

## La structure hildenbrandioïde, stratégie adaptative chez les Floridées

par JACQUELINE CABIOCH ET G. GIRAUD *Station Biologique 29211 Roscoff, France, et Laboratoire de Cytologie végétale, Ecole Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75005 Paris, France*

The structure of the encrusting thallus of *Hildenbrandia prototypus* shows a type of organization quite similar to that found in the basal crust of a certain number of erect Rhodophyta (*Grateloupia filicina*, *Dermocorynus montagnei*, *Ahnfeltia plicata*). This similarity appears markedly in the cytophysiological features such as the small cell size, the thickness of the cell wall, the type of the cytoplasmic inclusions and the cell arrangement. All these similarities seem to reflect an adaptational strategy.

### INTRODUCTION

A l'exception des représentants de la famille des Peyssonneliacées et de quelques autres familles (Denizot, 1968), il existait encore jusqu'à une date récente de nombreuses espèces d'Algues rouges encroûtantes, d'affinités systématiques incertaines. Leur structure, généralement simple, n'a pas particulièrement attiré l'attention des auteurs à qui se posait en premier lieu le problème du cycle reproducteur énigmatique de ces Algues. La plupart de ces espèces étaient en effet connues sous la forme exclusive de tétrasporophytes producteurs de tétraspores dont la culture a fait apparaître un certain nombre de faits nouveaux et divers autant qu'insoupçonnés.

Certaines espèces, telles l'*Hildenbrandia prototypus* Nardo (Cryptonémiales, Hildenbrandiaceae) semblent (DeCew & West, 1977) se reproduire indéfiniment par des tétraspores apoméiotiques qui redonnent de nouveaux tétrasporophytes encroûtants identiques. D'autres, au contraire, entrent, selon des processus plus ou moins complexes et divers, dans le cycle d'espèces dressées qui peuvent être, dans certains cas, des gamétophytes indiscutables. Tel est le cas, par exemple, du *Cruoria rosea* (Crouan) Crouan, tétrasporophyte (Boillot, 1965), de l'*Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützing (Gigartinales, Furcellariaceae), du *Cruoriopsis hauckii* Batters, tétrasporophyte (Edelstein, 1970) et du *Gloiosiphonia capillaris* (Huds.) Carm. ex Berk. (Cryptonémiales,

Gloiosiphoniaceae). Quelquefois le cycle se complique davantage ou demeure encore sujet à investigation. Ainsi l'*Haematocelis rubens* J. Agardh serait le stade sporophytique (Ardré, 1977, 1980) du *Schizymenia dubyi* (Chauv. ex Duby) J. Agardh (Gigartinales, Nemastomaceae) et le *Porphyrodiscus simulans* Batters celui de l'*Ahnfeltia plicata* (Hudson) Fries (Gigartinales, Tylocarpaceae) dont le cycle est encore incomplètement expliqué (Farnham & Fletcher, 1976). En outre, cette alternance semble dans certains cas, n'être pas obligatoire et des phénomènes d'apogamie peuvent également intervenir. Ceci se produit notamment dans l'ensemble *Petrocelis cruenta* J. Agardh/*Gigartina stellata* (Stackhouse) Batters (Gigartinales, Gigartinaceae), supprimant le passage par une génération encroûtante développée et fertile (West, Polanshek & Guiry, 1977; Dion & Delépine, 1979).

Les Corallinacées actuelles, qui regroupent de très nombreuses formes encroûtantes, semblent, de ce point de vue, avoir subi une évolution moins rapide et leur cycle reproducteur, à quelques exceptions près, fait généralement alterner des générations gamétophytiques et sporophytiques isomorphes. Ces Algues, de par leur squelette calcifié propice à l'observation des structures constituent un matériel exemplaire (Giraud & Cabioch, 1979) de comparaison pour l'étude des autres Floridées multiaxiales. Elles montrent, en particulier, comment certaines formes dressées actuelles ont pu naître de



Fig. 1. *Dermocorynus montagnei*. Morphologie externe. Croûte basale permanente et pousses dressées fertiles.

Figs 2-3. *Grateloupia filicina* var. *minima*. Deux aspects de thalles dressés et de leurs croûtes basales. (Cabioc, 1972).

formes prostrées. C'est à la suite de recherches entreprises sur ce groupe que nous avons été amenés, pour comparaison, à rechercher les caractères cytophysiologiques qui peuvent être liés à l'organisation d'autres formes encroûtantes compactes très comparables et de distribution écologique remarquable telles que l'*H. prototypus* (Cabioc & Giraud, 1981). Il nous est apparu alors qu'un ensemble d'Algues rouges encroûtantes non calcifiées présente en commun avec cette espèce un certain nombre de caractères marquants à la fois structuraux, cytologiques et évolutifs qui méritent d'être soulignés.

