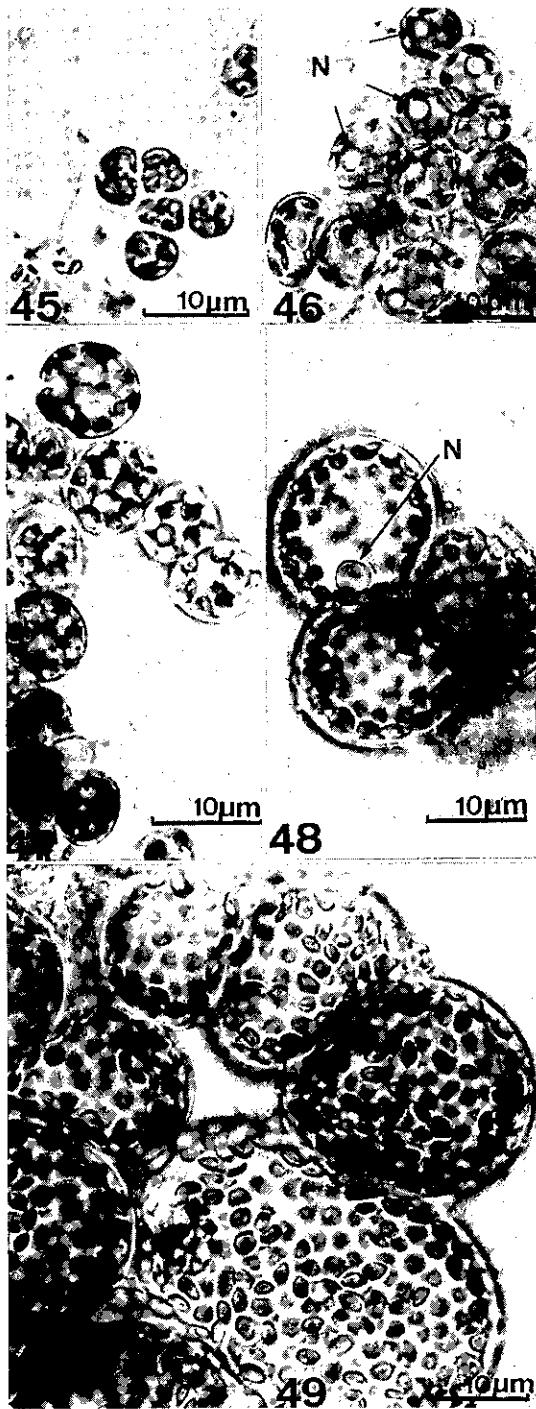
La reproduction extrinsèque, où l'ensemble des gamètes se développe et se concentre à l'extérieur du thalle végétatif dans des structures volumineuses qui apparaissent lors de la reproduction. Ces structures peuvent être plus ou moins différenciées; elles sont représentées: soit par des vésicules portées par un filament plus ou moins ramifié: les *vésicules gamétogènes* (Figs 8 à 13) (terme proposé par Feldmann, 1951). Espèces de ce type actuellement connues: toutes les espèces trouvées fertiles du genre *Halimeda* et le *C. baculifera* (pour *P.A. nigricans*, *P.A. erecta*, ainsi que pour le *Boodleopsis pusilla*, les vésicules sont solitaires). Soit par de simples filaments volumineux: les *filaments gamétogènes* (Figs 6-7) (*U. javensis* et avec moins de certitude *U. orientalis* et *U. indica*).

Ces organes de reproduction, qui se situent sur les bords des thalles, restent en communication avec le thalle végétatif: il n'y a jamais de cloisons à leur base. Cette particularité différencie ces structures des gamétocystes (ou gamétanges) de certaines Codiales (*Codium*, *Pseudobryopsis*) qui sont bien séparés par une cloison de la partie végétative du thalle (qui reste vivant après l'émission des gamètes).

FIG. 44. *Udotea petiolata* (Turra) Boergesen: Reproduction et cycle de développement (d'après Meinesz, 1972a). A, Fronde fertile; B, 1, gamète mâle, 2, gamète femelle, 3, copulation des gamètes, 4, Zygote âgé de 10 jours; C, croissance du stade protosphère; D, apparition du filament dressé et d'un filament rampant ou rhizoïde; E, le stade filamenteux, 1, vue d'ensemble, 2, constrictions au niveau d'une ramification d'un filament dressé, 3, ébauche d'un faisceau de filaments dressés. C, constriction; Chl, chloroplaste; F, filament dressé; N, noyau; P, bordure de papilles; Rh, filament rampant ou rhizoïde.



La reproduction intrinsèque, où l'ensemble des gamètes se développe en restant à l'intérieur du thalle végétatif (Figs 1-5). Chez les représentants



actuellement connus de ce type: *Udotea petiolata* et *Penicillus capitatus*, il n'y a pas de structures de reproduction différenciée ayant pour rôle de contenir les gamètes en formation.

Ce type de reproduction est tout à fait identique à celui décrit par de nombreux auteurs chez toutes les espèces trouvées fertiles du genre *Caulerpa* où les gamètes se forment dans l'ensemble des parties végétatives du thalle. Il est différent de celui observé chez certaines Codiales (*Bryopsis*) où les gamètes, qui se développent dans une partie végétative du thalle: les ramules, sont bien séparés du reste de la fronde par une cloison.

Nous avons déjà noté (Meinesz, 1980) la particularité que représente le genre *Udotea*: la reproduction est intrinsèque chez *U. petiolata* et extrinsèque chez *U. javensis* (et avec moins de certitude chez *U. orientalis* et *U. indica*). Une meilleure connaissance de la reproduction des vingt espèces de ce genre permettra peut être une révision taxonomique en fonction des deux types de reproduction.

Enfin, nous pouvons signaler que Roth (communication personnelle), a récemment trouvé des thalles d'*U. conglutinata*, d'*A. longicaulis* et de *C. luteofuscus* en reproduction. Les structures de reproduction de l'*U. conglutinata* sont similaires à celles que nous avons observées chez l'*U. javensis*. Celles du *Cladocephalus* et de l'*Avrainvillea* sont semblables à celles observées chez *A. nigricans* par Howe et *A. erecta* par Gepp & Gepp. Ces observations très intéressantes n'ont fait l'objet que d'une note préliminaire présentée oralement en août 1977 (combined meetings of the Int. Seaweed Symposium, the Phycological Soc. of America and the Int. Phycological Soc. at the Univ. of California Santa Barbara); seule l'annonce de ces observations a été publiée par Roth (1977).

