

CRYPTOGAMIE

ALGOLOGIE

TOME 11 Fascicule 2 1990

Rf 6103A

LABORATOIRE DE CRYPTOLOGIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12, RUE BUFFON, 75005 PARIS



PUBLICATION TRIMESTRIELLE

Mai 1990

Source: *MUSEUM* Paris

COMITÉ DE LECTURE

F. ARDRÉ (Paris), Ed. BOUREAU (Paris), P. COMPÈRE (Meise), A. COUTÉ (Paris), G. DUCREUX (Paris), F. GASSE (Paris), P. GAYRAL (Caen), M. GUERLESQUIN (Angers), J.M. JONES (Isle of Man), M.T. L'HARDY (Le Mans), J.W.G. LUND (Ambleside), F. MAGNE (Paris), D. MOLLENHAUER (Frankfurt/Main), G.W. PRESCOTT (Wyoming), C.W. REIMER (Philadelphia), M. RICARD (Paris), J. SEOANE-CAMBA (Barcelone), A. SOURNIA (Roscoff), J.A. WEST (Berkeley).

MANUSCRITS

Les recommandations aux auteurs sont publiées dans le premier fascicule de chaque tome. Les auteurs sont priés d'adresser leurs manuscrits (en trois exemplaires) au Directeur-Rédacteur de *Cryptogamie, Algologie*, Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon, 75005 Paris.

Les tirages à part et les illustrations sont à la charge des auteurs.

ABONNEMENTS ANNUELS

CRYPTOGAMIE comprend trois Sections:

Algologie, Bryologie-Lichénologie, Mycologie.

Abonnement à l'une ou l'autre Section pour 1990:

France	(326 F ht)	332,85 F ttc
Étranger		357,00 F

Abonnement aux 3 Sections pour 1990:

France	(918 F ht)	937,28 F ttc
Étranger		1000,00 F

Prière de bien vouloir envoyer le montant par chèque bancaire ou par chèque postal libellé à l'ordre de : A.D.A.C. - CRYPTOGRAMIE (CCP La Source 34 764 05 S), et adressé à:

A.D.A.C. - CRYPTOGRAMIE
12, rue Buffon, F-75005 Paris.

Cryptogamie, Algologie est indexé par *Aquatic Sciences Fisheries Abstracts Part 1*, *Biological Abstracts*, *Chemical Abstracts*, *Current Contents*, *Marine Science Contents Tables* (F.A.O.), Publications bibliographiques du CDST (Pascal).

R 6103 A

CRYPTOGAMIE ALGOLOGIE

TOME 11 Fascicule 2 1990

Anciennement REVUE ALGOLOGIQUE

Fondée en 1922 par P. ALLORGE et G. HAMEL

Directeur-Rédacteur : P. BOURRELLY

Éditeur : A.D.A.C.

SOMMAIRE

R. CORILLON et M. COSTE - Professeur Henry GERMAIN (1903-1989)	79
A. COUTÉ et G. TELL - A propos de <i>Trachelomonas pyramidata</i> Couté et Thérézien (Algae, Euglenophyta)	87
J.Cl. DRUART - Etude paléoécologique du site archéologique de Colletière-Charavines (Paladru, Isère, France)	91
I.A. ABBOTT - A taxonomic and nomenclatural assessment of the species of <i>Liagora</i> (Rhodophyta, Nemiales) in the Herbarium of Lamouroux	111
R. CHARDARD - Nouvelles observations sur la structure et la composition du cell-coat de <i>Dunaliella bioculata</i> (algue verte)	137
Ouvrages reçus pour analyse	153

Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 002270000 MNHN, Paris

CRYPTOGAMIE, ALGOLOGIE

Tome 11 Fascicule 2 1990

CONTENTS

R. CORILLON et M. COSTE - Prof. Henry GERMAIN (1903-1989)	79
A. COUTÉ et G. TELL - On <i>Trachelomonas pyramidata</i> Couté et Thérézien (Algae, Euglenophyta)	87
J.CL. DRUART - Palaeoecological study of the archeological site of Colletières-Charavines (Paladru, Isère, France)	91
I.A. ABBOTT - A taxonomic and nomenclatural assessment of the species of <i>Liagora</i> (Rhodophyta, Nemaliales) in the Herbarium of Lamouroux	111
R. CHARDARD - Further observations on the structure and composition of the cell-coat of <i>Dunaliella bioculata</i> (green alga)	137
Books review	153

Professeur Henry GERMAIN (1903 - 1989)

par R. CORILLION* et M. COSTE**

* Laboratoire de Biologie Végétale et de
Phytogéographie (IRFA)
3, Place André Leroy B.P. 808, 49005 Angers

** CEMAGREF 50 Avenue de Verdun
B.P.3 Gazinet, F-33610 Cestas



Photo prise sur les bords du Lac Balaton (Hongrie) en 1980 lors du VIème Congrès International sur les Diatomées récentes et fossiles (Y. RINCE)



Le professeur Henry Germain nous a quittés ce 18 juin 1989 dans sa 87ème année.

Né le 27 mars 1903 à Château-Gontier en Anjou, où son grand-père et son père ont exercé la profession de pharmacien; il devait, après des études brillantes à l'École de Médecine et de Pharmacie d'Angers puis, à la Faculté de Pharmacie de Nancy, compléter sa formation à la Faculté libre des Sciences d'Angers pour être à 22 ans Pharmacien diplômé et licencié ès sciences.

Jusqu'en 1936 son activité universitaire est intense. Nommé dès 1933, Chef de Travaux à l'École de Médecine et de Pharmacie d'Angers puis chargé de recherches de 1934 à 1936 auprès du futur C.N.R.S., il entreprend au laboratoire de Botanique de la Faculté libre des Sciences, sous la direction du Chanoine Georges BIORET, ses premières recherches en Hydrobiologie. A celui qu'il considérait comme son maître en algologie il devait dédier plus tard *Achnanthes bioreti*, connu des diatomistes du monde entier, ainsi que sa Flore des Diatomées.

En 1936, il soutient sa thèse de Doctorat d'Etat devant la Faculté des Sciences de Bordeaux. Titulaire de la chaire de Botanique jusqu'en 1973, il est également Pharmacien en Chef des hôpitaux d'Angers de 1936 à 1968 et assesseur à la Faculté auprès de deux doyens successifs de 1956 à 1972.

Ces diverses tâches auxquelles s'ajoute un temps l'Inspection régionale des Pharmacies lui valent d'être appelé au Conseil de l'Ordre des Pharmaciens dès 1946 pour devenir en 1968 membre correspondant national de l'Académie de Pharmacie.

Plusieurs distinctions, souvent ignorées de ses propres collègues diatomistes, car la modestie du Professeur n'avait d'égal que sa passion pour ses chères diatomées, vont souligner ces mérites. Henry GERMAIN était en effet chevalier de la Légion d'Honneur, officier dans l'Ordre National du Mérite, commandeur des Palmes académiques et officier de la Santé publique.

Enfin, depuis 1988, il était Président d'honneur de l'Association des Diatomistes de langue française qui regroupe des chercheurs allemands, américains, anglais, australiens, belges, canadiens, espagnols, français, hollandais, italiens, israéliens, libanais, marocains et suisses.

A côté de l'universitaire brillant il y a le savant. Toute sa vie, le Professeur GERMAIN a su concilier avec bonheur sa vocation d'enseignant et de chercheur. Ces qualités apparaissent simultanément lors des congrès des diatomistes où ses exposés toujours concis et bien documentés sont si appréciés.

Sa première publication en 1932 est un compte-rendu à l'Académie des Sciences de Paris sur les Diatomées: le sujet ne le quittera plus jusqu'au ter-

me de l'existence, lorsqu'il exprimera peu de jours avant la mort, le désir de revoir encore certaines données d'une communication en préparation.

Très tôt, Henry Germain va mettre ses talents de photographe amateur au service des Diatomées, délaissant quelque peu les belles photographies de voiliers du début du siècle, qui illustrent encore son appartement du quai des Carmes, pour la microphotographie.

Il met lui-même au point un dispositif d'éclairage mobile sur un microscope acquis sur ses propres deniers et réalise ainsi les microphotographies de sa thèse d'Etat soutenue en 1936 sous le titre: "Lieux de développement et de multiplication des Diatomées d'eau douce: Contribution à l'Ecologie des Diatomées". Qu'il s'agisse de la prise de vue, du choix du meilleur contraste ou même de celui des films et produits photographiques, Henry Germain fait preuve d'une maîtrise parfaite et effectuée lui-même les développements et tirages de ses clichés. Son expérience dans ce domaine et ses conseils judicieux, nous conduiront quelques années plus tard à observer des striations considérées jusqu'alors comme invisibles en microscopie photonique. Il fut donc dès cette époque un précurseur tant par la qualité de ses illustrations, puisqu'il faudra attendre près de 20 années pour revoir des microphotographies d'une telle résolution, que par la précision de ses observations relatives à l'écologie des Diatomées. Il présentait déjà tout l'intérêt de ces algues microscopiques pour la caractérisation du milieu et l'appréciation de la qualité de l'eau.

Ses diverses fonctions vont malheureusement le tenir quelque peu éloigné des Diatomées jusqu'en 1973 où il peut alors se consacrer pleinement à sa passion. Il a entre-temps publié des descriptions et des mises au point remarquables qui font, aujourd'hui encore, figure d'exemple. Ses travaux sur les Naviculacées *N.gothlandica*, *N.schroeteri*, *N.halophila*, *Cymbella helvetica* font encore référence de nos jours et ont été utilisés dans les révisions les plus récentes.

La fréquence de ses publications va s'accroître grâce à l'accès au microscope électronique, à transmission d'abord puis à balayage ensuite, de la Faculté de Médecine d'Angers. Son acuité visuelle et sa grande expérience lui confèrent une aptitude étonnante à déceler la présence de nouvelles espèces dans sa propre région et dans sa propre ville. N'est-il pas surprenant de retrouver dans du matériel de Papouasie (Reichardt, 1988) ou dans une grotte de Tahiti (Coste & Ricard sous presse) *Navicula aenigmatica* une espèce qu'il a lui-même décrite comme nouvelle pour la science dès 1980 dans un bassin d'une serre d'Angers. *Cyclotella meduanae* Germain 1981, récoltée et décrite dans une seule station, la Mayenne à Angers, illustrée en microscopie électronique à balayage par Kobayasi grâce à un prêt du matériel original, n'a été retrouvée qu'en 1989 dans le nord de la France dans un étang saumâtre. L'intérêt de ses observations a toujours suscité une véritable émulation tant en France qu'à l'étranger. Les diatomistes japonais

n'ont pas hésité à écrire plusieurs articles sur des espèces qu'il avait déjà décrites en microscopie photonique et à transmission à partir de son propre matériel. Ce fut le cas, par exemple, pour *Cyclotella meduanae* déjà cité, divers *Diploneis* et le groupe des *Navicula subtilissimae*.

Tant d'observations fécondes depuis les lointains débuts exigeaient une large synthèse qui puisse à la fois réunir la somme des résultats acquis et proposer aux spécialistes, comme aux débutants, les fruits d'une précieuse expérience.

En 1981, paraît aux Editions Boubée la *Flore des Diatomées des eaux douces et saumâtres du Massif armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale*.

Dans cet ouvrage, rédigé avec la collaboration active de Mme GERMAIN, 444 pages et plus de 2000 microphotographies de l'auteur décrivent et présentent, dans leurs milieux respectifs, 457 espèces de Diatomées dont une dizaine nouvelles pour la science. Mais que l'on ne s'y trompe pas: au delà des limites quelque peu restrictives du titre, le lecteur découvre les plus larges possibilités d'utilisation. "Par son ampleur", écrit dans la préface le Professeur P. BOURRELLY, "ce travail dépasse le cadre d'une flore locale: les diatomistes y trouveront la plupart des espèces des régions de plaine en milieu tempéré". Il faut noter qu'il s'agit du premier ouvrage complet en français permettant des identifications au niveau de l'espèce à partir de microphotographies. Sa réputation a dépassé nos frontières et il figure en bonne place dans tous les laboratoires étrangers d'algologie des eaux douces. Il a été couronné en 1984 par le prix DESMAZIERES de l'Institut.

Après la parution de la Flore, H. GERMAIN poursuit des recherches sur l'ultrastructure des Diatomées grâce aux apports de la microscopie électronique à balayage. Ses observations sur le nodule central des *Nitzschiae obtusae*, les septa des *Tabellaria*, la variabilité de *Gomphonema olivaceum*, la morphologie interne et externe de la valve de *Mastogloia*, la présence de conopeum chez certaines *Navicules* et plus récemment sur le raphé des *Gyrosigma*, sont tout à fait originales. Ces derniers travaux qu'il n'avait pu mener plus avant ouvrent de nouvelles perspectives de recherches et ils viennent d'être repris simultanément en Angleterre, en République Fédérale allemande et aux Pays-Bas.

Si la plupart des diatomistes, c'est un fait connu, travaillent directement sur du matériel nettoyé, il n'en était pas de même du Professeur qui ne négligeait jamais l'observation préalable des Diatomées vivantes, ce qui l'a conduit à décrire bien des formes fragiles comme *Nitzschia actinastroides* var. *ligeriensis* dans la Loire ou des associations méconnues vivant en tubes muqueux comme *Cymbella prostrata* et *Nitzschia sociabilis*.