## MATERIEL ET METHODES

Les exemples étudiés ont été récoltés dans la région de Roscoff. Ce sont l'*H. prototypus*, le *P. simulans*, la base du *Dermocorynus montagnei* Crouan frat. (Cryptonemiales, Halymeniaceae) et celle d'une forme réduite du *Grateloupia filicina* (Wulfen) C. Agardh (Cryptonemiales, Halymeniaceae) décrite autrefois par les frères Crouan (1860) sous le nom de *G. minima*. Ces formes encroûtantes, qui ont révélé des caractères cytophysiologiques communs, ont des répartitions écologiques plus ou moins différentes. L'*H. prototypus* est une croûte mince, de couleur rouge brique, très largement répandue depuis les très hauts niveaux scia-philes de la zone de balancement des marées jusque dans le sublittoral. La var. *minima* du *Gr. filicina* a une répartition bathymétrique assez comparable à celle de l'*Hildenbrandia*. Bien que beaucoup moins abondante, elle est cantonnée

dans les milieux à humectation permanente, depuis les flaques de graviers du médiolittoral jusque dans l'infralittoral. Le *P. simulans*, base de l'*A. plicata*, présente la même distribution que cette dernière. On le récolte sur cailloux souvent ensablés dans l'étage infralittoral. Le *D. montagnei*, dont la distribution actuellement connue est de beaucoup la plus restreinte, vit sur les graviers des fonds meubles infralittoraux (mäerl par exemple).

Toutes ces espèces qui forment des croûtes minces très adhérentes et très semblables, à surface brillante et compacte, diffèrent essentiellement par leur teinte. Pour l'observation optique, les coupes, longitudinales radiales, sont effectuées à main levée, directement sur le caillou-support. Pour les observations en microscopie électronique, de petits fragments aussi complets que possible sont prélevés au scalpel, fixés au glutaraldéhyde à 2.0% dans le tampon phosphate et post fixés par le tétr oxyde d'osmium à 2.0%. Les coupes fines ou semi-fines, orientées perpendiculairement à la surface de l'échantillon, ont été étudiées à l'aide d'un microscope électronique Philips EM 300.

## RESULTATS

Toutes les formes encroûtantes étudiées ont une organisation relativement simple (Denizot, 1968), de type vraisemblablement nématothallien (Chadefaud, 1968), constituée par la coalescence de files cellulaires. Une nappe de filaments rampants à croissance terminale et en principe indéfinie, composant un hypothalle généralement peu discernable, engendre par ramification vers le haut une couche de filaments verticaux à croissance définie, constituant un périthalle plus ou moins développé. Les cellules, le plus souvent de forme carrée, sont de très petite taille et leurs caractéristiques échappent à l'observation en microscopie optique (Figs 4 et 5).

### *L'Hildenbrandia prototypus*

Le thalle, essentiellement représenté par le périthalle, est composé d'une superposition de strates de petites cellules de 4.0-5.0  $\mu\text{m}$  de côté, quadrangulaires. Outre les caractères communs aux cellules d'Algues rouges, l'ensemble présente un certain nombre de particularités remarquables (Figs 6 et 7):

(a) la coalescence très étroite aussi bien entre

cellules d'une même file qu'entre files voisines, et l'épaisseur constante des parois finement stratifiées;

(b) le contenu cellulaire bourré de réserves et marqué par la présence quasi-constante d'une grosse inclusion osmiophile, le caractère plus accessoire de l'amidon floridéen souvent abondant, disposé soit autour du noyau, soit autour de ce globule, et le cytoplasme peu ou pas vacuolisé;

(c) la présence d'anastomoses latérales sous la forme de synapses secondaires directes qui semblent s'effectuer, comme chez les Corallinacées (Cabioch, 1971; Giraud & Cabioch, 1977) sans intervention de division cellulaire;

(d) les synapses primaires et secondaires d'aspect caractéristique, très étroites, recouvertes de chaque côté par une calotte dense.

#### Les autres exemples

*Le Grteloupia filicina* var. *minima* (Figs 2 et 3). L'exemple le plus proche de celui qui vient d'être décrit est représenté par la croûte basale du *Gr. filicina* et de ses différentes formes. On rencontre très communément dans la région de Roscoff une Algue encroûtante très lisse ne différant de l'*Hildenbrandia* que par sa teinte légèrement plus brune et la présence, à sa surface, de pousses dressées qui peuvent être très réduites même à l'état adulte et fertile. Cette forme, qui correspond au *G. minima* des Crouan, a été considérée par Dixon (1958) comme une simple forme juvénile. Tous les stades intermédiaires peuvent en fait être reconnus à l'état fertile entre ces croûtes développées à petites proliférations, et les thalles dressés, ramifiés du *G. filicina* portés généralement par une croûte de même nature mais réduite. L'anatomie de cette croûte déjà étudiée en microscopie optique (Cabioch, 1972) est identique à celle de l'*Hildenbrandia* et cette identité apparente est confirmée par les données ultrastructurales (Fig. 14).

Les cellules, isodiamétriques, de 5.0–6.0  $\mu\text{m}$  de côté, sont très coalescentes. Leur contenu est également caractérisé par une absence de vacuolisation, la présence d'un volumineux globule osmiophile et de nombreux grains d'amidon floridéen. La paroi est épaisse et stratifiée. Des anastomoses latérales s'observent sous la forme de synapses secondaires directes, identiques à celles de l'*Hildenbrandia*. Parfois on peut voir localement de rares fusions. Une épaisse formation polysaccharidique stratifiée recouvre fréquemment la surface externe.