Des structures favorisant l'expulsion des gamètes peuvent être distinguées chez les espèces d'*Halimeda* et chez le *C. baculifera* où les gamètes s'échappent préférentiellement par l'extrémité du filament porteur des vésicules gamétogènes (appelé par Ducker (1965), 'discharge tube') (Figs 9 et 12). Chez les deux autres espèces ayant une reproduction extrins-

FIGS 45-49. *Udotea petiolata*: Cycle de développement.

FIG. 45. Protosphères de 20 jours.

FIG. 46. Protosphères de 40 jours.

FIG. 47. Protosphères de 76 jours.

FIGS 48-49. Protosphères de 4 mois.

N: noyau.

èque où l'on a pu observer l'émission des zoïdes (*U. indica* et *U. javensis*), celle-ci s'est effectuée par l'extrémité apicale des filaments gamétogènes qui est indifférenciée chez la première espèce, et très légèrement différenciée en pointe contenant un cytoplasme dense chez la seconde (Fig. 7).

Chez les espèces où la reproduction est intrinsèque (*U. petiolata* et *P. capitatus*) l'expulsion des gamètes s'effectue préférentiellement par l'extrémité apicale des filaments siphonnés du thalle végétatif (légèrement différenciée en papilles chez *U. petiolata* (Figs 4-5) et indifférenciée chez *P. capitatus* (Fig. 2).

En accord avec Ducker (1965, p. 150), ces structures, plus ou moins différenciées, peuvent être comparées aux papilles caractéristiques de toutes les espèces trouvées fertiles du genre *Caulerpa* qui ont également pour seul rôle de favoriser l'expulsion des gamètes. Cependant, cette analogie n'étant pas vérifiée chez toutes les espèces d'Udotéacées (où ces structures peuvent être absentes), elle ne peut être considérée comme une caractéristique commune des deux familles de Caulerpales (Udotéacées et Caulerpacées).

Les gamètes et la gamétogénèse

Bien que peu d'observations aient été réalisées sur les gamètes et la gamétogénèse des Udotéacées, nous pouvons constater que les espèces bien étudiées sont toutes dioïques. Si cette dioecie est confirmée chez toutes les Udotéacées, ce caractère permet de différencier la reproduction des représentants de cette famille avec celle des Caulerpacées dont le genre unique (*Caulerpa*) semble être monoïque (Goldstein & Morrall, 1970; Meinesz, 1979).

L'anisogamie des gamètes des deux sexes peut être plus ou moins prononcée chez les différentes espèces, et peut constituer un caractère taxonomique. La taille et la forme des gamètes doivent être décrites lors de l'émission, car elles varient très vite au cours de la dernière phase de la gamétogénèse.

Certaines observations concernant, soit des gamétogénèses imparfaites (*P. capitatus*), soit des structures encore imprécises (*U. javensis*, *A. nigricans*), rappellent celles effectuées par Goldstein & Morrall (1970) sur sept espèces de *Caulerpa*. Ces auteurs ont noté la présence de sphérules gamétogènes libérant des gamètes par déchirure de leur paroi. Si ces observations sont confirmées, il y aurait deux modes de gamétogénèse chez les Udotéacées (présence ou non des sphérules à l'intérieur desquelles les gamètes se différencient).

Schussnig (1939) constate que chez *C. prolifera* la réduction chromatique précède la formation des gamètes qui sont donc haploïdes. Il convient de vérifier s'il en est de même chez les représentants de la famille voisine des Udotéacées où aucune observation similaire n'a été réalisée.

Le cycle de développement

Le seul cycle actuellement connu et que nous avons pu étudier jusqu'à l'obtention de la forme typique (*U. petiolata*) montre qu'il est monogénétique, et qu'il comprend une succession de stades de développement bien distincts (stade protosphère, filamenteux et typique). Ce cycle est identique à celui du *C. serrulata* (Forsskål) J. Agardh, seul cycle de ce genre actuellement connu, décrit récemment par Price (1972). Cette similitude atteste une nouvelle fois l'exactitude de la classification établie par Feldmann (1946-1954), qui a regroupé les Udotéacées et les Caulerpacées dans l'ordre des Caulerpales. Ce cycle, sans alternance de génération peut également être comparé à celui des *Codium* (Delépine, 1959; Borden & Stein, 1969), mais il s'oppose aux cycles des autres siphonales (*Derbesia*, *Bryopsis*, *Pseudobryopsis*, *Pedobesia*) qui présentent des cycles digénétiques hétéromorphes avec alternance d'un sporophyte et d'un gamétophyte.

La première partie du cycle (stade protosphère) peut être comparée au protonema de certaines