Henry GERMAIN n'aura pas connu la joie de voir ses publications les plus récentes, notamment la dernière parue dans la revue des diatomistes hollandais, *Diatomededelingen*. Il avait entrepris il y a près de quinze années, l'inventaire des Diatomées du Mozambique à partir des récoltes du Professeur RINO d'Aveiro (Portugal). Trois mois avant sa disparition, il devait nous confier la lourde tâche de mener à terme ce travail qui porte sur plus de 600 échantillons.

A la riche personnalité qui transparait chez l'homme de science et de haute culture qu'il nous soit permis d'ajouter quelques traits. L'homme semblait d'approche parfois sévère mais ce n'était là qu'apparence et la réserve d'un esprit profond. Il s'épanouissait dès qu'il se sentait en communion d'idées et de sentiments auprès de ses amis et surtout, dans cet environnement universitaire et scientifique où il trouvait l'une de ses joies de vivre. Ses amis diatomistes scientifiques, débutants ou amateurs ne pourront oublier sa bienveillance, sa promptitude à répondre de manière toujours très détaillée à toutes les demandes. Ils n'oublieront pas non plus son humour discret et sa grande patience lors des bruyantes soirées de congrès passées en sa compagnie et celle de Mme GERMAIN qui partageait ces qualités et vers qui se tournent nos pensées aujourd'hui.

La communauté scientifique internationale s'apprête à lui rendre un nouvel hommage à travers un ouvrage qui lui sera dédié en 1990.

Les diatomistes de langue française s'associent à leur Président P. COMPÈRE pour qui: "son absence crée au sein de notre association un vide qui ne sera jamais comblé, mais par les travaux qui ont illustré sa longue et fructueuse carrière, sa mémoire sera toujours vivante parmi nous."

LISTE DES PUBLICATIONS DE HENRY GERMAIN

- 1932 - Sur quelques Diatomées vivant en tubes muqueux. *Compt. Rend. Hebd. séances Acad. Sci.* 195 (7): 445-446.
- 1934 - Sur la présence d'une méduse, *Craspedacusta sowerbyi* Lank. dans la Mayenne. *Bull. Soc. Zool. France* 59: 85-86.
- 1935 - Anomalies de structure chez quelques espèces de Diatomées d'eau douce. *Bull. Soc. Franç. Microsc.* 4 (1): 4-14.
- 1935 - Flore diatomique des caves du Musée St. Jean à Angers. *Bull. Soc. Bot. France* 82: 43-47.
- 1936 - Diatomées d'eau douce du Venezuela récoltées par la mission M.Grisol. *Bull. Soc. Franç. Microsc.* 5 (4): 140-151.
- 1936 - Les Diatomées d'Eau douce. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France* 5ème sér. 6: 1-200, 16 pl. h.t.
- 1937 - Diatomées d'une tourbe de l'île Kerguelen. *Bull. Soc. Franç. Microsc.* 6 (1): 11-17.
- 1939 - Nouvelle apparition d' *Anabaena spiroides* Klebahn dans la Mayenne. *Bull. Soc. Mayenne Sci., Laval* année 1938-39: 23-24.
- 1957 - *Achnanthes bioreti* nov.sp. *Bull. Soc. Bot. France* 104: 85-86.

- 1959 - Les hormones de croissance chez les végétaux. *Bull. Soc. Etud. Scient. Angers, n.s.* 89: 12 p.
- 1959 - Flore diatomique d'un rocher suintant à Belle-Ile en Mer. *Bull. Soc. Etud. Scient. Angers n.s.* 89 (2): 225-227.
- 1964 - (en collaboration avec R. GEOFFRION & A. HERISSET), La "maladie de la Camomille". *Bull. Soc. Etud. Scient. Angers, n.s.* 5: 61-68.
- 1964 - *Navicula gothlandica* Grun. *Rev. Algol. n.s.* 7 (2): 196-201.
- 1964 - *Navicula schroeteri* Meister. *Rev. Algol. n.s.* 7 (4): 295-296.
- 1966 - Sur deux Diatomées nouvelles pour la flore de l'Anjou et de la France. *Rev. Algol. n.s.* 8 (3): 215-217.
- 1975 - *Navicula halophila* (Grun.) Cl. et diverses *Orthostichae* Cl. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France* 73: 62-65.
- 1976 - *Cymbella helvetica* Kutz. *Bull. Soc. Bot. France* 123 (3-4): 187-190.
- 1976 - *Pinnularia major* (Kutz.) Cl., *Pinnularia viridis* (Nitzsch.) Ehr. et quelques espèces voisines. *Bull. Soc. Bot. France* 123 (3-4): 179-186.
- 1976 - (en collaboration avec J.P. CHAUMONT). *Pinnularia subdivergentissima* nov.sp. *Achnanthes subsalsoides* Hustedt var. *sternewennensis* nov. var. *Bull. Soc. Bot. France* 123 (9): 587-590.
- 1977 - *Nitzschia actinastroides* (Lemm.) Van Goor var. *ligériensis* nov.var. *Bull. Soc. Phycol. France* 22: 32-34.
- 1979 - Details of Structure in Three Small Freshwater *Diploneis*. *Nova Hedwigia Beih.* 64: 207-217.
- 1980 - Trois nouvelles Diatomées dans le bassin d'une serre à Angers. *Cryptogamie, Algol.* 1 (1): 19-27.
- 1980 - (en collaboration avec C. RIAUX). Peuplement de Diatomées épipéliques d'une slikke de Bretagne Nord, Importance relative du genre *Cocconeis* Ehr. *Cryptogamie, Algol.* 1 (4): 265-279.
- 1981 - Flore des Diatomées. Diatomophycées eaux douces et saumâtres du Massif Armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale. Boubée Ed.Paris. 444 p.(169 pl.)
- 1981 - *Navicula falaisiensis* Grunow, *Cymbella cesatii* (Rabh.) Grun. et variété *capitata* nov.var., *Cymbella microcephala* Grun. et *Cymbella delicatula* Kützing. *Cryptogamie, Algol.* 2 (2): 123-130.
- 1981 - (en collaboration avec R. LE COHU). Variability of some features in a few Species of *Gomphonema* from France and the Kerguelen Islands (South Indian Ocean). In R.ROSS (Ed.) *Proc.6th.Symp.on Recent and Fossil Diatoms. Budapest Sept.80.* O.KOELTZ Publ.Koenigstein.: 167-178.
- 1982 - *Navicula joubaudii* nov.nom. (Bacillariophyceae). *Cryptogamie, Algol.* 3 (1): 33-36.
- 1982 - Détails de structure fine chez les *Nitzschiae lanceolatae*. *Cryptogamie, Algol.* 3 (4): 344-345.
- 1982 - Quatre *Navicules* du groupe des *Subtilissimae* (Diatomophyceae). *Cryptogamie, Algol.* 3 (2): 105-111.
- 1985 - Trois cas de commensalisme d'une *Naviculacée* et d'un *Nitzschia* en tube muqueux. *Cryptogamie, Algol.* 6 (2): 99-107.
- 1986 - The Central Nodule of *Nitzschiae obtusae* Grunow. In M.RICARD, *Proc. 8th.Internat.Diatom Symposium Paris Aug.84.* KOELTZ Koenigstein Publ.: 227-235.
- 1986 - Variations extrêmes chez *Gomphonema olivaceum* (Diatomée). *Cryptogamie, Algol.* 7 (2): 123-128.
- 1987 - Les *Tabellaria* (Bacillariophyceae) dans l'Ouest de la France. *Cah. Biol. Mar.* 28: 291-295.

- 1988 - Particularités des structures dans quatre espèces de *Mastogloia* observées au microscope électronique à balayage. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belg.* 10: 6-8
- 1989 - Dissemblance entre les côtés externes et internes de la valve observée en microscopie électronique à balayage chez quelques Diatomées Pennées. *Cryptogamie, Algol.* 10 (3): 173-179.
- 1989 - The position of *Navicula gottlandica* Grunow in the genus *Navicula*. *Contributiones Extraordinariae. Diatomededeelingen* 7: 13- 17.

A PROPOS DE *TRACHELOMONAS PYRAMIDATA* COUTÉ et THÉRÉZIEN (ALGAE, EUGLENOPHYTA)

par Alain COUTÉ* et Guillermo TELL**

* Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National
d'Histoire naturelle,
12 rue Buffon, 75005 Paris, France.

** Depto. Ciencias Biologicas, Fac. Ciencias Exactas
y Naturales, 1428 Buenos Aires, Argentine.

RÉSUMÉ - Les auteurs discutent ici de la validité de *Trachelomonas pyramidata* Couté et Thérézien, de sa variété *ornata* Couté et Thérézien, et des variétés *litoralensis* Tell et Zalocar de Domitrovic et *trapeziformis* Yacubson de *Trachelomonas armata*. *T. pyramidata* est maintenu et ses synonymes sont précisés.

ABSTRACT - The authors discuss here about the validity of *Trachelomonas pyramidata* Couté et Thérézien, of its variety *ornata* Couté et Thérézien, and of the varieties *litoralensis* Tell et Zalocar de Domitrovic and *trapeziformis* Jacobson of *Trachelomonas armata*. *T. pyramidata* is conserved and its synonyms are defined.

MOTS CLÉS : Euglenophyta, *Trachelomonas*, eau douce, taxinomie, espèce *pyramidata*.

En 1985, ont été publiés trois travaux traitant, en particulier, d'une Euglénophyte du genre *Trachelomonas* Ehrbg. emend. Desf. qui est manifestement le même organisme. Ainsi, en 1984-1985 (paru en 1985), Yacubson décrit, à partir d'échantillons provenant du Venezuela, près de la rive occidentale du lac Maracaïbo, la nouvelle variété *T. armata* var. *trapeziformis*. En 1985, encore Tell et Zalocar de Domitrovic ont signalé une algue similaire en Argentine subtropicale, dans la région du Chaco, sous le nom de *T. armata* var. *litoralensis* nov. var. Enfin, toujours au cours de la même année, Couté et Thérézien ont créé la nouvelle espèce *T. pyramidata* et sa nouvelle variété, *T. pyramidata* var. *ornata* pour deux taxons récoltés en Amazonie bolivienne et tout à fait analogues aux deux précédents. Plus tard, Tell et Conforti (1986), dans leur monographie traitant des Euglénophytes pigmentés d'Argentine, indiquent qu'ils ont rencontré *T. armata* var.

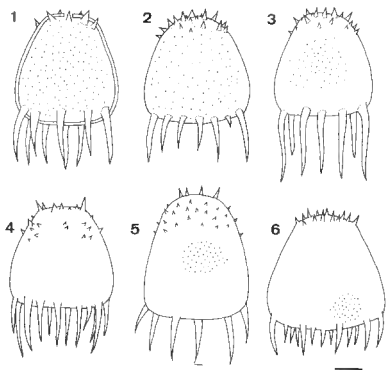


Fig. 1 à 3 : d'après Tell & Zolotar de Domitrovic (1985) (sous l'appellation de *Trachelomonas armata* var. *littoralensis* nov. var.); fig. 4 : d'après Yacubson (1984-1985) (sous l'appellation de *T. armata* var. *trapeziformis* nov. var.); fig. 5 : d'après Couté & Thérézien (1985) (sous l'appellation de *T. pyramidata* var. *ornata* nov. var.); fig. 6 : d'après Couté & Thérézien (1985) (sous l'appellation de *T. pyramidata* nov. sp.). Le trait d'échelle représente 10 μ m.

littoralensis de nombreuses fois dans des échantillons provenant de différentes régions chaudes du Brésil.

La comparaison des descriptions (cf. le tableau I) et des iconographies (reproduites dans les figs 1 à 6) données par les auteurs ci-dessus, amène à conclure que, dans tous les cas, il s'agit de la même algue. Cette dernière est bien caractérisée par sa silhouette trapézoïdale à pôle postérieur aplati bordé d'une couronne unique de robustes épines aux dimensions variables (voir, à ce propos, Couté & Thérézien, 1985, pl. VI, fig. 5, 7, 8). Le pore apical est entouré d'épines plus courtes disposées plus ou moins régulièrement à sa périphérie (voir Couté & Thérézien, 1985, pl. VI, fig. 6 et pl. VII, fig. 1 et 2). De plus, le tiers antérieur de la logette montre, selon les

exemplaires considérés, soit une paroi nue (fig. 1 et 6; Couté & Thérézien, 1985, pl. VI, fig. 7 et pl. VII, fig. 1), soit une paroi ornementée de petites épines au nombre variable et distribuées irrégulièrement (fig. 2 à 5; Couté & Thérézien, 1985, pl. VI, fig. 4).

	l. cell. + ép.	l. cell. 0 ép.	diamètre 0 ép.	L. ép. post.	L. ép. ant.	diamètre du pore
<i>T. armata</i> var. <i>litoralensis</i>	-	43µm	39µm	12-27µm	4µm	3,5µm
<i>T. armata</i> var. <i>trapeziformis</i>	54,5µm	33,5µm	36µm	21µm	2-3µm	-
<i>T. pyramidata</i> var. <i>pyramidata</i>	40-54µm	20-40µm	28-39µm	15µm	2,5-3µm	5µm
<i>T. pyramidata</i> var. <i>ornata</i>	40-58µm	22-40µm	28-36µm	15µm	1,5-2µm	5µm

Tableau 1 : comparaison des différentes dimensions des taxons étudiés ici d'après les auteurs (L: longueur; cell.: cellule; + ép.: avec les épines; 0 ép.: sans les épines; post.: postérieures; ant.: antérieures).

La forme tronconique à base aplatie de cette algue est un caractère suffisamment important pour la distinguer de toutes les espèces connues actuellement pour le genre *Trachelomonas* et tout particulièrement de *T. armata* et ses variétés. En effet, celles-ci lui ressemblent par la présence, en général, au pôle postérieur, d'épines robustes, mais leur silhouette est ellipsoïdale à ovoïde.