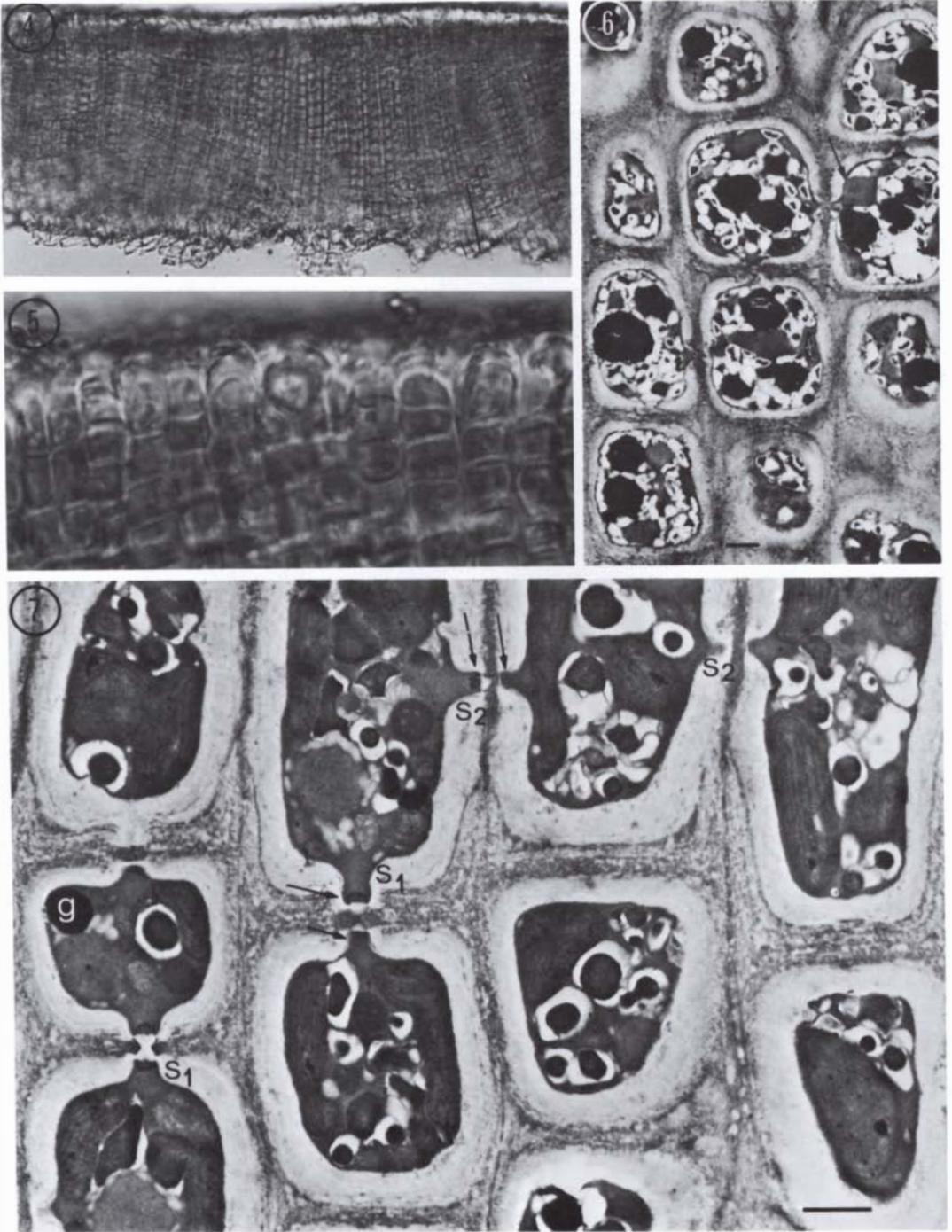
Les thalles dressés se forment par prolifération des cellules périthalliennes les plus externes et acquièrent très rapidement des caractères anatomiques et cytologiques très différents de ceux de la croûte basale qui leur a donné naissance.

*Le Dermocorynus montagnei*. C'est une espèce longtemps demeurée inaperçue à Roscoff (Feldmann & Magne, 1964). Également décrite de la rade de Brest par Crouan (1858), elle se présente comme une croûte brunâtre sombre portant de très courtes branches dressées où se localisent les organes reproducteurs (Fig. 1). Portée par des graviers siliceux des sédiments meubles phycogènes de la baie de Morlaix, elle vit en mélange avec le *Cruoriella armorica* Crouan frat. dont elle se distingue extérieurement avec peine lorsque ses branches fertiles ne sont pas formées. Il semble en effet que le *D. montagnei* ne soit bien discernable qu'au moment de sa fertilité—ce qui expliquerait son apparente rareté alors que la croûte stérile est vraisemblablement pérennante.