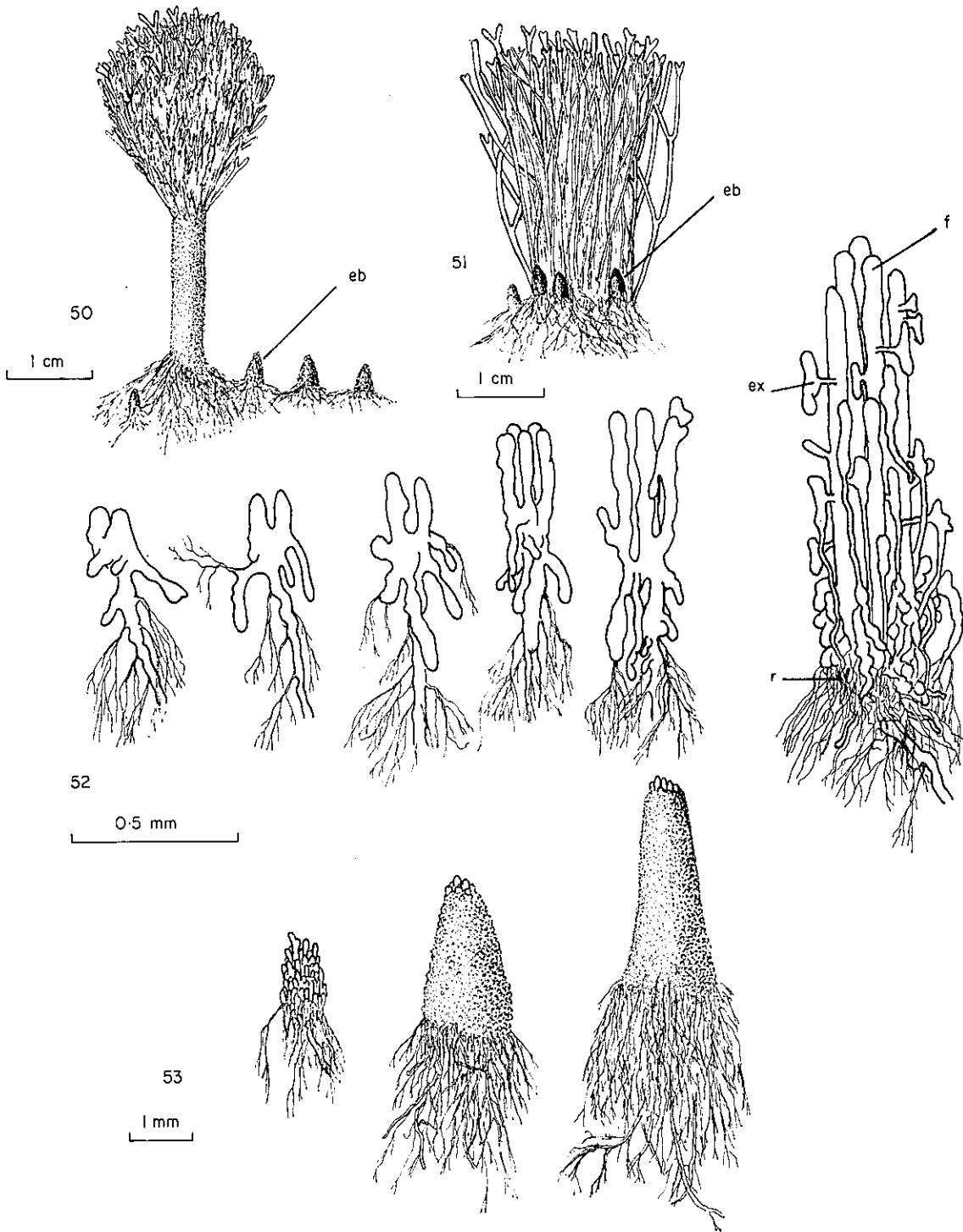
Figs 50-53. Le *Penicillus capitatus*: Morphogénèse de l'état typique à partir de l'état *Espera* (d'après Meinesz 1972c).

FIG. 50. La forme typique du *Penicillus capitatus* de Méditerranée et le développement de jeunes stipes sur les rhizoïdes.

FIG. 51. L'état *Espera* présentant des ébauches de stipe parmi les rhizoïdes.

Figs 52-53. Les différentes étapes de la formation du stipe.

eb, ébauche d'un stipe; ex, expansion latérale à croissance ascendante ou descendante; f, filament axial dressé; r, rhizoïde.



Chlorophycées siphonnées. En effet, en accord avec Neumann (1974) et Kermarrec (1974), les protosphères (Primordiums sphériques) que nous avons observées chez *H. tuna* et *U. petiolata* sont identiques aux protonemas (primordiums filamenteux) des *Bryopsis hypnoides*, *Bryopsis muscosa*, *Bryopsis monoïca*, *Bryopsis plumosa* et *Pseudobryopsis myura*, qui présentent également un noyau unique et volumineux: Neumann (1969, 1970, 1974), Rietema (1971, 1975), Burr & West (1971), Kermarrec (1972, 1974). La présence de ce noyau primaire a été signalée auparavant chez certaines espèces de Dasycladales appartenant aux genres *Acetabularia*, *Cymopolia*, *Batophora* et *Halicoryne* (Hämmerling, 1931; Schulze, 1939; Maschlanka, 1943; Puiseux-Dao, 1959, 1962; Valet, 1969; Burr & West, 1971). Des comparaisons entre les noyaux primaires de l'*Acetabularia* et ceux du *Bryopsis hypnoides* ont été effectuées par Neumann (1974 abb 8 p. 181), ainsi que par Burr & West (1971), qui ont pu relever des différences importantes en ultrastructure. Les endomitoses observées par Puiseux-Dao (1959, 1962) chez le *Batophora oerstedii* Ag. n'ont pas été confirmées chez les autres Dasycladales, et n'ont jamais été décrites chez les Codiales où il a été établi que le noyau primaire est diploïde et se divise par une simple mitose (études sur *Bryopsis* de Neumann, 1969 et Kermarrec, 1974). Ainsi, rien ne permet actuellement de supposer que les noyaux primaires de l'*Udotea* et de l'*Halimeda* sont diploïdes ou polyploïdes.

La seconde partie du cycle est marquée par la présence d'une forme filamenteuse. Si les filaments rampants sont vraisemblablement toujours présents dans le cycle, il semble que les filaments dressés obtenus en culture soient facultatifs, et témoignent de conditions peu favorables au développement du stade typique. Ceci a été vérifié pour l'*U. petiolata*, et son stade filamenteux confondu avec l'*U. minima*. Il en est de même pour le stade filamenteux (*Espera*) du *P. capitatus* qui se développe bien *in situ* dans des conditions défavorables pour le stade typique. Ainsi, dans des zones (localisées) situées à la limite de son aire géographique (côtes continentales françaises de la Méditerranée), la forme *Espera* est abondante, et est présente toute l'année, tandis que la forme typique du *P. capitatus* est rare, et ne se trouve qu'à la fin de l'été.

La forme *Espera* a également été obtenue en aquarium (où les conditions de vie sont le plus souvent différentes de celles rencontrées *in situ*) à partir de *P. capitatus* des Caraïbes par Sorensen

(1963), Roth & Friedmann (1973), Friedmann & Roth (1977, Fig. 5c). Elle vient d'être rencontrée *in situ* sur les côtes de Floride par Roth & Friedmann (1976) et Friedmann et Roth (1977), dans cette région où les thalles typiques sont fréquents toute l'année, le stade filamenteux semble exceptionnel.