Pour les raisons invoquées ci-dessus, nous considérons qu'il est souhaitable de conserver l'appellation *T. pyramidata* Couté et Thérézien et de rejeter les variétés *trapeziformis* Yacubson et *litoralensis* Tell et Zalocar de Domitrovic de *T. armata*. Par ailleurs, la variabilité observée dans les échantillons présentés par les différents auteurs à propos du nombre et de la répartition des petites épines dans le tiers antérieur de la thèque, nous conduit à réunir sous le nom de *T. pyramidata* la variété *ornata* de Couté et Thérézien. Une étude statistique en culture de la variabilité de l'ornementation thécale pourrait confirmer notre point de vue, mais, compte-tenu de la situation géographique des différentes stations de récolte, elle est difficile à entreprendre.

Trachelomonas pyramidata Couté et Thérézien (1985, *Rev. Hydrobiol. Trop.* 18 (2): 115, pl. VI, fig. 7 et 8; pl. VII, fig. 1 et 2; pl. XIII, fig. 9) demeure donc le nom valide et la diagnose de l'espèce type est celle fournie par Couté et Thérézien dans leur travail à la page 115. Nous mettrons en synonymie avec cette espèce les taxons suivants:

- *Trachelomonas pyramidata* var. *ornata* Couté et Thérézien (1985, *Rev. Hydrobiol. Trop.* 18 (2): 115, pl. VI, fig. 4 à 6; pl. XIII, fig. 11)

- *T. armata* var. *litoralensis* Tell et Zalocar de Domitrovic (1985, *Nova Hedwigia* 41 : 363, pl. X, fig. 6a-c)

- *T. armata* var. *trapeziformis* Yacubson (1984-1985, *Bol. Cent. Inv. Biol.* 16: 64, pl. XI, fig. 92).

Avec ses synonymes, *T. pyramidata* élargit légèrement ses limites dimensionnelles par rapport à sa diagnose. Celles-ci deviennent: longueur (L) cellule (cell.) avec épines: 40-58 μ m; L cell. sans épines: 22-43 μ m; diamètre sans épines: 28-39 μ m; L épines postérieures: 12-27 μ m; L épines antérieures: 1,5-4 μ m; diamètre du pore: 3,5-5 μ m.

Cette espèce, d'après la bibliographie en notre possession, semble avoir pour distribution géographique les régions chaudes de l'Amérique du sud (N.E. de l'Argentine, Bolivie amazonienne, Brésil et Vénézuéla). On peut donc se poser le problème de sa possible répartition pantropicale ou de son endémisme tropical ou subtropical sud-américain.

Enfin, il faut s'étonner que cet organisme de grande taille et de morphologie si caractéristique soit passé inaperçu jusqu'à maintenant pour finalement être décrit la même année dans trois travaux différents et récolté en abondance.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à un programme de coopération scientifique financé conjointement par le C.N.R.S. (France) et le C.O.N.I.C.E.T. (Argentine).

BIBLIOGRAPHIE

- COUTÉ A. & THIÉRÉZIEN Y., 1985 - Première contribution à l'étude des *Trachelomonas* (Algae, Euglenophyta) de l'Amazonie bolivienne. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 18 (2): 111-131.
- TELL G. & ZALOCAR DE DOMITROVIC Y., 1985 - Euglenophyta pigmentadas de la provincia del Chaco (Argentina). *Nova Hedwigia* 41: 353-391.
- TELL G. & CONFORTI V., 1986 - *Euglenophyta Pigmentadas de la Argentina*. Ed. J. Cramer, Berlin Stuttgart, 301p.
- YACUBSON S., 1984-1985 - Algas del rio Tucuco y ambientes acuaticos de sus alrededores (Estado Zulia, Venezuela). *Bol. Centro Invest. Biol.* 16: 19-95.

ÉTUDE PALÉOÉCOLOGIQUE DU SITE ARCHÉOLOGIQUE DE COLLETIÈRE-CHARAVINES (PALADRU, ISÈRE, FRANCE)

Jean-Claude DRUART

Institut de Limnologie, Station d'Hydrobiologie
Lacustre. I.N.R.A. BP 511. 74203 Thonon-les-Bains,
France.

RÉSUMÉ - Dans le cadre d'une étude pluridisciplinaire de Recherches en Sciences Humaines, une analyse des diatomées a été entreprise pour connaître l'évolution de la bathymétrie sur le lac de Paladru, plus précisément sur le site archéologique de Colletière-Charavines. 186 espèces représentant 31 genres différents ont été recensés dont deux espèces nouvelles décrites précédemment. Les résultats montrent un changement des flores diatomiques à l'An Mil, dû à un abaissement du niveau du lac à partir de cette époque. Les études menées conjointement sur les pollens et la sédimentologie confirment nos recherches.

ABSTRACT - As a part of a multidisciplinary research in Human Sciences, a Diatom analysis has been undertaken in order to determine bathymetric variations in Lake Paladru. This study has been made on the archeologic site of Colletière-Charavines. We made an inventory of 186 species out of 31 different genus. Two original species have been previously described. Results show a change in Diatom Flora around the year 1000, due to a sharp lowering of the level of the lake. Studies jointly led on pollens and sedimentology corroborate our results.

MOTS CLÉS : Lac de Paladru, site archéologique, Colletière, diatomées, taxonomie, paléoécologie, sédiment.

INTRODUCTION

L'étude des diatomées du site archéologique de Colletière-Charavines a été réalisée dans le cadre d'un programme pluridisciplinaire (programme pluriannuel de recherches en Sciences Humaines, Région Rhône-Alpes-CNRS), dirigé par Michel Colardelle (Colardelle *et al.*, sous presse).

Les études sédimentologique, paléontologique, (faune des vertèbres) et micropaléontologique (pollens, diatomées), ont été entreprises pour la

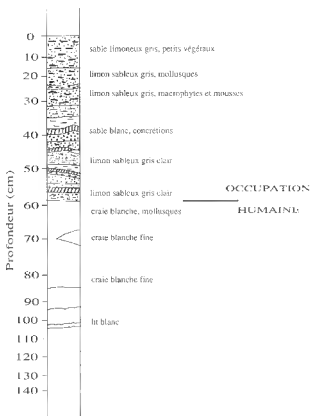


Fig. A : Carotte N° 1210 du site archéologique de Colletière-Charavines, montrant les séquences antérieure et postérieure à l'occupation humaine.

compréhension de l'Histoire du site de Colletière, mais aussi pour celle de tout le bassin versant du lac de Paladru. Plus précisément, l'analyse des diatomées devrait nous donner de précieux renseignements sur la bathymétrie, la qualité de l'eau du lac à cette époque (autour de l'An Mil). Ce sondage offre l'intérêt majeur de correspondre à une séquence continue de sédimentation lacustre antérieure et postérieure à l'occupation humaine (fig. A).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sondage

Parmi les nombreux prélèvements effectués dans le site archéologique et dans ses alentours, une carotte (la plus représentative du site) a été choisie pour une étude pluridisciplinaire approfondie. Cette carotte N° 1210, longue de 150cm, a été extraite à 10m du rivage médiéval (sur le tombant) et par 6m de profondeur.

Echantillonnage et traitement des échantillons

Au laboratoire, la carotte est coupée en deux, longitudinalement. Des échantillons de 1cm³ sont prélevés à des intervalles variables, choisis en fonction des limites palynologiques, des structures sédimentaires visibles à l'œil nu, des changements lithologiques. En règle générale, ils sont distants de 2 à 4cm.

Après séchage et pesage de 1g de sédiment, chaque échantillon est traité et préparé suivant les méthodes décrites par GASSE (1975). Pour la détermination spécifique, l'usage du microscope électronique à balayage (JEOL JSM 35C) a parfois été nécessaire.

Comptage des diatomées

Pour les 50 échantillons analysés provenant du sondage 1210, au moins 500 valves de diatomées ont été comptées par niveau, sur une surface définie de la lame porte-objet. 186 espèces et variétés ont été identifiées, se regroupant en 31 genres (Tabl. I).

Détermination des espèces

Les déterminations ont été faites à partir d'ouvrages classiques tels que Germain (1981), Huber-Pestalozzi (1942), Krammer & Lange-Bertalot (1985, 1986, 1988), Lange-Bertalot & Krammer (1987, 1989), Patrick & Reimer (1966, 1975), Simonsen (1987) et Straub (1989).

RÉSULTATS

Inventaire systématique

L'étude taxonomique s'appuie sur les planches photographiques 1 à 7 qui illustrent 107 des espèces rencontrées, dont les espèces considérées comme nouvelles et décrites précédemment, par Druart & Straub (1988).

Tableau 1 : Liste de tous les taxons observés dans l'étude. Dans la mesure du possible, il est fait mention d'indications auto-écologiques: *Mode de vie* a, aérophile; b, benthique; e, épiphyte; l, littoral (périphytique sans précision sur le type de support); p, planctonique (d'après Gasse, 1980; Germain, 1981; Fabri & Leclerc, 1984; Straub, 1989).

<i>ACHNANTHES</i> Bory		
<i>affinis</i> Grun.		
<i>binodis</i> Ehr.	l	
<i>clevei</i> Grun.	l,b,e	
<i>conspicua</i> A. Mayer	l,e	
<i>exigua</i> Grun.	l	
<i>exigua</i> var. <i>heterovalva</i> Krasske	l	
<i>flexella</i> Kütz.	l,e	
<i>flexella</i> var. <i>alpestris</i> Brun	l,e	
<i>hauckiana</i> Grun.	l	
<i>lanceolata</i> (Breb.) Grun.	l,e	
<i>lanceolata</i> var. <i>rostrata</i> Hust.	l,e	
<i>minutissima</i> Kütz.	l,e	
<i>oestrupii</i> (Cl. E.) Hust.	l	
<i>rostrata</i> Oestrup	l	
<i>saxonica</i> Krasske	l	
<i>trinodis</i> (W. Sm.) Grun.	l	
cf. <i>austriaca</i> Hust.	l	
cf. <i>dani</i> Fogel	l	
cf. <i>delicatula</i> Hust.	l,e	
<i>AMPHORA</i> Ehrenberg		
<i>inariensis</i> Krammer	l,e	
<i>libyca</i> Ehr.	l,b,e	
<i>ovalis</i> (Kütz.) Kütz.	l,b,e	
<i>pediculus</i> (Kütz.) Grun.	l,e	
<i>thumensis</i> (Mayer) Cl. E.	l	
<i>ANOMOEONEIS</i> Pfützer		
<i>brachysira</i> (Breb.) Grun.	l	
<i>vitrea</i> (Grun.) Ross	l	
cf. <i>styriaca</i> (Grun.) Hust.	l	
<i>ASTERIONELLA</i> Hassel		
<i>formosa</i> Hassel	p	
<i>CALONEIS</i> Cleve		
<i>bacillum</i> (Grun.) Cl.	l,b	
<i>branderii</i> (Grun.) Krammer	l,b	
<i>silicula</i> (Ehr.) Cl.	l,b	
<i>silicula</i> f. <i>peisonis</i> (Grun.) Hust.	l,b	
cf. <i>branderii</i> (Hust.) Krammer	l,b	
<i>COCCONEIS</i> Ehrenberg		
<i>pediculus</i> Ehr.	l,e	
<i>placentula</i> Ehr.	l,e	
<i>placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl.	l,e	
<i>pseudothumensis</i> Reichardt	l,e	
<i>CYCLOTELLA</i> Kützing		
<i>bodanica</i> var. <i>borealis</i> A. Cl.	p,l	
<i>comta</i> (Ehr.) Kütz.	p,l	
<i>constei</i> Druart et Straub	p,l	
<i>kuetzingiana</i> Thwaites	l,p	
<i>kuetzingiana</i> var. <i>radiosa</i> Fricke	l,p	
<i>ocellata</i> Pantocsek	l,p	
<i>plitvicensis</i> Hust.	p,l	
<i>stelligera</i> Cl. et Grun.	l,p	
<i>wuethrichiana</i> Druart et Straub	l,p	
cf. <i>caspia</i> Grun.	l,p	
<i>CYMATOPLEURA</i> W. Smith		
<i>elliptica</i> (Breb.) W. Sm.	l,p	
<i>CYMBELLA</i> Agardh		
<i>affinis</i> Kütz.	l,e	
<i>amphicephala</i> Naeg.	l,e	
<i>aspera</i> (Ehr.) Cl.	l,e,a	
<i>brehmii</i> Hust.	l,e	
<i>caespitosa</i> (Hust.) Brun	l,e	
<i>cesatii</i> (Rabh.) Grun.	l,e,a	
<i>cistula</i> (Ehr.) Kirch.	l,e	
<i>cymbiformis</i> Agardh	l	
<i>delicatula</i> Kütz.	l,e	
<i>ehrenbergii</i> Kütz.	l,e,b	
<i>helvetica</i> Hust.	l,e	
<i>helvetica</i> var. <i>compacta</i> Cleve	l,e	
<i>helvetica</i> var. <i>curta</i> Hust.	l,e	
<i>laevis</i> Naeg.	l,b	
<i>lanceolata</i> (Ehr.) Kirch.	l	
<i>leptaceros</i> (Ehr.) Kütz.	l	
<i>microcephala</i> Grun.	l	
<i>minuta</i> Hilse	l	
<i>prostrata</i> Berk.	l,a	
<i>silesiaca</i> Bleisch		
<i>subaequalis</i> Grun.		
<i>subaequiciliata</i> Grun.		
sp.		
<i>DENTICULA</i> Kützing		
<i>kuetzingii</i> Grun.	l,e	
<i>tenuis</i> Kütz.	l,e	
<i>tenuis</i> var. <i>crassula</i> (Naeg.) Hust.	l	
<i>oblongella</i> (Naeg.) Cl. E.	l	
<i>DIPLONEIS</i> Ehrenberg		
<i>elliptica</i> (Kütz.) Cl.	l	
<i>oblongella</i> (Naeg.) Cl. E.	l	
<i>ovalis</i> Kütz.	l	
<i>oculata</i> (Breb.) Cl.	l	
<i>EPITHEMIA</i> Brébisson		
<i>adnata</i> (Kütz.) Breb.		
<i>argus</i> (Ehr.) Kütz.	l,e	
<i>goeppertiana</i> Hilse		