En coupe (Figs 12 et 13), le thalle présente des caractères anatomiques et cytologiques très voisins de ceux de l'*Hildenbrandia*. Les cellules, isodiamétriques, ont de 6.0–8.0  $\mu\text{m}$  de côté. Elles sont très coalescentes et ont une paroi épaisse. Elles contiennent également des réserves amyliques placées le long du noyau ou à la périphérie d'un globule dense central. Une certaine différenciation peut être mise en évidence, comme chez les autres exemples d'ailleurs, entre une zone interne et le périthalle superficiel. On observe, au sommet des cellules périthalliennes externes, une enveloppe polysaccharidique épaisse et stratifiée. En certaines régions ces cellules meurent et se délitent; leur aspect évoque alors un fonctionnement de type épithallien analogue à celui des Corallinacées (Giraud & Cabioch, 1976). Dans les régions internes du périthalle interviennent des anastomoses latérales sous la forme de synapses secondaires directes analogues à celles des exemples précédents. Cependant, entre les cellules hypothalliennes observées à la face inférieure du thalle en microscopie optique, on observe également la présence de fusions.

Les pousses dressées se forment à partir des cellules périthalliennes externes et ont des caractères tant anatomiques que cytologiques très différents de ceux de la croûte basale. Elles sont presque toujours porteuses d'organes reproducteurs sexués (thalles dioïques) ou asexués.

*Le Porphyrodiscus simulans*. Cette espèce n'a



**Figs 4-7.** *Hildenbrandia prototypus*. Les coupes sont perpendiculaires à la surface des thalles encroûtant et transversales dans les rameaux dressés. Les traits = 1.0  $\mu$ m.

**Fig. 4.** Vue d'ensemble d'une coupe longitudinale radiale. On remarque l'homogénéité de la structure du thalle, essentiellement composée de périthalle. Microscopie optique.  $\times 296$ .

**Fig. 5.** Coupe longitudinale radiale. Détail de la région superficielle montrant la couche mucilagineuse externe. Microscopie optique.  $\times 1410$ .

été découverte à Roscoff (Farnham & Fletcher, 1973) que sous la forme de croûte basale de l'*A. plicata* et c'est sous cette forme que nous l'avons étudié.

L'anatomie rappelle celle des exemples précédents. Les cellules périthalliennes, quadrangulaires, ont  $4.0 \mu\text{m}$  de côté. Leur paroi particulièrement épaisse et stratifiée, assure au thalle une compacité qui rend la confection des coupes difficile. Le contenu cellulaire est également marqué par l'absence de vacuolisation et la présence d'une grosse inclusion osmiophile (Fig. 8).

Les anastomoses latérales, nombreuses, se font toujours sous la forme de larges fusions qui peuvent intéresser plusieurs cellules périthalliennes à la fois et s'observent jusque dans les régions les plus externes (Fig. 10).

Les pousses dressées de l'*Ahnfeltia* naissent à partir des cellules périthalliennes et présentent très rapidement une anatomie complexe. Leur cortex externe, souvent considéré comme une formation secondaire (Rosenvinge, 1931; Chadefaud, 1960), est connu pour ses caractères d'observation difficile, liés à la petite taille des cellules et il nous a paru intéressant de le comparer au périthalle de la croûte basale. On retrouve des caractères cytologiques (Fig. 9) très semblables (taille des cellules, coalescence, épaisseur des parois), mais les inclusions osmiophiles sont rares ou absentes. Rosenvinge (1931) en avait déjà décrit les anastomoses transverses également abondantes. Dans les deux cas, les cellules externes sont recouvertes par une enveloppe épaisse polysaccharidique stratifiée, laissant supposer un renouvellement et une dégénérescence de ces cellules (Fig. 11).

## DISCUSSION

Ces quatre espèces, a priori éloignées tant du point de vue systématique que de celui de leur répartition écologique, possèdent en commun un certain nombre de caractères remarquables qui semblent traduire une unité d'organisation liée à une analogie de fonctionnement. Cette unité

d'organisation revêt différents aspects: (a) la structure très condensée du thalle, formée de très petites cellules coalescentes régulièrement disposées, réunies par des synapses et recouvertes par une couche polysaccharidique externe stratifiée; et (b) l'identité de structure cytologique constante entre les différents exemples, caractérisée par un contenu cellulaire très similaire, dense, chargé de réserves tout au moins dans la plus grande épaisseur et dépourvu de différenciation, en particulier de toute vacuolisation pourtant fréquente et caractéristique chez d'autres Floridées encroûtantes, comme les *Peyssonnelia* ou les Corallinacées (Giraud & Cabioch, 1976, 1977).

Tous ces caractères traduisent une analogie de comportement cellulaire et l'on peut reconnaître chez ces espèces divers degrés de complexité morphogénétique. Le type nématothallicien uniforme (croûte permanente) est seul présent chez l'*Hildenbrandia*. Ceci peut être lié aux caractères adaptatifs de ces espèces qui, à partir d'un type commun très ancien dont l'*Hildenbrandia* serait une persistance, réalisent des stratégies de survie plus ou moins poussées les amenant à se localiser dans des biotopes plus limités.