C'est avec moins de certitude que l'on peut rapprocher le stade filamenteux obtenu à partir de zygotes de l'*H. tuna* au très polymorphe *P. furcellata*. Cette petite Udoteacée est représentée actuellement par deux espèces et une variété: le *P. furcellata* (Zanardini) Boerg., sa variété *canariensis* Boergesen (1925) et le *P. tenuis* Ercegović (1957). Ces espèces semblaient être limitées géographiquement à la Méditerranée et aux îles Canaries, or, Dawson (1954, Fig. 11c, 1956, 1957) et Gilmartin (1960, p. 214) ont trouvé le *P. furcellata* dans le Pacifique Nord, nous avons récolté cette espèce dans le lagon de l'atoll de Takapoto (Pacifique Sud), et Roth (communication personnelle) l'a trouvé sur les côtes de Floride (Atlantique tropical). (Une troisième espèce a été décrite d'Honolulu par Gilbert (1962, p. 142): le *P. parva* Gilbert, ses caractéristiques nous semblent cependant tout à fait identiques à celles du *P. furcellata*). Ce genre polymorphe et cosmopolite mérite une étude approfondie pour déterminer dans quelle mesure ses différentes formes appartiennent bien à un genre distinct (*Pseudochlorodesmis*) ou ne sont que des formes de croissance d'Udoteacées plus différenciées. Le cas du *Chlorodesmis* semble particulier. La morphologie du thalle de ce genre est peu évoluée (filaments dichotomes qui peuvent parfois partir d'un stipe cohérent), tandis que les structures de reproduction (actuellement décrites chez une seule espèce: le *C. baculifera*) sont très différenciées et ressemblent aux vésicules gamétogènes des *Halimeda*. Pour cette espèce, (et pour le genre après confirmation de ces structures de reproduction chez les autres espèces), on peut supposer qu'il y ait une évolution néoténique. L'espèce, qui serait le stade filamenteux d'une forme plus différenciée actuellement disparue, aurait conservé la possibilité de se reproduire comme la forme plus évoluée.

Il est intéressant de signaler qu'une forme de croissance filamenteuse a également été signalée dans le cycle des *Codium* (Delépine, 1959; Borden & Stein, 1969), ainsi que chez celui du *C. serrulata* (Price, 1972). Les *Caulerpa* peuvent également présenter des formes filamenteuses *in situ* dans des conditions défavorables pour la forme typique

(observées essentiellement chez le *Caulerpa racemosa* de Méditerranée orientale; ses formes réduites (Lipkin & Friedmann, 1967) ayant même été décrites comme une espèce différente par Rayss & Edelstein (1960)).

En accord avec Friedmann & Roth (1977, p. 212), la dernière partie du cycle (passage du stade filamenteux au stade typique), bien observée chez *Penicillus*, doit être différenciées du mode de formation du thalle typique des *Codium* qui peut se constituer à partir de plusieurs initiales filamenteuses pouvant provenir de zygotes différents (Ramus, 1972).

Ce mode de formation du thalle typique peut être comparé à la croissance de certains champignons [genres *Penicillium* et *Doratomyces* (Ascomycètes, Stilbacées)]. En effet, Breton (1971) a montré que les corémies de ce dernier genre naissent d'un seul filament mycélien qui se ramifie et forme un faisceau d'hyphes parallèles densément agrégées. Ce faisceau ou stipe est constitué d'hyphes ascendantes qui se ramifient abondamment et d'hyphes descendantes qui représentent les rhizoïdes. Ces similitudes d'organisation et de morphogenèse doivent être ajoutées aux nombreuses homologues existant entre les algues et les champignons.

Considérations phylogénétiques

L'ensemble des données actuelles concernant la reproduction et le cycle des Udotéacées nous permet de proposer une hypothèse phylogénétique concernant cette famille.

En fonction du manque de connaissance concernant les espèces fossiles de cette famille (Fritsch 1935, pp. 410-411) deux théories contradictoires ont été émises jusqu'à présent. L'une, donnée par Ernst (1904), considère la morphologie des thalles et prend comme type primitif les Udotéacées filamenteuses. D'après cet auteur, le *Penicillus* (thalle composé d'un stipe surmonté d'un capitulum de filaments laches) aurait évolué en *Rhypocephalus* (stipe surmonté d'un capitulum de filaments réunis en plusieurs lames) qui aurait donné les *Udotea* (stipe surmonté d'une lame). L'*Halimeda*, qui présente la structure anatomique la plus complexe, serait le genre le plus évolué. L'autre théorie, proposée par Gepp & Gepp (1911), est basée sur l'existence hypothétique de deux origines distinctes qui ont évolué séparément. D'après ces auteurs, on distingue actuellement les *Udoteae* des *Flabellariaeae*

d'après la présence ou l'absence de calcification du thalle.

Si l'on considère essentiellement les structures de reproduction, on peut imaginer une théorie inverse de celle d'Ernst: l'origine des Udotéacées se situerait chez la famille voisine des Codiacees (Siphonales). Parmi cette famille, on trouve un genre (*Codium*) qui, par les caractéristiques de sa reproduction (gamétocystes individualisés, cycle monogénétique présentant une succession de stades de développement comparable à celle observée chez les Udotéacées) et par son anatomie, peut être rapproché aux *Halimeda*. Il existe même un genre intermédiaire non calcifié comme les *Codium*, mais anatomiquement proche des *Halimeda*: le *Pseudocodium*. Ce genre fut rattaché aux Udotéacées par Feldmann (1946) pour ses caractères cytologiques d'hétéroplastie (la reproduction des trois espèces de ce genre reste inconnue ou imprécise). Les autres genres d'Udotéacées dériveraient d'une simplification anatomique de ce type évolué. Cette simplification s'observe non seulement sur le thalle végétatif, mais surtout sur les structures de reproduction: néoténie chez le *C. baculifera* qui conserve les vésicules gamétogènes du type *Halimeda*, vésicules gamétogènes isolées chez *Avrainvillea* (et *Boodleopsis?*), simples filaments gamétogènes chez *U. javensis*, *U. indica* et *U. orientalis*. La régression des structures de reproduction est optimale chez *U. petiolata* et *P. capitatus* où les gamètes se différencient directement dans les filaments du thalle végétatif.