<i>smithii</i> Carruthers		<i>NAVICULA</i> Bory	
<i>sorex</i> Kütz.	l,e	<i>bacillum</i> Ehr.	l,b
<i>sorex</i> var. <i>saxonica</i> Kütz.	l,e	<i>cincta</i> (Ehr.) Ralfs	l,b
<i>EUNOTIA</i> Ehrenberg		<i>concentrica</i> Carter	l,b
<i>arcus</i> Kütz.	l	<i>decussis</i> Oestrup	l
<i>pectinalis</i> var. <i>undulata</i> (Ralfs)		<i>digitoradiata</i> (Greg.) Ralfs	l,b
Rabh.	l,a	<i>diluviana</i> Krasske	l,b
<i>praerupta</i> Ehr.	l,a	<i>elginensis</i> var. <i>cuneata</i> (M. Moll.)	
<i>FRAGILARIA</i> Lyngbye		Lange-Bertalot	l,b
<i>brevistriata</i> Grun.	l	<i>gottlandica</i> Grun.	l,b
<i>brevistriata</i> var. <i>elliptica</i> Herib.	l	<i>helensis</i> Schulz.	l,b
<i>brevistriata</i> var. <i>subcapitata</i> Grun.	l	<i>lanceolata</i> (C. Agardh) Ehr.	l,b
<i>capucina</i> var. <i>vaucheriae</i> (Kütz.)		<i>menisculus</i> Schum.	l,b
Lange-Bertalot	l	<i>minima</i> Grun.	l,b
<i>construens</i> (Ehr.) Grun.	l	<i>oblonga</i> Kütz.	l,b
<i>construens</i> var. <i>binodis</i> (Ehr.) Grun.	l	<i>phyllepta</i> Kütz.	l,b
<i>construens</i> var. <i>subsalina</i> Hust.	l	<i>pseudoanglica</i> Lange-Bertalot	l,b
<i>construens</i> var. <i>venter</i> (Ehr.) Grun.	l	<i>pseudobryophylla</i> Hust.	l,b
<i>elliptica</i> Schum.	l	<i>pupula</i> Kütz.	l,b
<i>intermedia</i> Grun.	l	<i>pupula</i> var. <i>capitata</i> f.	
<i>lapponica</i> Grun.	l	<i>rostrata</i> Hust.	l,b
<i>leptostauron</i> (Ehr.) Hust.	l	<i>pupula</i> var. <i>nyassensis</i> (O. Müll.)	
<i>leptostauron</i> var. <i>dubia</i> Grun.	l	Lange-Bertalot	l,b
<i>parasitica</i> (W. Sm.) Grun.	e	<i>radiosa</i> Kütz.	l,b
<i>pinnata</i> Ehr.	l	<i>cryptotenella</i> Lange-Bertalot	l,b
<i>pinnata</i> f. <i>subrotunda</i> Meyer	l	<i>rhynchocephala</i> Kütz.	l,b
<i>pinnata</i> var. <i>lancettula</i> (Schum.) Hust.	l	<i>schoenfeldii</i> Hust.	l,b
<i>tabulata</i> var. <i>truncata</i> (Grev.)		<i>scutelloides</i> W. Sm.	l
Lange-Bertalot	l	<i>seminulum</i> Grun.	l,b
cf. <i>virevens</i> var. <i>elliptica</i> Hust.	l	<i>stroemii</i> Hust.	l,b
cf. <i>lapponica</i> Grun.	l	<i>subhamulata</i> Grun.	l,b
<i>FRUSTULIA</i> Agardh		<i>submurata</i> Hust.	l,b
<i>vulgaris</i> Thwaites	l,b,a	<i>subrotunda</i> Hust.	l,b
<i>GOMPHONEMA</i> Agardh		<i>tripunctata</i> (O.F. Müll.) Bory	l,b
<i>acuminatum</i> Ehr.	l,e	<i>tuscula</i> (Ehr.) Grun.	l,b
<i>angustatum</i> (Kütz.) Rabh.	l,e	<i>viridula</i> (Kütz.) Ehr.	l,b
<i>angustum</i> Agardh	l,e	<i>vulpina</i> Kütz.	l,b
<i>clavatum</i> Ehr.	l,e	cf. <i>margalithii</i> Lange-Bertalot	l,b
<i>constrictum</i> Ehr.	l,e	sp.	
<i>gracile</i> Ehr.	l,e	<i>NEIDIUM</i> Pfitzer	
<i>minutum</i> (Agardh) Agardh	l,e	<i>dubium</i> (Ehr.) Cl.	l,b
<i>olivaceum</i> (Horn.) Breb.	l,e	<i>iridis</i> (Ehr.) Cl.	l,b
<i>parvulum</i> (Kütz.) Grun.	l,e	<i>hercynicum</i> A. Mayer	l,b
<i>tergestinum</i> Fricke	l,e	<i>NITZSCHIA</i> Hassel	
<i>truncatum</i> Ehr.	l,e	<i>amphibia</i> Grun.	l,p
<i>HANTZSCHIA</i> Grunow		<i>denticula</i> Grun.	l
<i>amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	l,a	<i>palea</i> (Kütz.) W. Sm.	l,p
<i>MASTOGLORIA</i> Thwaites		<i>sinuata</i> var. <i>tabellaria</i> (Grun.) Grun.	l
<i>muraldii</i> Voight	l,e,a	cf. <i>fonticola</i> Grun.	l
<i>MELOSIRA</i> Agardh		cf. <i>linearis</i> (Agardh) W. Sm.	l,a
<i>ambigua</i> O. Müll.	p	sp.	
<i>MERIDION</i> Agardh		<i>OPEPHORA</i> Petit	
<i>circularis</i> Agardh		<i>martyi</i> Herb.	

<i>PINNULARIA</i> Ehrenberg		<i>alpinus</i> Hust.	p
<i>major</i> (Kütz.) Cl.	1	<i>neoastraea</i> Hakansson et Hickel	p
sp.		cf <i>parvus</i> Stoermer et Hakansson	p
<i>RHOPALODIA</i> O. Müller		<i>SURIRELLA</i> Turpin	
<i>gibba</i> (Ehr.) Müller	1,e	<i>biseriata</i> Breb.	p
<i>gibba</i> var. <i>parallata</i> (Grun.) H. et M. Per.	1,e	<i>SYNEDRA</i> Ehrenberg	
<i>STAURONEIS</i> Ehrenberg		<i>acus</i> var. <i>angustissima</i> Grun.	p
<i>anceps</i> Ehr.	1	<i>ulna</i> (Nitzsch) Ehr.	1,e,p
<i>nobilis</i> Schum.	1	<i>spathulifera</i> Grun.	1,e
<i>phenticenteron</i> (Nitzsch) Ehr.	1	<i>TABELLARIA</i> Ehrenberg	
<i>STEPHANODISCUS</i> Ehrenberg		<i>fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	1,p
		<i>flocculosa</i> (Roth.) Kütz.	1,p

La flore recensée est très variée. Six genres abondants (tabl. II) représentent des espèces typiques du périphyton et, ou du benthos littoral (*Navicula*, *Cymbella*, *Achnanthes*, et *Gomphonema*) ou ubiquistes lacustres (*Fragilaria* et *Cyclotella*). Quelques genres planctoniques (*Asterionella*, *Stephanodiscus* et *Tabellaria*) sont également présents.

Dans cette flore, 42 espèces et variétés apparaissent au moins une fois dans un échantillon, avec une fréquence relative égale ou supérieure à 5%. L'interprétation peut être établie uniquement sur ces espèces dominantes. 75 espèces sont accompagnantes dans les assemblages à des taux compris entre 1 et 4,9%. Les reconstitutions quantitatives diatomiques tiennent compte de ces espèces. Enfin, 69 taxons sont accidentels et ne donnent lieu à aucune interprétation sur la nature du milieu.

L'analyse du tableau II nous montre qu'il y a pratiquement le même nombre de taxons dans les deux parties du sondage étudié (b et c). Par contre le nombre d'espèces, de variétés et de formes est nettement plus important dans la partie supérieure de la carotte. La différence provient du grand nombre d'espèces littorales ou benthiques (*Fragilaria*, *Navicula* et *Achnanthes* entre autres) qui colonisent ces niveaux supérieurs se situant sous une faible bathymétrie (Tabl. I). En outre les taxons typiquement planctoniques sont très faiblement représentés.

Tableau II: Nombre d'espèces, variétés et formes de chaque taxon (a: sur toute la carotte; b: à partir de l'occupation humaine; c: avant l'occupation humaine).

	(a)	(b)	(c)
<i>Navicula</i>	35	32	4
<i>Cymbella</i>	22	11	14
<i>Fragilaria</i>	20	18	4
<i>Achnanthes</i>	19	18	2
<i>Gomphonema</i>	11	8	5
<i>Cyclotella</i>	10	8	6
<i>Caloneis</i>	6	5	1
<i>Epithemia</i>	6	2	5
<i>Nitzschia</i>	7	6	1
<i>Amphora</i>	5	5	2
<i>Cocconeis</i>	4	3	4
<i>Denticula</i>	4	3	2
<i>Diploneis</i>	4	3	1
<i>Anomoeoneis</i>	3	2	1
<i>Eunotia</i>	3	2	2
<i>Stauroneis</i>	3	3	0
<i>Stephanodiscus</i>	3	1	2
<i>Synedra</i>	3	2	3
<i>Neidium</i>	3	2	0
<i>Tabellaria</i>	2	2	0
<i>Pinnularia</i>	2	2	0
<i>Rhopalodia</i>	2	0	2
<i>Asterionella</i>	1	0	1
<i>Cymatopleura</i>	1	0	1
<i>Frustulia</i>	1	0	1
<i>Hantzschia</i>	1	1	0
<i>Mastogloia</i>	1	1	1
<i>Melosira</i>	1	1	0
<i>Meridion</i>	1	1	0
<i>Opephora</i>	1	0	1
<i>Surirella</i>	1	0	1
Nbre de taxons	31	25	24
Nbre d'espèces, variétés et formes	186	140	67

DISCUSSION

Le sondage 1210 du site archéologique de Colletière-Charavines, montre deux phases très distinctes de sédimentation (fig. A). La première (-148 à -60cm), présente une sédimentation très régulière de craie fine et blanche. C'est la séquence antérieure à l'occupation humaine de Colletière. La

deuxième (-58 à la surface), présente une sédimentologie très variée. Elle correspond à la phase d'occupation du site archéologique jusqu'à nos jours.

L'étude des diatomées corrobore dans une large mesure les indications fournies par la sédimentologie (Brochier & Druart, sous presse). Aux deux phases visibles sur la carotte, correspondent des assemblages très différents de diatomées.

A - PHASE I : (Niveau -148cm à -60cm)

- **Le faciès sédimentaire:** le sédiment est une craie blanche très fine avec mollusques vers le haut, interrompue par un niveau plus blanc à -103cm.

- **La végétation diatomique:** elle est homogène et peu diversifiée. La teneur en *Cyclotella* est toujours supérieure à 75% (fig. B). L'espèce dominante est *Cyclotella costei*. Cette petite diatomée que nous avons découverte pour la première fois dans les sédiments du lac de Paladru (Druart & Straub, 1988), semble s'apparenter au point de vue écologique à d'autres espèces du

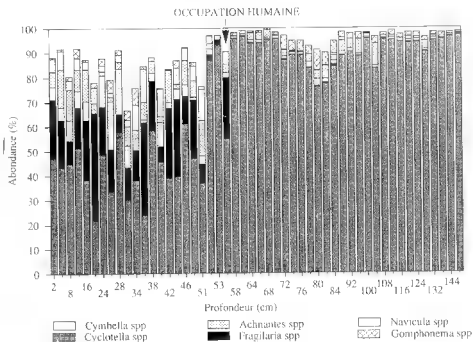


Fig. B: Variation de l'abondance des principales espèces de diatomées en pourcentage du peuplement total dans la carotte 1210 de Colletière-Charavines.

genre, telles *Cyclotella comensis*, *C. tecta*, *C. wuethrichiana*, etc... Des végétations dominées à tel point par *Cyclotella*, me paraissent plutôt pélagiques bien qu'il s'agisse d'espèces pouvant très bien se développer aussi sur le littoral.

Accessoirement, des *Gomphonema* et des *Achnanthes* accompagnent ces diatomées (10 et 5%), provenant des berges du lac ou de rivières s'y jetant.

- **Le paléoenvironnement**: le lac est étendu et assez profond (les espèces périphytiques sont très mal représentées). L'importance des *Cyclotella* spp. le confirme malgré la rareté des autres espèces planctoniques.