En ce qui concerne les aspects adaptatifs de ces espèces, on remarque en effet un certain nombre de faits:

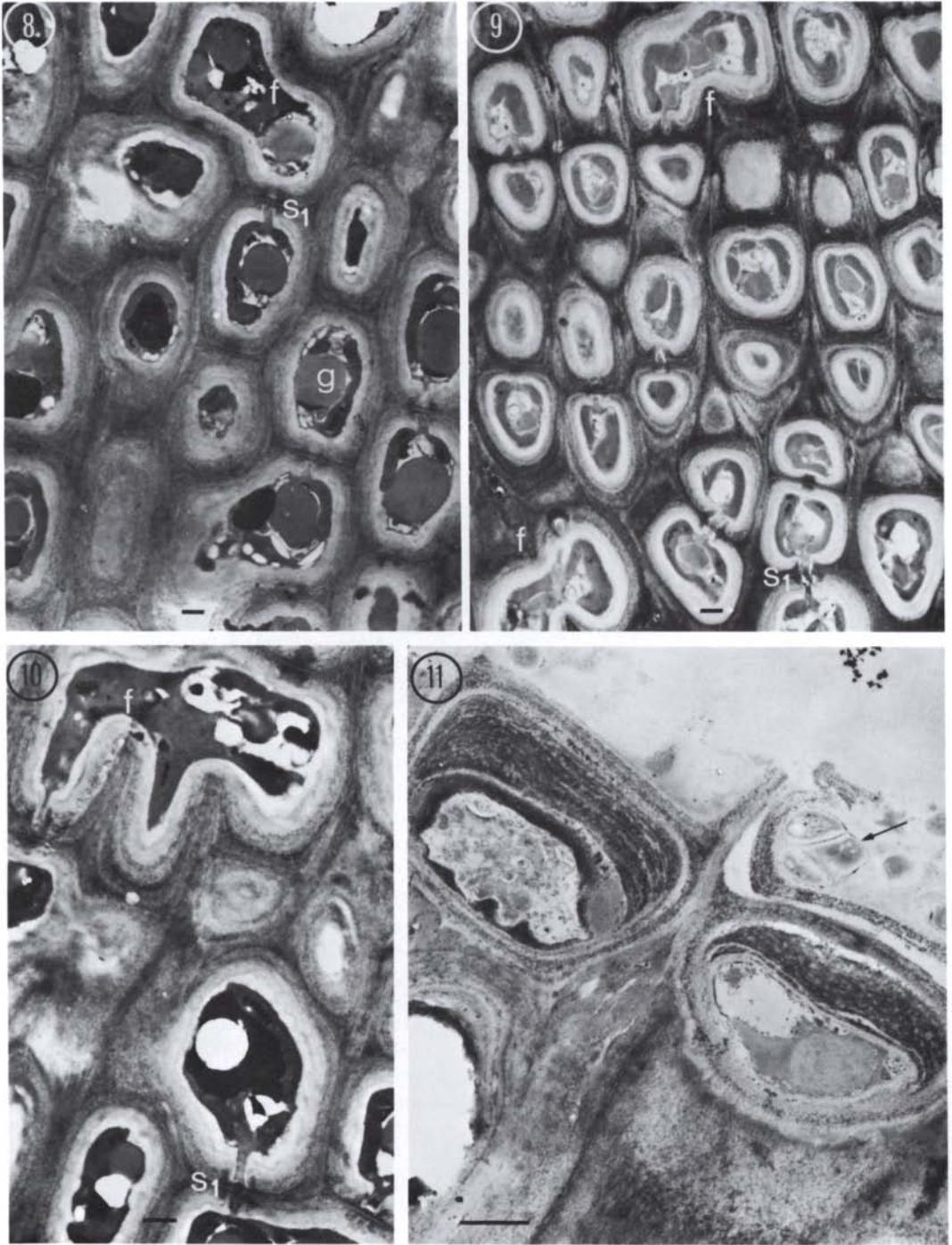
(i) *Hildenbrandia prototypus* est l'espèce qui a la plus vaste distribution écologique. Elle n'engendre pas de pousses dressées. Son cycle, apoméiotique, assure, semble-t-il, une multiplication particulièrement efficace.

(ii) Le couple *Porphyrodiscus-Ahnfeltia* a, au contraire, une distribution plus limitée. Il comporte des pousses dressées pérennantes, à organisation complexe et possède un cycle probablement variable et compliqué.

(iii) Entre ces deux extrêmes se situent deux cas intermédiaires avec des cycles reproducteurs classiques comportant une alternance de gamétophytes et de sporophytes isomorphes, localisés sur des pousses dressées. Dans le cas relativement simple du *D. montagnei*, probablement

←  
**Fig. 6.** Cellules de la base du thalle remplies de réserves. L'amidon entoure un globule dense et parfois le noyau, plaquette protéique (flèche).

**Fig. 7.** Vue à un plus fort grossissement montrant les communications synaptiques primaires ( $S_1$ ) et secondaires ( $S_2$ ), munies de leurs calottes denses (flèches). Les inclusions globulaires (g) sont également bien visibles.