Cette théorie permet de mieux expliquer l'origine des Caulerpacées dont le genre unique *Caulerpa* présente le type de reproduction qui a été observé chez l'*Udotea petiolata* ainsi que chez le *P. capitatus* (reproduction intrinsèque: pas de structure de reproduction, les gamètes se développant directement dans les parties végétatives du thalle). Certaines espèces de *Caulerpa* comme le *C. fastigiata* de la section des *Vaucherioideae* J. Agardh sont filamenteuses et peuvent ainsi, anatomiquement, dériver des Udotéacées filamenteuses.

Conclusion

Les connaissances actuelles concernant la reproduction et le cycle des Udotéacées sont encore réduites à quelques éléments fragmentaires se rapportant à un petit nombre d'espèces de cette famille pourtant bien représentée dans les mers tropicales et subtropicales où elle comprend quatorze

genres et environ 120 espèces. Malgré de nombreuses lacunes, les données rappelées dans cette étude nous ont permis de dégager certains caractères invariables communs aux espèces où des éléments du cycle de reproduction sont actuellement connus. Chez ces espèces, la reproduction est toujours holocarpique et les thalles dioïques; le cycle est monogénétique. Le développement du zygote montre une succession de trois stades (protosphère, filamenteux et typique). Le stade protosphère est assez original car il présente un noyau primaire et ne contient pas d'amyloplastés (contrairement aux thalles hétéroplastidiés de toutes les Udotécées). Le stade filamenteux, qui semble se développer lorsque les conditions sont défavorables au stade typique, peut être confondu avec une autre Udotécée filamenteuse. Le stade typique se développe à partir d'un rhizoïde selon un processus bien étudié chez *Penicillus*.

D'autres caractères varient d'une espèce à l'autre et pourront entraîner des révisions taxonomiques. Certaines espèces présentent des structures de reproduction différenciées: les vésicules gamétogènes ou les filaments gamétogènes; les gamètes se concentrent et se forment dans ces organes (reproduction extrinsèque). D'autres ne présentent pas de structures de reproduction, les gamètes se forment directement à l'intérieur des filaments végétatifs du thalle (reproduction intrinsèque). Les gamètes qui sont le plus souvent légèrement anisogames, peuvent être très dissemblables par leur taille comme ceux de *H. incrassata*. Enfin, deux processus de gamétogénèse ont été distingués en fonction de l'absence ou de la présence de sphérules gamétogènes à l'intérieur des structures de reproduction ou des filaments végétatifs du thalle.

Références

- AGARDH, J.G. (1887) Till algernes systematik. Nya bidrag (femte afdelningen). VIII Siphoneae. *Acta Univ. Lund. Lunds Univ. Årsskr.*, 23, 1-174, pls 1-5.
- BETH, K. (1962) Reproductive phases in populations of *Halimeda tuna* in the bay of Naples. *Pubbl. stn. Zool. Napoli*, 32 (suppl.), 515-534.
- BETH, K. (1964) In: International Phycological Society third General Meeting, Naples, Italy, 2-7 Sept. 1963. *Phycologia*, 3, 194.
- BOERGESSEN, F. (1925) The marine Algae of Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. I: Chlorophyceae. *K. Dan. Vidensk. Selsk. Biol. Meddel.*, 3, 123 pp.
- BOMPARD, H. (1867) Algae novae dittonis genvensis. *Hedwigia*, 9, 129-130.
- BORDEN, C.A. & STEIN, J.R. (1969) Reproduction and early development in *Codium fragile* (Suringar) Hariot: Chlorophyceae. *Phycologia*, 8, 91-99.
- BRETON, A. (1971) Croissance et développement des corémies du genre *Doratomyces* Corda. *Mém. Soc. Bot. Fr.: Colloque de morphologie, Dijon 1970*, 19-27.
- BURR, F.A. & WEST, J.A. (1971) Comparative ultrastructure of the primary nucleus in *Bryopsis* and *Acetabularia*. *J. Phycol.*, 7, 108-113.
- CHIHARA, M. (1956) Studies on the life history of the green algae in the warm seas around Japan. On the life history of *Halimeda cuneata* Hering. *J. Jpn. Bot.*, 31, 102-110.
- COLINVAUX, L. HILLIS & GRAHAM, E.A. (1964) A new species of *Halimeda*. *Nova Hedwigia*, 7, 5-10, Tab. 3-6.
- COLINVAUX, L. HILLIS (1968a) New species of *Halimeda*: a taxonomic reappraisal. *J. Phycol.*, 4, 30-35.
- COLINVAUX, L. HILLIS (1968b) Vegetative reproduction of *Halimeda* and related Siphonales in laboratory culture. *J. Phycol.*, 4 (suppl.), 4.
- COLINVAUX, L. HILLIS (1969) *Halimeda copiosa* and *Halimeda hederacea*. *J. Phycol.*, 5, 88.
- COLINVAUX, L. HILLIS, WILBUR, K.M. & WATABE, N. (1965) Tropical marine algae: growth in laboratory culture. *J. Phycol.*, 1, 69-78.
- CRIBB, A.B. (1954) Records of marine algae from South-Eastern Queensland I. *Univ. Queensl. pap. Dept. Bot.*, 3, 15-37.
- DAWSON, E.Y. (1954) Marine plants in the vicinity of the Institut Oceanographique de Nha Trang, Viet Nam. *Pac. Sci.*, 8, 373-469.
- DAWSON, E.Y. (1956) Some marine algae of the Southern Marshall Islands. *Pac. Sci.*, 10, 25-66.
- DAWSON, E.Y. (1957) An annotated list of marine algae from Eniwetok Atoll. *Pac. Sci.*, 11, 92-132.
- DELÉPINE, R. (1959) Observations sur quelques *Codium* (Chlorophycées) des côtes françaises. *Rev. Gén. Bot.*, 66, 366-394.
- DERBÈS, A. & SOLIER, A.J.J. (1856) Mémoire sur quelques points de la physiologie des algues. *Suppl., C.R. Acad. Sci.*, 1, 1-120.
- DUCKER, S.C. (1965) The structure and reproduction of the green alga *Chlorodesmis bulbosa*. *Phycologia*, 4, 149-162.
- DUCKER, S.C. (1967) The genus *Chlorodesmis* (Chlorophyta) in the Indo-Pacific region. *Nova Hedwigia*, 13, 145-182, pls 26-43.
- DUCHASSAING (DE FRONTBRESSIN), P. (1850) *Animaux radiaires des Antilles*. pp. 28, pl. 1. Plon Frères, Paris.
- EGERÖD, L.E. (1952) An analysis of the siphonous Chlorophycophyta with special reference to the Siphonocladales, Siphonales and Dasycladales of Hawaii. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 25, 325-454, pls 29-42.
- ERCEGOVIĆ, A. (1957) La flore sous marine de l'îlot de Jabuka. *Acta. Adriat.*, 8, 1-130.
- ERCEGOVIĆ, A. (1963) Stamm: Chlorophyta (Grünalgen). In: *Fauna und Flora der Adria*, pp. 34-43. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- ERNST, A. (1904) Beiträge zur Kenntnis der Codiaceen. *Beih. Bot. Zentralbl.*, 13, 115-148.
- ERNST, J. (1959) Studien über die Seichtwasser-Vegetation der Sorrentiner Küste. Ergebnisse der österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952 Teil 13. *Pubbl. stn. Zool. Napoli*, 30 (suppl.), 470-517.
- FALKENBERG, P. (1879) Die Meeres-Algen des Golfes von Neapel. Nach Beobachtung in der Zoologischen Station während der Jahre 1877-78 zusammengestellt. *Mitt. Zool. stn. Neapel*, 1, 218-277.
- FELDMANN, J. (1931) Contribution à la flore algologique marine de l'Algérie: les algues de Cherrhell. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 22, 179-254, 6 pls.
- FELDMANN, J. (1937) Végétation marine de la Méditerranée La Côte des Albères. *Rev. Algol.*, 10, pp. 339, pls. 20.
- FELDMANN, J. (1946) Sur l'hétéroplastie de certaines Siphonales et leur classification. *C.R. Acad. Sci.*, 222, 752-753.