Dans les niveaux -68 à -64cm, correspondant à un lit très blanc et qui reflète une précipitation accélérée des carbonates des eaux (provoquée sans doute par un réchauffement du climat), on remarque une diminution significative du nombre de diatomées qui passe de plus de 500 à 320 environ (par unité de surface comptée) (fig. C). Ce phénomène peut-être interprété de façons différentes et contradictoires:

- Une forte précipitation des carbonates a simplement perturbé le développement des diatomées et leur sédimentation.

- La décarbonation n'a pas eu de conséquence grave sur le développement des diatomées et, dans ce cas, c'est un phénomène bathymétrique qui en réduit le nombre.

Pour notre part, nous pensons qu'il s'agit plus d'un problème climatique (réchauffement) que bathymétrique, car le cortège d'espèces accompagnant *Cyclotella costei* caractérise un milieu encore relativement profond et calme.

B - PHASE II : (niveau -58 à la surface).

- **Le faciès sédimentaire** : le sédiment est beaucoup plus organique et très varvé. Il est composé de sable et de limon plus ou moins riches en mollusques, mousses, macrophytes et petits végétaux. Il est typique de berges lacustres exondées ou noyées sous très peu d'eau.

- **La végétation diatomique** : Le genre *Cyclotella* reste prédominant (entre 25 et 60%) avec *Cyclotella costei*. Les diatomées littorales prennent de l'importance: *Fragilaria* (jusqu'à 40%) ainsi que *Cymbella*, *Achnanthes*, *Navicula* et *Gomphonema*. Les autres genres ne sont qu'accompagnants. Les diatomées planctoniques sont peu présentes.

- **Le paléoenvironnement** : L'importance des espèces périphytiques et la chute brutale du nombre des diatomées (fig. C) rencontrée dans cette phase, indique un rapprochement du rivage c'est-à-dire un abaissement du niveau du lac. Ceci est en accord avec l'arrivée des éléments organiques (macrophytes, mousses, matière organique fine, etc...) et décrit par ailleurs dans l'étude sédimentologique (Brochier & Druart, sous presse).

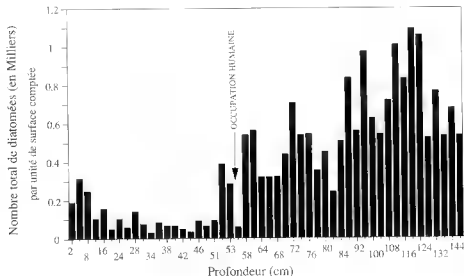


Fig. C : Variation de l'abondance des frustules de diatomées dans la carotte 1210 de Colletière-Charavines.

CONCLUSION

L'analyse des diatomées nous permet de mieux appréhender les événements qui se sont produits autour de l'An Mil à Colletière-Charavines. La modification importante intervenue dans le sondage 1210 à partir de -56cm correspond à une rupture de l'équilibre écologique à cette époque due principalement à un abaissement brutal du lac (qui n'a jamais retrouvé son niveau d'avant l'An Mil). Cet événement a permis la première installation des hommes sur le site, et a amplifié cette modification du milieu en permettant le développement de certaines diatomées favorisé par les activités humaines.

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement Monsieur François Straub de la Chaux-de-Fonds pour ses nombreux conseils; le Professeur Jacques Dubochet du Centre de Microscopie électronique de Lausanne, qui m'a facilité l'utilisation des appareillages ainsi que tous les membres de l'équipe pluridisciplinaire du programme de recherches sur Charavines pour leurs différentes collaborations.

REFERENCES

- BROCHIER J.L. & DRUART J.C. (sous presse) - Le milieu lacustre. In *La formation d'un Terroir du XIème Siècle: les habitats et Mottes castrales du lac de Paladru (Isère) dans leur contexte écologique*. Paris, Colardelle.
- DRUART J.C. & STRAUB F., 1988 - Description de deux nouvelles Cyclotelles (Bacillariophyceae) de milieux alcalins et eutrophes: *Cyclotella costei* nov. sp. et *Cyclotella wuethrichiana* nov. sp. *Schweiz. Z. Hydrol.* 50/2: 182-188.
- FABRI R. & LECLERCQ L., 1984 - *Etude écologique des rivières du nord du massif Ardennais (Belgique): flore et végétation de diatomées et physico-chimie des eaux*. Thèse Univ. Liège, I: 379p., 33pl.; II: 329p.; III: 1-201.
- GASSE F., 1975 - *L'évolution des lacs de l'Afar Central (Ethiopie et T.F.A.I.) du Plio-Pleistocène à l'Actuel. Reconstitution des paléomilieux lacustres à partir de l'étude des Diatomées*. Thèse Univ. Paris, I: 1-406; II: 1-103; III: 59pl.
- GASSE F., 1980 - Les diatomées lacustres Plio-Pleistocènes du Gadeb (Ethiopie). Systématique, Paléoécologie, Biostratigraphie. *Rev. Algol. Mém. hors série N° 3*: 1-249.
- GERMAIN H., 1981 - *Flore des diatomées*. Paris, Boubée, 441p.
- HUBER-PESTALOZZI G., 1942 - Das Phytoplankton des Süßwassers. *Binnengewässer* 14 (2,2): 1-549.
- KRAMMER K. & LANGE-BERTALOT H., 1985 - *Naviculaceae*. Stuttgart, Cramer, 230p.
- KRAMMER K. & LANGE-BERTALOT H., 1986 - *Bacillariophyceae*. 2/1. Stuttgart, G. Fischer Verlag, 876p.
- KRAMMER K. & LANGE-BERTALOT H., 1988 - *Bacillariophyceae* 2/2: *Naviculaceae*. Stuttgart, G. Fischer Verlag, 596p.
- LANGE-BERTALOT H. & KRAMMER K., 1987 - *Bacillariophyceae*. *Biblioth. Diatomologica* 15: 1-289, 62 pl.
- PATRICK R. & REIMER Ch., 1966 - The diatoms of the United States. Vol. 1, *Monographs of the Acad. Nat. Sci. of Philadelphia*, 13: 1-688.
- PATRICK R. & REIMER Ch., 1975 - The diatoms of the United States. Vol. II, *Monographs of the Acad. Nat. Sci. of Philadelphia*, 13: 1-213.
- STRAUB F., 1989 - *Application de l'écologie des diatomées littorales de lacs carbonatés à la reconstitution des environnements préhistoriques d'un site archéologique: Hauterive-Champréveyres (Lac de Neuchâtel)*. Thèse Univ. Neuchâtel, 207p.

LEGENDES DES PLANCHES

(le trait placé à côté de chaque figure représente 10 micromètres, sauf indication contraire).

Planche 1: 1: *Achnanthes exigua* var. *heterovalva* Krasske. 2: *Achnanthes clevei* Grun. Hypovalve. 3: *Achnanthes conspicua* A. Mayer. 4: *Achnanthes lanceolata* var. *rostrata* Hust. Epivalve. 5: *Achnanthes lanceolata* var. *rostrata* Hust., Epivalve. 6: *Achnanthes flexella* (Kütz.) Brun., Hypovalve. 7: *Achnanthes flexella* (Kütz.) Brun. Hypovalve. 7: *Achnanthes flexella* (Kütz.) Brun., Epivalve. 8: *Achnanthes flexella* var. *alpestris* Brun. 9: *Achnanthes* cf. *dani* Foged, Epivalve. 10: *Achnanthes oestrupii* (Cl. E.) Hust. 11: *Achnanthes lanceolata* (Breb.) Grun. 12: *Cocconeis pseudothumensis* Reichardt. 13: *Achnanthes trinodis* (W.Sm.) Grun. 14: *Achnanthes minutissima* Kütz. 15: *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz. 16: *Diploneis oblongella* (Naeg.) Cl. E. 17: *Denticula tenuis* var. *crassula* (Naeg.) Hust.

Planche 2: 18: *Navicula scutelloides* W.Sm. 19: *Navicula schonfeldii* Hust. 20: *Navicula decussis* Oestrup. 21: *Navicula radiosa* Kütz. 22: *Navicula decussis* Oestrup. 21: *Navicula radiosa* Kütz. 22: *Navicula cryptotenella* Lange-Bertalot. 23: *Navicula viridula* (Kütz.) Ehr. 24: *Navicula menisculus* Schum. 25: *Achnanthes minutissima* Kütz. 26: *Navicula pupula* var. *capitata* f. *rostrata* Hust. 27: *Navicula diluviana* Krasske. 28: *Navicula concentrica* Carter. 29: *Navicula oblonga* Kütz. 30: *Navicula vulpina* Kütz.

Planche 3: 31: *Navicula pseudobryophila* Hust. 32: *Navicula rhyncocephala* Kütz. 33: *Navicula goettlandica* Grun. 34: *Navicula pupula* var. *nyassensis* (O.F. Müll.) Lange-Bertalot. 35: *Navicula elginensis* var. *cuneata* (M. Moll.) Lange-Bertalot. 36: *Navicula digitatoradiata* (Greg.) A. Sm. 37: *Navicula pseudoanglica* Lange-Bertalot. 38: *Navicula lanceolata* (C. Agardh) Ehr. 39: *Navicula tripunctata* (O.F. Müll.) Bory. 40: *Cymbella subaequalis* Grun. 41: *Navicula minima* Grun. 45: *Navicula tuscula* (Ehr.) Grun. 46: *Amphora thumensis* (Mayer) Cl. E. 47: *Amphora inariensis* Krammer. 48: *Amphora pediculus* (Kütz.) Grun.

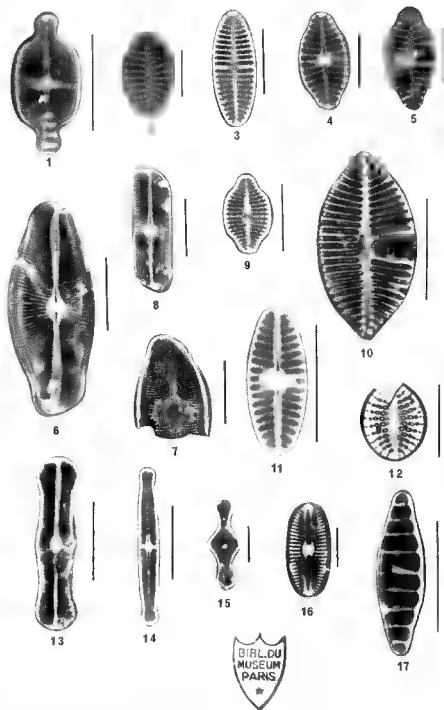
Planche 4: 49: *Amphora libyca* Ehr. 50: *Cymbella minuta* Hilse. 51: *Cymbella brehmi* Hust. 52: *Cymbella leptoceros* (Ehr.) Kütz. 53: *Cymbella cesatii* (Rabh.) Grun. 54: *Cymbella ehrenbergii* Kütz. 55: *Cymbella delicatula* Kütz. 56: *Cymbella helvetica* Kütz. 57 et 58: *Cymbella microcephala* Grun. 59: *Neidium* cf. *hercynicum* A. Mayer. 60: *Cymbella amphicephala* Naeg. in Kütz. 61: *Anomoeoneis vitrea* (Grun.) Ross. 62: *Caloneis branderii* (Hust.) Krammer. 63: *Cymbella subaequalis* Grun.

Planche 5: 64: *Caloneis silicula* (Ehr.) Cl. 65: *Achnanthes binodis* Ehr. 66: *Navicula diluviana* Krasske. 67: *Gomphonema olivaceum* (Horn.) Breb. 68: *Gomphonema angustum* Agardh. 69: *Neidium iridis* (Ehr.) Cl. 70: *Gomphonema truncatum* Ehr. 71: *Gomphonema acuminatum* Ehr. 72: *Gomphonema minutum* (C. Ag.) C. Agardh. 73: Détail des alvéoles de *Mastogloia muraldii* Voight. 74: *Mastogloia muraldii* Voight. 75: *Rhopalodia gibba* var. *parallela* (Grun.) H. & M. Per. 76: *Epithemia udnata* (Kütz.) Breb. 77: *Epithemia goeppertiana* Hilse. 78: *Epithemia sorex* Kütz.

Planche 6: 79: *Melosira ambigua* O. Müll. 80: *Fragilaria pinnata* Ehr. 81: *Fragilaria leptostauron* var. *subia* Grun. 82: *Fragilaria construens* var. *venter* (Ehr.) Grun. 84: *Fragilaria tabulata* var. *truncata* (Grev.) Lange-Bertalot. 85 et 86: *Fragilaria lapponica* Grun. 87: *Synedra spathulifera* Grun. 88: *Fragilaria capucina* var. *vaucheriae* (Kütz.) Lange-Bertalot. 89: *Fragilaria parasitica* (W. Sm.) Grun. 90: *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun. 91: *Fragilaria* cf. *virescens* var. *elliptica* Hust. 92:

Fragilaria brevistriata Grun. 95: *Fragilaria brevistriata* var. *elliptica* Herib. 98: *Eunotia praerupta* Ehr.

Planche 7: 99: *Cyclotella bodanica* var. *borealis* A. Cl. 100: *Cyclotella kuetzingiana* Thwaites. 101: *Cyclotella costei* Druart et Straub. 102: *Cyclotella plitvicensis* Hust. 103: *Stephanodiscus alpinus* Hust. 104: *Cyclotella* cf. *caspia* Grun. 105: *Cymbella caespitosa* (Hust.) Brun. 106: *Meridion circulare* Agardh. 107: *Denticula kuetzingii* Grun. 108: *Pinnularia major* (Kütz.) Cl. 109: *Navicula laevissima* Kütz. 110: *Nitzschia sinuata* var. *tabellaria* (Grun.) Grun. 111: ? 112: *Achnanthes hauckiana* Grun. 113: *Nitzschia* cf. *fonticola* Grun.