**Figs 8–11.** Les coupes sont perpendiculaires à la surface des thalles encroûtants et transversales dans les rameaux dressés. Les traits = 1·0  $\mu\text{m}$ .

**Fig. 8.** *Porphyrodiscus*. Vue d'une portion du thalle montrant une fusion (f) entre deux cellules de files voisines et une synapse primaire ( $S_1$ ), inclusion globuleuse (g).

**Fig. 9.** *Ahnfeltia plicata*. Coupe transversale dans une région corticale de thalle dressé, montrant des phéno-

plus abondant qu'on ne le pense à l'état stérile, la forme encroûtante est pérennante et développée; les parties dressées, morphologiquement très réduites, n'apparaissent qu'au moment de la fertilité.

(iv) L'espèce semble avoir une distribution relativement stricte. Dans le cas du *G. flicina* apparaît une relative diversification adaptative. La forme *minima*, à croûte développée, a une répartition qui suit en quelque sorte assez fidèlement celle de l'*H. prototypus*, mais son abondance est moindre et on ne la rencontre pas dans les zones de trop faible humectation. La forme type, à pousses dressées développées et ramifiées, se rencontre de préférence dans les zones médiolittorales influencées par des apports d'eau douce.

(v) Nos observations confirment également certaines tendances évolutives déjà reconnues chez les Algues: les thalles dressés, plus complexes et plus évolués, tirent très fréquemment leur origine de bases encroûtantes trop souvent mal connues; en règle quasi générale, le développement de la phase encroûtante est inversement proportionnel à celui de la partie dressée; et lorsque des pousses dressées se forment sur des thalles encroûtants, les organes reproducteurs tendent à se localiser à leur niveau, bien que ce ne soit pas le cas du couple *Ahnfeltia*-*Porphyrodiscus*.

## CONCLUSION

Ces observations montrent comment des formes apparemment éloignées par le degré d'évolution de leur système reproducteur, peuvent présenter au cours de leur ontogénie des parentés structurales et fonctionnelles insoupçonnées et probablement fondamentales. La structure hildenbrandioïde apparaît ainsi comme un type ancestral d'organisation fonctionnelle complexe, pouvant présenter des aspects spécifiques différents (anastomoses par exemple) et à partir

duquel se sont réalisées des formes dressées qui ont ensuite subi des complications diverses. Ceci laisse à penser que, chez les Algues, l'évolution s'est faite simultanément à divers niveaux tant reproducteurs que morphogénétiques avec des vitesses probablement différentes. Le type *Hildenbrandia* représente vraisemblablement un type d'organisation très adapté à supporter des conditions écologiques difficiles (humectation, variations de la salinité).

Nous avons fait apparaître d'une part des convergences d'organisation fonctionnelle entre les quatre espèces étudiées, d'autre part des ressemblances plus poussées entre *G. flicina* et *H. prototypus*. Les *Dermocorynus* ont été érigés par Hollenberg (1940) en une famille des Dermocorynidae. Sur la base de leurs caractères de reproduction ils sont maintenant regroupés avec les *Grateloupia* (Chiang, 1970) dans la famille des Halymeniaceae (Guiry, 1978a). Nos observations confirment, en quelque sorte, ce regroupement. Elles permettent d'en rapprocher les *Hildenbrandia* tout en les maintenant dans la famille des Hildenbrandiaceae aux affinités encore imprécises puisque les tétrasporocystes—seuls organes reproducteurs connus jusqu'à cette date, présentent des caractères particuliers (Guiry, 1978b). Les particularités cytologiques liées aux anastomoses tendraient, par contre, à en éloigner le *Porphyrodiscus* que l'on avait autrefois rapproché des *Hildenbrandia* (Denizot, 1968).