- FELDMANN, J. (1951) Sur la reproduction sexuée de l'*Halimeda tuna* (Ell. et Sol.) Lamour. f. *platydisca* (Decaisne) Barton. *C.R. Acad. Sci.*, 233, 1309-1310.
- FELDMANN, J. (1954) Sur la classification des Chlorophycées siphonées. *VIII Congrès internat. Bot. Paris 1954. Rapp. et Comm., section 17*, 96-97.
- FELDMANN, J. (1955) Les plastes des *Caulerpa* et leur valeur systématique. *Rev. Gén. Bot.*, 62, 422-431.
- FRIEDMANN, E.I. & ROTH, W.C. (1977) Development of the siphonous green alga *Penicillus* and the *Espera* state. *Bot. J. Linn. Soc.*, 74, 189-214.
- FRITSCH, F.E. (1935) *The Structure and Reproduction of the Algae*, Vol. I. Cambridge University Press, London, 791 pp.
- FUNK, G. (1927) Die Algenvegetation des Golfs von Neapel nach neueren ökologischen Untersuchungen. *Pubbl. stn. Zool. Napoli*, 7 (suppl.), 1-507, pls 1-20.
- FUNK, G. (1955) Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel, zugleich mikrophotographischer Atlas. *Pubbl. stn. Zool. Napoli*, 25 (suppl.), 1-178, pls 1-30.
- GEPP, E.S. BARTON (1903) List of marine algae collected by Professor Herdman, at Ceylon in 1902, with a note on the fructification of *Halimeda*. *Roy. Soc. London. Report to the Government of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar, supplementary report*, 2, 163-167.
- GEPP, E.S. (1904) The sporangia of *Halimeda*. *J. Bot. Lond.*, 42, 193-197, pl. 461.
- GEPP, A. & GEPP, E.S. (1911) *The Codiaceae of the Siboga expedition including a Monograph of Flabellarieae and Udoteae*. Siboga Expeditie, Vol. LXII, (Ed. by E.J. Brill), pp. 150, pls. 22. Leiden.
- GERLOFF, J. (1960) Meeresalgen aus Kenya. I—Cyanophyta und Chlorophyta. *Willdenowia*, 2, 604-627.
- GILBERT, W.J. (1962) Contribution to the Marine Chlorophyta of Hawaii. I. *Pac. Sci.*, 16, 135-144.
- GILMARTIN, M. (1960) The ecological distribution of the deep water algae of Eniwetok atoll. *Ecology*, 41, 210-221.
- GOLDSTEIN, M. & MORRALL, S. (1970) Gametogenesis and fertilization in *Caulerpa*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 175, 660-672.
- GOREAU, T.F. & GRAHAM, E.A. (1967) A new species of *Halimeda* from Jamaica. *Bull. Mar. Sci.*, 17, 432-441.
- HAMEL, G. (1928) Chlorophycées des côtes françaises. *Rev. Algol.*, 4, 1-168.
- HÄMMERLING, J. (1931) Entwicklung und Formbildungsvermögen von *Acetabularia mediterranea*. I. Die normale Entwicklung. *Biol. Zentralbl.*, 51, 633-647.
- HILLIS, L.W. (1959) A revision of the genus *Halimeda* (order Siphonales). *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex.*, 6, 321-403.
- HILLIS-COLINVAUX, L. (1973) Reproduction in the calcareous green algae of coral reefs. *J. Mar. Biol. Assoc. India*, 14, 328-334.
- HILLIS-COLINVAUX, L. (1974) Sexual reproduction in *Penicillus* (Order Siphonales). *Abstracts of the International Symp. of Taxonomy of Algae. Centre of Advanced Study in Botany. Univ. of Madras*, 9-10.
- HOWE, M. A. (1905) Phycological studies. I: New Chlorophyceae from Florida and the Bahamas. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 32, 241-252, pls. 11-15.
- HOWE, M. A. (1907) Phycological studies. III: Further notes on *Halimeda* and *Avrainvillea*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 34, 491-516, pls. 25-30.
- HOWE, M.A. (1915) Report on a visit to Porto Rico for collecting marine algae. *J. N. Y. Bot. Gdn.*, 16, 219-225.
- HUVÉ, P. & HUVÉ, H. (1964) A propos de *Penicillus capitatus* Lamarck forma *mediterranea* Decaisne comb. nov. (Caulerpale-Udoteacée). *C.R. 6ème Congrès International des Algues marines*, 99-111.