18



19



20



21



24



22



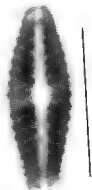
23



25



26



27



28

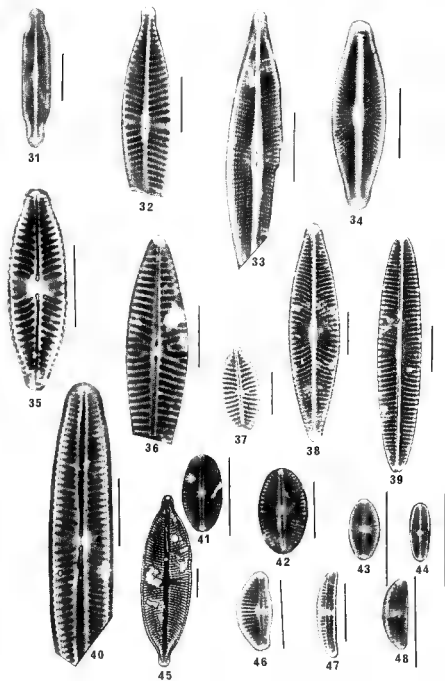


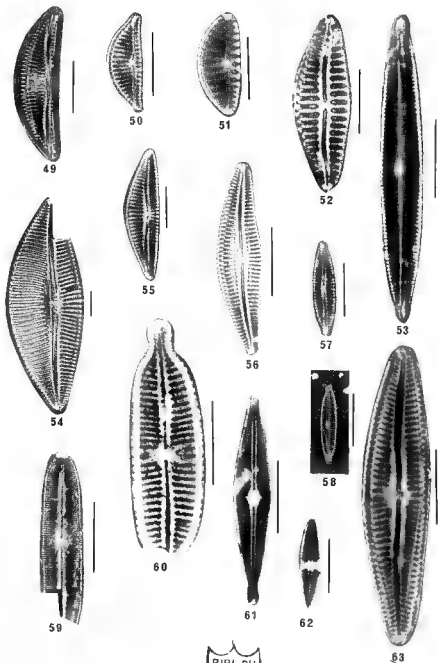
29

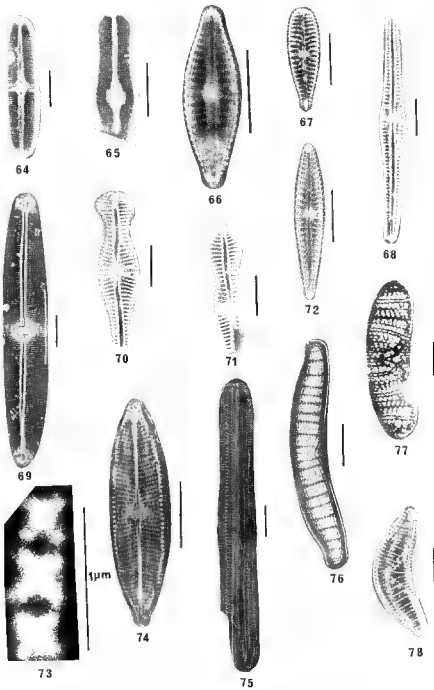


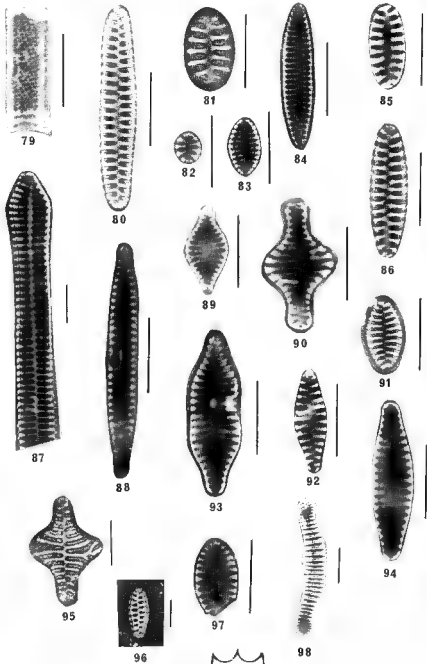
30













99



100



101



102



103



104



105



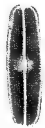
106



107



108



109



110



111



112



113

A TAXONOMIC AND NOMENCLATURAL ASSESSMENT
OF THE SPECIES OF *LIAGORA*
(RHODOPHYTA, NEMALIALES)
IN THE HERBARIUM OF LAMOUREUX

Isabella A. ABBOTT

Department of Botany, University of Hawaii,
Honolulu, Hawaii 96822 U.S.A.

ABSTRACT - In 1812 when J.V.F. Lamouroux named the genus *Liagora*, no species were described, but two taxa, *Fucus lichenoides* of Esper and *F. viscidus* Forsskal were listed, along with three undescribed species, *Liagora subulata*, *L. aegyptiaca* and *L. grisea*. In 1816, Lamouroux described seven species: *L. versicolor*, *L. ceranoides*, *L. physcioides*, *L. aurantiaca*, *L. farinosa*, *L. albicans* and *L. distenta*, all but the last as new species. *L. distenta* was based upon *Fucus distentus* Mertens ex Roth.

L. aurantiaca represents the basal portion of a hydroid. Of the remaining six species, *L. physcioides* and *L. versicolor* are conspecific with *L. distenta*. A study of 29 taxa shows that they have the anatomical characteristics of the following Lamouroux species: *L. distenta* (2 species), *L. ceranoides* (11 taxa); *L. albicans* (4 species) and *L. farinosa* (12 taxa). One further species, *L. articulata* was described by Lamouroux in 1821, but I have been unable to locate a specimen of it.

RÉSUMÉ - Quand J.V.F. Lamouroux dénomma en 1812 le genre *Liagora*, aucune espèce n'était décrite, mais deux taxa, *Fucus lichenoides* d'Esper et *F. viscidus* Forsskal étaient cités, ainsi que trois espèces non décrites, *Liagora subulata*, *L. aegyptiaca* et *L. grisea*. En 1816 Lamouroux décrivit sept espèces: *L. versicolor*, *L. ceranoides*, *L. physcioides*, *L. aurantiaca*, *L. farinosa*, *L. albicans* et *L. distenta*; toutes, sauf la dernière, sont des nouvelles espèces. *L. distenta* était fondée sur *Fucus distentus* Mertens ex Roth.

L. aurantiaca représente la portion basale d'un hydroïde. Des six espèces restantes, *L. physcioides* et *L. versicolor* sont conspécifiques de *L. distenta*. L'étude de 29 taxa montre qu'ils possèdent les caractères anatomiques propres aux espèces suivantes de Lamouroux: *L. distenta* (2 espèces), *L. ceranoides* (11 taxa), *L. albicans* (4 espèces) et *L. farinosa* (12 taxa). Une dernière espèce *L. articulata* a été décrite par Lamouroux en 1821, mais il n'a pas été possible de localiser de spécimen de celle-ci. (traduit par la rédaction).

KEY WORDS : Lamouroux, *Liagora*, Rhodophyta, taxonomy, type specimens.

INTRODUCTION

Liagora (Liagoraceae [= Helminthocladiaceae]) was first described by Lamouroux (1812, p. 185) as a member of his second family of flexible "zoo-phytes (animal-plants) or corals not entirely stoney". Among the genera named by him and placed with *Liagora* were invertebrate animals known currently as *Aglaophenia* and *Sertularia* (Class Hydrozoa). In 1816, Lamouroux published detailed descriptions of these zoophytes and included seven species in *Liagora*. Here, he remarked upon the resemblance of these taxa to lichens, some of them, however, retaining a gelatinous nature when living, which he thought was a characteristic of animals. Fortunately, the collections of Lamouroux were carefully preserved and are available for study at the Laboratoire d'Algologie, Université de Caen. In addition to examining specimens in this valuable herbarium, in 1963 I received the inestimable help of Roger Meslin who at that time was curator of the Chauvin Herbarium at Archives de Botanique, Caen and who was able to pinpoint specimens in the collections of Lamouroux and Chauvin, which aided the current study enormously.

There are many species of *Liagora* that have been described since Lamouroux (1816) named seven of them. As a result of a long-term study of this genus, (e.g., Abbott 1945, 1967, 1970, 1984; Abbott & Doty, 1960; Abbott & Yoshizaki, 1982) most of the more than 80 species now included in the genus have been examined and reviewed. This paper examines the specimens of the species of Lamouroux (1816) found in his herbarium (CN) and the types of 27 other taxa from other herbaria, which results in the reduction of the 27 to four Lamourouxian species. A second study that evaluates the species of *Liagora* accepted by J. Agardh (1896) has been submitted elsewhere.

MATERIALS AND METHODS

Herbarium material was photographed to show specimen habits, and small pieces (less than 4mm long) of each plant were prepared for light microscope examination, first by decalcifying in 10% acetic acid, then following the techniques described by Tsuda & Abbott (1985). I believe that the large number of conspecific taxa that have been described in *Liagora* has resulted from an examination of too few specimens and a lack of anatomical comparisons. Fresh material, used to check against the herbarium specimens, was either fixed in 4-5% formalin/seawater, or in Karpetchenko solution before slides were made.

The illustrations concentrate on external differences shown by type (and sometimes the only available) specimens, as the aspects of size, frequency and orders of branching were usually the items previous workers used for recognition of taxa. Certain other specimens are illustrated and

compared to the type specimens when they are recognized as members of the same species.

Species of *Liagora* are presently identified mainly upon their anatomy, which while dependent to a degree upon the external form of the thallus, appears to be the more stable and critical of the features selected for taxonomy. The features are: the branching pattern of the assimilatory filaments, the shapes of the cells in these filaments; the sizes and shapes of cells of the medullary filaments and the uniformity or dissimilarity of the filaments in section; where and how spermatangia are located on terminal cells; where carpogonial branches are located, the number of cells in the carpogonial branch; some detail of gonimoblast initiation; the origin of the involucre, what sort of filaments are produced by the involucre, and how it affects the appearance of the finished cystocarp; whether or not the carposporangia are terminal only, or are in short chains, or further divided into tetraspores.

All taxa being placed in the synonymy of the four Lamourouxian species must show similar assimilatory filaments (sizes and shapes), similar arrangements of spermatangia or similar development of gonimoblasts in relationship to involucreal filaments. Since these characteristics are internal and microscopic, decalcification, followed by staining and mounting the material on microscope slides are required, a technique apparently never used by early students of this group of algae.

An external feature that may be used in concert with the anatomical ones is the degree of calcification (less versus heavily calcified). Many species that are mucosoid when living (and thus appearing to be lightly calcified) may lose their mucosoid nature and appear heavily calcified when dried. *Dotyophycus*, a *Liagora* relative, is such a species. Its mucosoid nature was not mentioned by Abbott (1970) when it was first described since only preserved material was available at that time and mucus was not evident. Living material is slippery, but this feature is lost on drying. Many of the *Liagora* species named by J. Agardh (1890) were recognized on their branching patterns and degree of calcification, both features I have found to be unreliable.

There are hundreds of specimens of *Liagora* that still must be examined. Large herbaria have specimens of *Liagora*, most of them either unidentified, or incorrectly identified. Among them are many new species, which will be more easily identified when the limits of the taxa already described are understood.

In listing specimens, their whereabouts are indicated by the abbreviations given in Holmgren *et al.* (1974). The cited specimens without herbarium attribution are from my own collections, and they will be deposited in the B.P. Bishop Museum (BISH), Honolulu, and elsewhere as material permits. Slides for microscopic examination are retained in my collections.

OBSERVATIONS

Liagora distenta (Mertens) Lamouroux, Hist. polyp. corall. flex., p. 240, 1816. Basionym: *Fucus distentus* Mertens in Roth, Cat. Bot. 3, p. 103, pl. 2, 1806. (Figs. 1-11).

Liagora versicolor sensu Lamouroux, Hist. polyp. corall. flex., p. 237, 1816. (Figs. 1-10).

Liagora physcioides Lamouroux, Hist. polyp. corall. flex., p. 239, 1816.

Liagora complanata C. Agardh, Sp. Alg. p. 396, 1822.

The plants that I ascribe to this species, which was described by Lamouroux (1816) as having a terete axis, with turgid branches, may have a single percurrent axis (*L. versicolor* var. A, Figs. 1, 2, 4; var. B, Fig. 5) or several leading axes (*L. versicolor* var. A, fig. 3; *L. versicolor* var. B, fig. 7) dichotomously (*L. versicolor* var. B, Fig. 6; var. C, Figs. 8-10) to subdichotomously (*L. versicolor* var. A, Fig. 4, Fig. 7) branched, with at least two other orders of branching, the last tending to be needle-like (Figs. 1, 2) or spinous. The apices are frequently furcate (Figs. 9-11).

The plants are reddish brown, shiny when living, but drying to a dull surface, the branches collapsing owing to very little calcification. Frequently the main or leading axes are compressed upon drying, but the branches usually remain terete (*L. versicolor* varieties A, B). Internally, the medullary filaments are less than 20 μ m diam., more frequently less than 15 μ m, with relatively short assimilatory filaments rarely more than 100 μ m long with 4-5 dichotomies; the upper cells of the assimilatory filaments (up to 2 removed from the terminal cells) are nearly spherical, about 8 μ m diam., and only up to twice longer in the lower part of the filament; the cystocarps have a well-marked involucre of filaments, and very large carpospores, ca 13 μ m wide by 26-30 μ m long. The species is dioecious. Spermatangia occur at the tops of the terminal cells in pairs, one to several mother cells borne on each terminal cell.