## REMERCIEMENTS

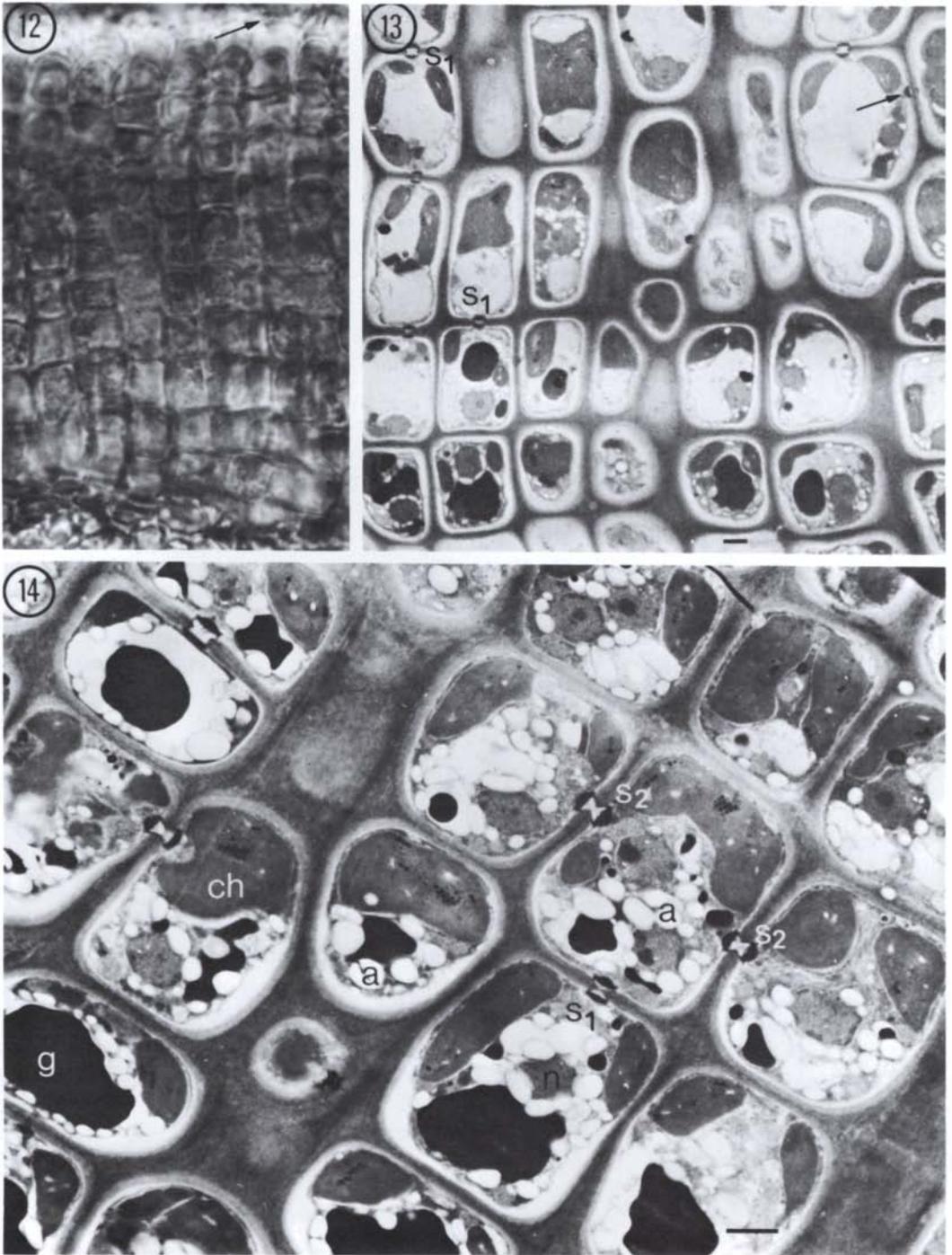
Les auteurs remercient Melle A. Spilar pour l'aide technique qu'elle a apportée à ce travail, et M.Y. Le Gall, Sous-Directeur du laboratoire maritime de Concarneau qui, donnant accès à l'herbier Crouan, a permis à J. Cabioc'h l'étude de l'échantillon de *G. minima* conservé dans cet herbier.

←

mènes de fusion fréquents (f) et des synapses primaires ( $S_1$ ). Les parois sont épaisses comme dans les exemples précédents.

Fig. 10. *Porphyrodiscus*. Détail d'une fusion entre trois cellules voisines. Synapses primaires ( $S_1$ ).

Fig. 11. *Porphyrodiscus simulans*. Détail des cellules superficielles (la couche supérieure a été détruite; on voit un reste de cellule attaquée par des bactéries (flèche). Les nouvelles cellules superficielles ont secrété, à leur pôle apical, une paroi très épaisse qui rappelle les formations épithalliennes des Corallinacées.



**Figs 12–14.** Les coupes sont perpendiculaires à la surface des thalles encroûtant et transversales dans les rameaux dressés. Les traits =  $1.0 \mu\text{m}$ .

**Fig. 12.** *Dermocorynus montagnei*. Vue d'ensemble de la coupe longitudinale radiale d'une croûte basale. Noter le renouvellement des cellules superficielles (flèche). Microscopie optique.  $\times 1034$ .