- KAMURA, S. (1966) On the sexual reproduction of two species of *Halimeda*. *Bull. Arts Sci. Divisions. Univ. Ryukyus Math. Nat. Sci.*, 9, 302-313.
- KANDA, C. (1940) Notes on *Halimeda macroloba* Decne. *Kagaku Nanyo*, 3, 20-26.
- KERMARREC, A. (1972) Sur quelques cas de développement apogamique chez *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh (Chlorophycées, Codiales). *C.R. Acad. Sci.*, 274, 2477-2480.
- KERMARREC, A. (1974) *Reproduction et cycle de développement des Bryopsis*. Thèse de 3ème cycle, Université de Paris VI, 102 pp., 15 pls.
- KÜTZING, F.T. (1943) *Phycologia generalis oder Anatomie Physiologie und System Kunde der Tange*. Leipzig. 1-458, 80 pls.
- KÜTZING, F.T. (1849) *Species Algarum*. Leipzig, 922 pp.
- LIPKIN, Y. & FRIEDMANN, I. (1967) Persistent juvenile stage of *Caulerpa racemosa* (Forskål) Agardh in the Eastern Mediterranean. *Pubbl. stn. Zool. Napoli*, 35, 243-249.
- MASCHLANKA, H. (1943) Cytologische Untersuchungen an Algen aus der Familie der Dasycladaceen. *Naturwissenschaften*, 31, 548.
- MEINESZ, A. (1969) Sur la reproduction sexuée de l'*Udotea petiolata* (Turra) Boerg. *C.R. Acad. Sci.*, 269, 1063-1065.
- MEINESZ, A. (1972a) Sur le cycle de l'*Udotea petiolata* (Turra) Boergesen (Caulerpale-Udoteacée). *C.R. Acad. Sci.*, 275, 1975-1977.
- MEINESZ, A. (1972b) Sur le cycle de l'*Halimeda tuna* (Ellis et Solander) Lamouroux (Udoteacée, Caulerpale). *C.R. Acad. Sci.*, 275, 1363-1365.
- MEINESZ, A. (1972c) Sur la croissance et le développement du *Penicillus capitatus* Lamarck forma *mediterranea* (Decaisne) P. et H. Huvé (Caulerpale, Udoteacée). *C.R. Acad. Sci.* 275, 667-669.
- MEINESZ, A. (1973) *Les Caulerpales des côtes françaises de la Méditerranée. Biologie et Ecologie*. Thèse de 3ème cycle. Université de Paris VI, 95 pp., 18 pls.
- MEINESZ, A. (1975) Premières observations sur la reproduction du *Penicillus capitatus* Lamarck forma *mediterranea* (Decaisne) P. et H. Huvé (Caulerpale, Udoteacée). *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, 3, 19-20.
- MEINESZ, A. (1979) Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux (Chlorophycée, Caulerpale). II: La reproduction sexuée sur les côtes occidentales de la Méditerranée. *Bot. Mar.*, 22, 117-121.
- MEINESZ, A. (1980) Sur la reproduction de l'*Udotea javensis* A. et E.S. Gepp (Udoteacée, Caulerpale). *Phycologia*, 19, 82-84.
- MERTEN, M. J. (1971) Ecological observations of *Halimeda macroloba* Decaisne (Chlorophyta) on Guam. *Micronesica*, 7, 27-44.
- MOORJANI, S.A. (1969) A note on the possible reproductive structures in Kenyan *Udotea orientalis* A. et E.S. Gepp, (Chlorophyta). *J. East Afr. Nat. Hist. Soc. Natl. Mus.*, 27, 227-229.
- NASR, A.H. (1939) Reports on the preliminary expedition for the exploration of the Red Sea, Algae. *Publ. Mar. Biol. Stn. Al Ghardaqua*, 1, 47-76, 1 pl.
- NASR, A.H. (1947) Synopsis of the marine algae of the Egyptian Red Sea coast. *Bull. Fac. Sci. Egypt. Univ.*, 26, 1-155, 14 pls.
- NASR, A.H. & ALEEM, A.A. (1949) Ecological studies of some marine algae from Alexandria. *Hydrobiologia. Acta Hydrobiol. Limnol. Protistolog.*, 1, 251-281.
- NEUMANN, K. (1969) Protonema mit Riesenkern bei der siphonalen Grünalge *Bryopsis hypnoïdes* und weitere cytologische Befunde. *Helgol. wiss. Meeresunters*, 19, 45-57.
- NEUMANN, K. (1970) Einkerniges Protonema bei *Bryopsis* und *Pseudobryopsis myura*. *Helgol. wiss. Meeresunters*, 20, 213-215.
- NEUMANN, K. (1974) Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der siphonalen Grünalgen *Derbesia* und *Bryopsis*. *Bot. Mar.* 17, 176-185.