Specimens examined: Lectotype selected: a specimen from the Bay of Cadiz collected by Mertens (BM); perhaps an isotype in Herb. Chauvin, Archive de Botanique, Caen, annotated by Mertens (R. Meslin, pers. comm.). The various specimens of *L. versicolor* in Herb. Lamouroux (CN), including those under varieties A, B, C (Figs. 1-10), of which some are cystocarpic, others spermatangial, and are otherwise microscopically similar to one another and to more recently collected material of *L. distenta* (Fig. 11). Among the specimens included in *L. versicolor* var. C, a small specimen of *L. viscida* was encountered. Although most of the specimens associated in packets or on sheets with these varieties can be confidently identified with *L. distenta* some of them lack collecting data while others are too fragmentary to permit dissection for critical examination. The lectotype material previously selected by R. Meslin of *L. physcioides* (CN) from the Mediterranean coast of Spain was also examined.

More recent specimens examined: CANCAP 3362, s. coast of Madeira, west of Funchal, Macaronesia, (L 984.7469); CANCAP 6321, north coast of Tenerife, Canary Islands, May 31, 1982 (L 984.8098); CANCAP 3161 (Fig. 11) east coast of Lanzarote, Macaronesia (BISH ex L).

Discussion - There is some confusion concerning *Liagora versicolor* variety B (Figs. 5-7) because of Lamouroux's association of his specimens with *Fucus lichenoides*, a name subsequently assigned to *Gracilaria*. The specimen (Fig. 7) which looks like a faded, old specimen of *Gracilaria*, upon examination shows the multiaxial nature of the medulla and filamentous branches of assimilatory filaments, similar to *Liagora distenta*. A note within the packet which is labeled *L. versicolor* var. B on the outside bears Lamouroux's handwriting "Fucus lichenoides Desfontaines". According to P.C. Silva (pers. comm.) when Lamouroux (1812) named *Liagora* and included *Fucus lichenoides* Gmelin, Hist. Fucorum, p. 120, pl. 8, Figs. 1, 2 (1768) and *Fucus viscidus* Forsskal, Fl. Aegypt.-Arab. p. 193 (1775), he should have chosen the earlier epithet "lichenoides" to serve as the type of *Liagora* since Art. 63 of ICBN would acknowledge that these two legitimate names were included in the protologue, making *L. versicolor* superfluous and hence illegitimate. According to Art. 7.13, the type of *Liagora versicolor* is the type of *Fucus lichenoides* S.G. Gmelin, whatever that may be. In Dr. Silva's opinion, Gmelin's fig. 1 could be *Liagora*, while fig. 2 could "just as well be *Gracilaria*". Had Lamouroux named *Fucus viscidus* to *Liagora*, there would have been no confusion since this is a species of *Liagora* and was selected as the generitype by Abbott (1945).

An examination of each of the specimens in the Lamouroux herbarium showed that some specimens that have been placed with *L. versicolor* are other taxa, and my concept of this species is thus limited to those specimens that have been labeled in Lamouroux's hand. Only one specimen of five under variety C, for example, has a description in Lamouroux's hand (Fig. 8). Two other specimens are clearly not *L. distenta*, being short and stocky, and one is *L. tetrasporifera* Borgesen, that is known from the western Mediterranean and Macaronesia. (A specimen from the Lamarck herbarium (in PC) is also *L. tetrasporifera* and may have been collected at the same time).

DeToni (1897) placed *L. complanata* C. Agardh in synonymy with *L. distenta*, an opinion with which I agree upon examining the specimens in LD.

Lamouroux (1816, p. 241) recognized *L. distenta* as a species "very distinct from the numerous varieties of *L. versicolor*", although the main distinction that he offered was a compressed frond for *L. versicolor*, and terete or cylindrical for *L. distenta*. His descriptions of their branching patterns appear to be more or less similar, and both species have furcate apices. Although color is not mentioned in his description of *L. distenta*, he devoted many lines to the many colors of *L. versicolor*, "le *Liagora* a plusieurs cou-

leurs". Examination of modern specimens of *L. distenta* shows a range from rusty through several shades of brownish red to greenish brown; old specimens, however, like those of Lamouroux's *L. versicolor* are faded to a cream color. The specific epithets may give a clue as to the level of examination: *physcioides* (like the lichen genus *Physcia*), perhaps implying greyish-white and flat; and *complanata*, meaning flattened or compressed, whereas *distenta* (Mertens' descriptor) means swollen or bulging. Thus, none of these descriptors qualify for the taxonomic features now used; those now recognized such as assimilatory filaments, male and female reproductive structures are alike in these taxa.

Liagora distenta is not well known among *Liagora* species, owing to its relatively restricted distribution in the Mediterranean and Macaronesia (Borgeses, 1927 and Leiden herb.). It is less common in the western Mediterranean (Feldmann, 1942, p. 222) than *L. viscida* and differs externally principally in its reddish brown color, and the very fine ultimate branchlets, which are less than 1 mm diam. Because of the relatively narrow distribution of *L. distenta*, records from the Caribbean (Mazé & Schramm, 1878) or the Pacific (Harvey, 1855) are viewed with suspicion, and specimens upon which this identification was made must be re-examined. R. Meslin (pers. comm. Aug., 1963) suggested that Lamouroux probably viewed the Mertens specimen in the Chauvin herbarium, as the two naturalists frequently exchanged specimens. The Lamouroux herbarium (CN) does not contain a specimen of *L. distenta* under that name.

I have not had experience with either *L. viscida* or *L. distenta* in the field, nor have I examined large numbers of specimens as I have with most other taxa, but it would not surprise me if these two taxa were combined in some future study. Except for being monoecious and possessing a conspicuous involucre, *L. viscida* does not appear to be significantly different from *L. distenta*. I have commented upon the relatively large carposporangia of the latter species, but should *L. viscida* demonstrate them also, the two species should be re-evaluated at that time. Some species, e. g., *L. albicans* (see below), can be either monoecious or dioecious.

Liagora ceranoides Lamouroux, Hist. polyp. corall. flex., p. 239, 1816. *Non L. ceranoides sensu* C. Agardh, Sp. Alg. p. 396, 1822. *Non L. ceranoides sensu* Zanardini, Iconogr. phycol. adriat. pl. 102, figs. 4-5, 1874. (Figs. 12-15).

Liagora pulverulenta C. Agardh, Sp. Alg. p. 396, 1822.

Liagora pulverulenta var. *compacta* Weber van Bosse, Siboga Exped. vol. 59: 199, fig. 61, 1921.

Liagora leprosa J. Agardh, Öfv. Kongl. Vet.-Akad. Förh. 4: 8, 1847. (Fig. 13).

Liagora subarticulata Grunow, J. Mus. Godeffroy [Hamburg] 3: 35, 1874.

Liagora patens Crouan et Crouan in Mazé et Schramm, Alg. Guadeloupe, p. 14, 1865.

Liagora prolifera Crouan et Crouan in Mazé et Schramm, Alg. Guadeloupe, ed. 2 p. 185, 1878.

Liagora opposita J. Agardh, Anal. Alg. Cont. 3: 101, 1896. (Fig. 14).

Liagora subpaniculata Butters, Minn. Bot. Stud. 4: 168, pl. 24, fig. 7, 1911.

Liagora tildeniae Butters ["tildenii"], Minn. Bot. Stud. 4: 171-172, pl. 24, fig. 11-12, 1911.

Liagora tildeniae ["tildenii"] var. *lubrica* Butters, Minn. Bot. Stud. 4: p. 172-173, pl. 24, fig. 13, 1911.

Liagora pilgeriana Zeh, Notizbl. K. Bot. Gart. Berlin 5: 272, 1912.

Plants are usually short, typically 3-4cm tall, but are occasionally up to 8cm, and dichotomously to fastigiately branched, the axes ca 1mm diam. throughout; branching is crowded toward apices, and the segments short; mid-portions of axes are without branches but with proliferations (f. *ceranoides*) (Figs. 12, 15) or branched and without proliferations (f. *leprosa*) (Fig. 13). Living thalli are gray-white with pink apices, slippery owing to mucus, drying to white or gray with pink showing through, with calcification powdery (farinaceous or pulverulent), except for apices which are brownish red and protrude with little or no calcification.

Internally, the medulla is between 0.35 and 0.6mm thick, with several kinds of medullary filaments: slender, less than 18 μ m diam. by 4-5 times longer; irregular shaped, from ca 40 μ m diam., tapering to 13 μ m, and (in older portions) cylindrical with rounded ends, between 20-30 μ m diam. Bases of assimilatory filaments usually produce one to five long rhizoidal filaments paralleling the axis; some of these may later form erect, assimilatory filaments shorter and with fewer branches than the cluster from which the rhizoid started. The lower half of the assimilatory filaments consists of elongate oval cells, attenuate at each end, 26-52 μ m long for the first two dichotomies, gradually becoming shorter, and the last (4th or 5th) dichotomy having cells nearly spherical, about 4 μ m, dividing within every cell or every other cell, forming crowded terminal clusters. Hairs commonly occur on the terminal cells.

The species is dioecious. Carpo gonial branches occur at the second dichotomy from the base of the assimilatory filaments, are attached at the midlateral face of the bearing cell, or slightly higher, are curved, and of 3-4 cells. This position requires the trichogyne to elongate 150-160 μ m to clear the top of the cortex. The mature cystocarp is 0.5mm across in polar view, including the conspicuous involucre, whose filaments are usually unbranched and the cells bead-like. The gonimoblast itself is about 225 μ m diam. in polar view. Carpospores are ca 4 x 6 μ m, usually in short rows of 2-3 cells, the spores produced singly from the terminal cell. Spermatangia are densely formed and occur on stalks (spermatangial mother cells) on the small terminal cells of the assimilatory filaments.

Specimens examined: Holotype: *L. ceranoides* (Fig. 12) from St. Thomas, Virgin Islands (CN), a spermatangial plant; holotype of *L. leprosa* (Fig. 13) from Vera Cruz, Mexico, leg. Liebmann (LD 32285; isotype in C), both are

spermatangial plants; lectotype selected: *L. opposita* (Fig. 14) from Florida, leg. Curtiss (LD 32296), a cystocarpic plant; holotype of *L. subarticulata* from Ovalau, Fiji, leg. E. Graefe (PC), a cystocarpic plant; holotype of *L. pilgeriana* from Rio de Janeiro, leg. A. Glaziou 5689 (BM), a cystocarpic plant; holotype: *L. pulverulenta* var. *compacta* from Macassar (L 941.98.130); holotype of *L. subpaniculata*, dredged off Kauai I., Hawaii by U.S. Fish Comm. No. 4023 (MIN); holotype: *L. patiens* from Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, Mazé & Schramm No. 1492 (BM). These eight specimens all have assimilatory filaments that are divided near the top, and large cystocarps with slender gonimoblast cells and small carposporangia, surrounded by a conspicuous involucre; there are also rhizoidal filaments near the bases of the assimilatory filaments. The spermatangial plants that comprise the holotypes of *L. ceranoides* and *L. leprosa* show spermatangia attached by mother cells to ultimate and penultimate cortical cells, creating haloes around each of the bearing cells. Their arrangement gives the otherwise insignificant sizes of the spermatangia a conspicuous quality that is lacking in most species of subgenus *Liagora*.

Other specimens examined of *L. ceranoides* f. *ceranoides*: LD 32297 (among specimens of *L. tenuis*, although labelled *L. pulverulenta* in the handwriting of J. Agardh); Abbott 15660, Coney I., Bermuda, ca 2m depth, strong tidal current through entrance to Castle Harbor, leg. John Schwede, June 11, 1981; Gittins 7584, Playa de Tamarindo, Bahía de la Bailena, Puerto Rico, at 1m depth (BISH); CANCAP 6466, Santiago Ilha de Santa Maria, Cape Verde Islands (L 984.7948); Abbott 11939, Light Princess, St. Croix, Virgin Islands (Fig. 15, which resembles the holotype of *L. ceranoides*); Abbott 11796, Boiler Bay, St Croix, leg. D.P. Abbott, Jan. 1, 1974; Abbott 18646, on small rocks 0.5m depth, Kahala, Hawaii, leg. Shawn P. Carper, April 17, 1988; Abbott 1344, Laie Bay, Hawaii, 5 May 1946 (Fig. 16, which resembles the holotype *L. opposita*). *L. ceranoides* f. *leprosa*: LD 32283 from St. Thomas, Virgin Islands, as *L. leprosa*; LD 32286 from Garden Key, Florida and LD 32287 from Sand Key, Florida, both as *L. leprosa*; Abbott 13457 (Fig. 17, which resembles the holotype of *L. leprosa*), from Hundred Islands, Philippine Islands.

Discussion. - Yamada's (1938) formae may be accepted as useful in designating at least two habits. *L. ceranoides* α *pulverulenta* (C. Agardh) Yamada (which should be called *L. ceranoides* forma *ceranoides*) is described as having many short proliferations represented on the holotype (CN), and *L. ceranoides* forma *leprosa* (J. Agardh) Yamada (Yamada, 1938, as β *leprosa*), which lacks them. The holotype of *L. ceranoides* is from St. Thomas, Virgin Islands, and it is for this reason that the detailed description of Børgesen (1915-20) of *L. pulverulenta*, based upon material from St. Croix and St John which are adjacent to St. Thomas, should be carefully studied. Many specimens are encountered that are not as clear-cut as the ones illustrated here; generally, the intergrades are found within populations.