**Fig. 13.** Coupe d'un thalle encroûtant montrant un aspect identique à celui d'*Hildenbrandia* avec les réserves

## RÉFÉRENCES

- ARDRE, F. (1977) Sur le cycle de *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh (Némastomacée, Gigartinales). *Rev. algol.*, **12**, 73–86.
- ARDRE, F. (1980) Observations sur le cycle de développement de *Schizymenia dubyi* (Rhodophycée, Gigartinales) en culture, et remarques sur certains genres de Némastomacées. *Cryptogamie, Algologie*, **1**, 111–131.
- BOILLOT, A. (1965) Sur l'alternance de générations hétéromorphes d'une Rhodophycée *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützing (Gigartinales, Furellariacées). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **261**, 4191–4193.
- CABIOCH, J. (1971) Etude sur les Corallinacées. I. Caractères généraux de la cytologie. *Cah. Biol. mar.*, **12**, 121–186.
- CABIOCH, J. (1972) Etude sur les Corallinacées. II. La morphogénèse; conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cah. Biol. mar.*, **13**, 137–287.
- CABIOCH, J. & GIRAUD, G. (1980) Sur les particularités cytologiques de l'*Hildenbrandia prototypus* Nardo (Rhodophycées, Cryptonémiales) et les affinités possibles du genre. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **292**, III, 191–194.
- CHADEFAUD, M. (1960) *Les Végétaux non vasculaires (Cryptogamie)*. Masson, Paris, 1018 pp.
- CHADEFAUD, M. (1968) La morphologie des Végétaux inférieurs: données fondamentales et problèmes. *Bull. Soc. bot. Fr. Mémoires*, **115**, 5–41.
- CHIANG, Y.M. (1970) Morphological studies of red algae of the family Cryptonemiaceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **58**, 1–83.
- CROUAN, P.L. & CROUAN, H.M. (1858) Note sur quelques Algues marines nouvelles de la rade de Brest. *Ann. Sc. nat. 4<sup>e</sup> sér., Bot.*, **9**, 69–75.
- CROUAN, P.L. & CROUAN, H.M. (1860) Liste des Algues marines découvertes dans le Finistère depuis la publication des Algues de ce département en 1852. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **7** pp.
- DECEW, T. & WEST, J.A. (1977) Culture studies on the marine red algae *Hildenbrandia occidentalis* and *H. prototypus* (Cryptonemiales, Hildenbrandiaceae). *Bull. Jap. Soc. Phycol.*, **25**, suppl., 31–41.
- DENIZOT, M. (1968) Les Algues Floridées encroûtantes (à l'exclusion des Corallinacées). *Mus. nat. Hist. nat.* Thèse, Paris.
- DION, P. & DELEPINE, R. (1979) Cycles de développement de *Gigartina stellata* et *Petrocelis cruenta* (Rhodophyceae, Gigartinales) étudiés *in situ* à Roscoff. *Rev. algol.*, **14**, 327–341.
- DIXON, P.S. (1958) The morphology, ecology and taxonomy of certain Florideae. *Br. phycol. Bull.*, **1** (6), 32–33.
- EDELSTEIN, T. (1970) The life history of *Gloiosiphonia capillaris* (Hudson) Carmichael. *Phycologia*, **9**, 55–59.
- FARNHAM, W.F. & FLETCHER, R.L. (1973) Sur la présence à Roscoff du *Porphyrodiscus simulans* Batters, et sa relation avec l'*Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries. *Trav. Stn. biol. Roscoff*, **20**, 9.
- FARNHAM, W.F. & FLETCHER, R.L. (1976) The occurrence of a *Porphyrodiscus simulans* Batt. phase in the life history of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries. *Br. phycol. J.*, **11**, 183–190.
- FELDMANN, J. & MAGNE, F. (1964) Additions à l'inventaire de la Flore marine de Roscoff. *Trav. Stn. biol. Roscoff*, suppl. **6**, 1–28.
- GIRAUD, G. & CABIOCH, J. (1976) Etude ultrastructurale de l'activité des cellules superficielles du thalle des Corallinacées (Rhodophycées). *Phycologia*, **15**, 405–414.
- GIRAUD, G. & CABIOCH, J. (1977) Caractères généraux de l'ultrastructure des Corallinacées (Rhodophycées). *Rev. algol.*, **12**, 45–60.
- GIRAUD, G. & CABIOCH, J. (1979) L'exemple des Corallinacées actuelles. *Bull. Cent. Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine*, **3**, 601–610.
- GUIRY, M.D. (1978a) Notes on some family names of Florideophyceae (Rhodophyta). *Taxon*, **27**, 191–195.
- GUIRY, M.D. (1978b) The importance of sporangia in the classification of the Florideophyceae. In: *Modern approaches to the taxonomy of red and brown algae*. (by D.E.G. Irvine and J.H. Price) (*Syst. Ass. spec. vol. No. 10*) pp. 111–144. Academic Press, N.Y.
- HOLLENBERG, G.J. (1940) New marine algae from southern California. *Am. J. Bot.*, **27**, 868–877.
- ROSENVINGE, K. (1931) The marine algae of Denmark. Rhodophyceae IV (Gigartinales, Rhodymeniales, Nemastomales). *D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrift.*, **7**, 491–628.
- WEST, J.A., POLANSHEK, A.R. & GUIRY, M.D. (1977) The life history in culture of *Petrocelis cruenta* J. Agardh (Rhodophyta) from Ireland. *Br. phycol. J.*, **12**, 45–53.

Accepted 26 January 1982

globulaires entourées d'amidon; les synapses primaires (S<sub>1</sub>) sont bien visibles; une synapse secondaire (S<sub>2</sub>), coupée en biais, est observable (flèche).

**Fig. 14.** *Grateloupia filicina* var. *minima*. Coupe d'une base encroûtante montrant le détail du contenu cellulaire qui rappelle aussi les exemples précédents. Inclusion globulaire dense (g), noyau (n), amidon (a), chloroplaste (ch), synapses primaires (S<sub>1</sub>), synapses secondaires (S<sub>2</sub>).