- NIZAMUDDIN, M. (1963) Studies on the green alga, *Udotea indica* A. et E.S. Gepp, 1911. *Pac. Sci.*, **17**, 243-245.
- OLTMANN, F. (1922) *Morphologie und Biologie der Algen*. Zweite Auflage, pp. 1-459. Jena.
- OLLIVIER, G. (1929) Étude de la flore marine de la côte d'Azur. *Ann. Inst. Oceanogr.*, **7**, 173 pp.
- PHILLIPS, R. C. (1957) Notes on gametangia in *Udotea*. *Q. J. Fla. Acad. Sci.*, **20**, 253-254.
- PRICE, I.R. (1972) Zygote development in *Caulerpa* (Chlorophyta, Caulerpales). *Phycologia*, **11**, 217-218.
- PUISEUX-DAO, S. (1959) Endomitoses dans le noyau primaire du *Batophora oerstedii* Ag. (Dasycladacées). *C. R. Acad. Sci.*, **249**, 1139-1141.
- PUISEUX-DAO, S. (1962) Recherches biologiques et physiologiques sur quelques Dasycladacées, et en particulier, le *Batophora oerstedii* J. Ag. et l'*Acetabularia mediterranea* Lam. *Rev. Gen. Bot.*, **69**, 409-503, pls. 37-44.
- RAMUS, J. (1972) Differentiation of the green alga *Codium fragile*. *Am. J. Bot.*, **59**, 478-482.
- RAYSS, T. (1955) Les algues marines des côtes palestiniennes I. Chlorophyceae. *Bull. Sea. Fish. Res. stn.*, **9**, 1-35.
- RAYSS, T. & EDELSTEIN, T. (1960) Deux Caulerpes nouvelles sur les côtes Méditerranéennes d'Israël. *Rev. Gén. Bot.*, **67**, 602-619, pl. 22.
- RIETEMA, H. (1971) Life history studies in the genus *Bryopsis* (Chlorophyceae). IV. Life history in *Bryopsis hypnoides* Lamx. from different points along the European coasts. *Acta Bot. Neerl.*, **20**, 291-298.
- RIETEMA, H. (1975) *Comparative investigations on the life histories and reproduction of some species in the siphonous green algal genera Bryopsis and Derbesia*. Proefschrift ter verkrigging van het Doctoraat in de wiskunde en Natuurwetenschappen. Rijksuniversiteit te Groningen. 130 pp.
- ROTH, W.C. (1971) Structure and development of *Penicillus*. *J. Phycol.*, **7** (suppl.), 14.
- ROTH, W.C. (1977) Observations on the reproduction of some siphonous green algae. *J. Phycol.*, **13** (suppl.), p. 59.
- ROTH, W.C. & FRIEDMANN, E.I. (1973) Cytological and structural aspects of development in *Penicillus*. *J. Phycol.*, **9** (suppl.), 15.
- ROTH, W.C. & FRIEDMANN, E.I. (1976) Occurrence of the *Espera* state of *Penicillus* in North America. *J. Phycol.*, **12** (suppl.), 27.
- SCHMITZ, F. (1880) Über die Bildung der Sporangien bei der Algengattung *Halimeda*. *Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Nat. und Heilk. in Bonn.*, 140-146.
- SCHULZE, K.L. (1939) Cytologische Untersuchungen an *Acetabularia mediterranea* und *A. wettsteinii*. *Arch. Protistenkd.*, **92**, 179-225.
- SCHUSSNIG, B. (1939) Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Caulerpa prolifera*. *Bot. Not.*, **92**, 75-96.
- SONDER, O.G. (1871) Die algen des tropischen Australiens. *Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg*, **5**, 33-74, pl. 1-6.
- SORENSEN, L.O. (1963) Growth and Decay of *Penicillus capitatus* Lamareck in the lower laguna Madre of Texas. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex.*, **9**, 106-111.
- STOCKMAN, K.W., GINSBURG, R.N. & SHINN, E.A. (1967) The production of lime mud by algae in South Florida. *J. Sedimentary Petrol.*, **37**, 633-648.
- STOSCH, H.A. von (1964) Wirkungen von Jod und Arsenit auf Meeresalgen in kultur. *C.R. 6ème Congrès international des Algues marines*, 142-150.
- TAYLOR, W.R. (1924) Report on the marine algae of the Dry Tortugas. *Carnegie Inst. Wash. yearbook*, **23**, 206-207.
- TAYLOR, W.R. (1925) The marine flora of the Dry Tortugas. *Rev. Algol.*, **2**, 113-135.
- TAYLOR, W.R. (1928) The marine algae of Florida with special reference to the Dry Tortugas. *Pap. Tortugas Lab. of the Carnegie Inst. of Wash.*, **25**, 1-219.
- TAYLOR, W.R. (1960) *Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical Coast of the Americas*. University of Michigan Press, Ann. Arbor., 1-850, pls. 1-80.
- TAYLOR, W.R. (1962) Two undescribed species of *Halimeda*. *Bull. Torrey Bot. Club*, **89**, 172-177.
- TAYLOR, W.R., JOLY, A.B. & BERNATOWICZ, A.J. (1953) The relation of *Dichotomosiphon pusillus* to the algal genus *Boodleopsis*. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.*, **38**, 97-107, pls. 1-3.
- TRONO, G., JR. (1971) Some new species of marine benthic algae from the Caroline Islands, western-central Pacific. *Micronesica*, **7**, 45-77.
- VALET, G. (1966) Sur une espèce rare et une nouvelle espèce d'*Halimeda* de Mélanésie. *Rev. Gén. Bot.*, **73**, 680-685.
- VALET, G. (1968) Algues marines de la Nouvelle Calédonie. I. Chlorophycées. *Nova Hedwigia*, **15**, 29-63, pls. 6-15.
- VALET, G. (1969) Contribution à l'étude des Dasycladales. 2. Cytologie et reproduction. *Nova Hedwigia*, **17**, 551-573.
- WEBER-VAN BOSSE, A. (1926) Algues de l'expédition danoise aux Iles Kei. Papers from Dr Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16. *Vidensk. Medd. Dan. Naturh. Foren.*, **81**, 57-155.
- WENT, F.A.F.C. (1890) Die Entstehung der Vacuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. *Jahrb. F. Wiss. Bot.*, **21**, 299-366, pls. 9-12.
- WORONIN, M. (1862) Recherches sur les algues marines *Acetabularia* Lamx. et *Espera* Dcne. *Ann. Sci. Nat., 4ème série*, **16**, 200-214, pls. 5-11.
- YAMADA, Y. (1934) The marine Chlorophyceae from Ryukyu especially from the vicinity of Nawa. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Bot.*, **3**, 33-88.
- ZANARDINI, G. (1871) *Iconographia Phycologica Mediterraneo-Adriatica ossia Scelta di ficee nuove o piu rare dei mari Mediterraneo ed Adriatico*. III, 1-132, 62 pls. G. Antonelli, Venezia.
- ZANARDINI, G. (1876) *Scelta di ficee nuove o piu rare dei mari Mediterraneo ed Adriatico*. *Mem. R. Ist. Veneto Sci. Lett. Arti*, **19**, 513-544, pls. 23-30.

(Accepted 31 October 1979)