The main features of *L. ceranoides* are: the soft texture of the short living plants; the abundant rhizoids at the junction of the assimilatory filaments and the medullary filaments; the small, numerous cells in the gonimoblast filaments; the small size of the carposporangia, and the relatively large diameter of the involucre which bears slender filaments, and the short laterals or proliferations along the axes (as present in *f. ceranoides*). Within this characterization, *L. tildeniae* Butters and *L. tildeniae* var. *lubrica* Butters are placed in synonymy with *L. ceranoides* although no material is available in Herb. MIN. for comparison. Although Butters placed these two taxa in a new section of *Liagora* (Corymbosae), stating that they combined the medullary structure of *L. cheyneana* (= *L. farinosa*) with the cortical structure of *L. leprosa* (= *L. ceranoides*), the medullary characterization is not specific to *L. farinosa*. Moreover, the description and identification by Butters (1911, p. 171, pl. 24, fig. 10) of *L. corymbosa* from Hawaii does not match the lectotype of *L. corymbosa* (LD 32368), a fact that bears out the doubt he expressed in his identification. *L. corymbosa* J. Agardh is being placed in synonymy with *L. farinosa* Lamour. in this paper. *L. corymbosa* of Butters is identified with *L. fragilis* Zanardini.

Of the taxa being placed in synonymy, the names of five (*subariculata*, *patens*, *opposita*, *prolifera*, *subpaniculata*) apply to branching patterns, and three taxa, named after persons (*tildeniae*, *tildeniae* var. *lubrica*, and *pilgeriana*) are also distinguished on their branching patterns (Butters, 1912, p. 171, and Zeh, 1912, p. 273). Butters (1912, pl. iv, figs. 11-13) illustrates the assimilatory filaments of specimens I would associate with *L. ceranoides*. The remaining taxa (*pulverulenta* and *leprosa*) are named for the texture of the calcification on the surface of the thalli. Neither branching patterns nor surface structure are primary features of *L. ceranoides*; all specimens show the internal anatomy referred to above.

Liagora albicans Lamouroux, Hist. polyp. corall. flex. p. 240, pl. 7, fig. 7, 1816. (Figs. 16-21).

Liagora decussata Montagne, Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11: 64, 1849. (Fig. 17).

Liagora maxima Butters, Minn. Bot. Stud. 4: 165, pl. 24, figs. 3-5, 1911. (Figs. 19-21). *L. decussata* of Tilden, 1902, p. 106, non Montagne.

Liagora erecta Zeh, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 5: 268, 1912.

Liagora ceylonica Zeh, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 5: 268, 1912. (Fig. 18).

Intertidal plants are pinnately branched, with strongly percurrent axes (Fig. 19, 20), but subtidal plants (5m depth or more) favor dichotomous branching (Fig. 21). Branchlets are usually tapering or acuminate (a feature rare in *Liagora*). A tenacious disk-shaped holdfast which may be up to 0.5cm diam. gives rise to fronds up to 45cm tall, with terete branches, from 2 to 5mm thick. Calcification is usually thick and brittle, the plants completely white, or white and pink or green, or reddish, with gelatinous tips;

occasionally intertidal plants show sections of the axes with only the medulla apparent, owing to abrasion. Subtidal plants are strongly annulate.

Vegetative cells of female gametophytes are as much as 30% broader and longer than those of male gametophytes. Assimilatory filaments are dichotomously branched, the lower cells cylindrical to rhomboid, their diameter less than $8\mu\text{m}$, becoming oval toward the top, frequently with terminal cells somewhat inflated or slightly broader than penultimate cells, ca $5\mu\text{m}$ diam. by $10\mu\text{m}$ long and frequently tear-drop shaped, 2 or 3 are attached to the penultimate cells. In surface view, terminal cells are frequently at right angles to each other. They frequently have 1-3 delicate hairs, or scar cells of hairs. The shape of the cells of the lower portions of the assimilatory filaments in the two gametophytes may differ, the cells being less rhomboid and more oval in the female plants.

Carpogonial branches are 2-4 cells long, and are attached on the lateral face of the bearing cell. The involucre is initiated before the first division of the zygote nucleus and arises from cells and filaments below and adjacent to the carpogonial branch. Involucral cells are slender, less than $2\mu\text{m}$ diam. The basal cells of involucral filaments become entangled below the gonimoblast and form a tight group difficult to squash. The cystocarp is ca $250\mu\text{m}$ diam. in polar view, with the bulk of the cells sterile, the terminal two in each filament becoming 2arposporangia in turn, ca $5-9\mu\text{m}$ diam., $8-10\mu\text{m}$ long. As the gonimoblast matures, the contents of cells of the carpogonial branch, the bearing cell, as well as some neighbouring cells become fused.

The species is usually dioecious. Spermatangia occur in short finger-like clusters singly or in 2's or 3's from spermatangial mother cells occurring on ultimate and penultimate cells. Spermatangia and their mother cells are ca $2\mu\text{m}$ diam.

Specimens examined: A small specimen only 3cm tall (CN) with Lamouroux's description of *Liagora canescens* written under it must serve as the holotype. *L. canescens* is not a species but a name used in error on the caption to pl. VII as well as on this specimen; both in the text and index, *L. albicans* is used. This specimen is cystocarpic and labelled as from Indes Orientales. In the Chauvin herbarium, there are several specimens labelled *L. albicans*. There are two specimens on one sheet; the one on the right (Fig. 16) is monoecious with irregular, finger-like spermatangia, and cystocarps with involucral filaments formed early. A 3-4 celled carpogonial branch is borne at the mid-level of the assimilatory filaments, attached to the lateral face of the bearing cell. Since this specimen is monoecious and the portion of the holotype examined is cystocarpic only, these may not be from the same collection. Another specimen in Herb. Chauvin is a large plant 10cm high with pinnate branches; it has large cystocarps with a lightly developed involucre. The Lamouroux herbarium has a second specimen in a packet

which has four main pinnately divided fronds, the longest 9cm. It is spermatangial. Thus, among these old materials, there are specimens that are monoecious, and others that are dioecious, which are conditions found in living populations.

Other type material examined: the holotype (Fig. 19) of *L. decussata* from San Antonii (Saint Vincent?), Cape Verde Is., leg. Forbes in Montagne herb. (PC); the holotype of *L. erecta* Zeh leg. Thurston No. 82, Feb. 1900 from Madras, India (BM); lectotype selected of *L. maxima* Butters, Tilden no. 418 from "2 miles north of Waianae, Oahu" (Hawaii), June 12, 1900 (MIN); holotype (Fig. 20) of *L. ceylonica* Zeh. Ferguson No. 30/4 from Ceylon (BM). Other specimens examined: (as *L. erecta*) from Mahabalipuram, India, leg. M.O.P. Iyengar (C); Ferguson 30/4 subnomine *L. pulverulenta* from Ceylon (C); (as *L. decussata*): from St. Nicholas Calonde, Playa de Prainha, Cape Verde, leg. C. Bolle, 1859 (Montagne herb., PC); from the same place, spermatangial, leg. Piccone, 1851 (PC, VER); from Guadeloupe Is. leg. G. Hamel (UC 687762); from Riambel, Mauritius leg. R.E. Vaughan (C); from Taiwan (Formosa), (SAP, a specimen collected at Taito by Y. Yamada, April 18, 1934). Hawaiian Islands: Tilden 983, 1564 (as *L. decussata*) in American Algae Century V (UC, MIN, FIELD, BISH); (as *L. maxima*) Oahu Island at Maili, Papenfuss 10450 (UC); at Makua (Fig. 21), between 8-9m depth, July 16, 1983, McDermid 469; at Kahanahaiki, Abbott 16450, (Fig. 20), leg. D.P. Abbott & I.A. Abbott, April 1, 1984; Abbott 16276 (Fig. 19), Pupukea, leg. Vernon Sato, May 15, 1983 (BISH). Maui Island, Kainalimu Bay, March 30, 1984, leg. K. McDermid. Hawaii Island, Abbott 17189, from Puuhonua National Monument, Honaunau, leg. W.H. Magruder March 17-23, 1985; Abbott 18708, near Keahole Point, Kona, intertidal, leg. W.H. Magruder April 19, 1988 (Fig. 22).

Discussion. - The plants that have been known as *Liagora erecta* or *L. ceylonica* (Fig. 18) show strong percurrent axes, whereas most plants determined as *L. decussata* (e.g., UC 111797 from Hope Bay, Jamaica) are pinnately branched, forming relatively dense bushes (Fig. 21), the axes thus becoming obscure. The Montagne material (PC) shows the holotype with elongate, percurrent axes, while other material identified by Montagne (but not collected with the holotype of *L. decussata*) are bushy plants. Specimens of *L. maxima* show both types of branching and intermediates (Figs. 21-23). A second specimen (not the holotype) of *L. albicans* (CN) has a percurrent axis and may be a part of a plant, or the whole plant; the holdfast is lacking.

The fact that only a few specimens of *L. decussata*, *L. erecta* and *L. maxima* are found in herbaria (except for the last, in Bishop Museum) may indicate that the species is not common. In Hawaii, the species is a relatively strict spring annual, appearing about the end of March on basalt boulders and eroded coral, and disappearing by mid-June, persisting at 5-6m depth into late July. Where it occurs, it is common to abundant for that short pe-

riod; the plants are conspicuous because they are frequently at the + 0.1 ft tidal level, and therefore out of water during many low-water periods. Two features about the plants may reflect these drying-out periods: (1) the brittle calcified layers (and the assimilatory filaments which are enclosed by these layers) frequently break off, leaving bare spaces along the axes and branches (Fig. 23); (2) on making squash preparations of the thalli, thin sections must be cut after decalcification, and laid on their faces, for pieces longer than 2-3mm cannot be squashed effectively owing to their cartilaginous consistency.

Balakrishnan (1955) provided an excellent account of post-fertilization events in *L. albicans* (as *L. erecta*) from India and suggested that upon comparison with what had been published on *L. maxima* (Abbott, 1945), it might be that the two species were identical. One of the features that he showed, and which I confirm, is a large post-fertilization fusion cell that involves all cells of the carpogonial branch, extending to adjoining cells and filaments. Very few species of *Liagora* show such conspicuous fusion.

The specimen that Yamada (1938, pl. 7, textfigs. 13-14) used to illustrate *L. decussata* which he identified from Formosa (Taiwan) has been examined and I believe that it is identical with the material that is being identified as *L. albicans* in this paper. Yamada (1938, p. 23) was the first to point out the cluster of entangled filaments at the base of the cystocarp, which is a useful and unique feature that should be searched for in cystocarpic plants. The type specimens of the four species placed in synonymy strongly resemble one another and *L. albicans* in their percurrent axes and pinnate-paniculate branching patterns; the dichotomously branched specimens that also are included in the species description are not shown by these specimens. Whatever the branching pattern, the anatomical details are similar whether the plants are monoecious or dioecious.

Liagora aurantiaca Lamouroux, Hist. polyp. corall. flex., p. 239-240, 1816. (Fig. 22).

The specimen (Fig. 22) in the Lamouroux herbarium (CN) consists of the chitinous stoloniferous portions of a hydroid, possibly *Aglaophenia*.

Liagora farinosa Lamouroux, Hist. polyp. corall. flex. p. 240, 1816. (Figs. 23-29).

Liagora hirta Harvey et Bailey, Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 3: 373, 1851.

Liagora cheyneana Harvey, Trans. Roy. Irish Acad. 22 (Sci.): 552, 1855.

Liagora elongata Zanardini, Flora 34: 35, 1851; Mem. dell' Ist. Ven. p. 274, pl. 6, fig. 1, 1857.

Liagora crassa Dickie, J. Linn. Soc., Bot. 14: 195, 1874. *Non L. crassa* Levring, Ark. Bot. ser. 2, 2: 502, 1953, a later homonym [Art. 64, ICBN]. (Fig. 27).

Liagora lurida Dickie, J. Linn. Soc., Bot. 14: 195, 1874.

Liagora preissii Sonder var. *pacifica* Grunow, J. Mus. Godeffroy [Hamburg] 3: 36, 1874.

L. cayohuesonica Melvill, [Trimen] J. Bot. 13: 262, 1875. (Fig. 25).

Liagora farinicolor Melvill, [Trimen] J. Bot. 13: 263, 1875.

Liagora bipinnata Crouan et Crouan in Mazé & Schramm, Alg. Guadeloupe, ed. 2, p. 183, 1878.

Liagora corymbosa J. Agardh, Anal. Alg. Cont. 3, p. 104, 1896. (Fig. 28).

Liagora cliftonii (Harvey) J. Agardh, Sp. Alg. 3 (1): 515, 1876. Basionym: *Galaxaura cliftonii* Harvey.

Liagora cliftonii Harvey, Phyc. austr. pl. 275, 1863. (Fig. 24).

Liagora paniculata J. Agardh, Anal. Alg. Cont. 3, p. 106. (Fig. 29).

Plants occur in at least three morphotypes: 1) saxicolous or epiphytic, 6-9cm tall, loosely dichotomously branched, with axes and branches no more than 1mm diam., branching frequent at tops, plants tan to reddish brown in color, sometimes drying greenish gray, with white tips; whole thallus, but especially apices mucosoid (Figs. 24-25, similar to *L. cliftonii* and *L. cayohuesonica*); 2) plants are 8-13cm tall, primary axes are 1-3mm diam., with or without proliferations interrupting a subdichotomous branching pattern; branches show 1.5-2.5cm intervals between divisions, their apices forming a corymbose outline. Examples are a specimen in Chauvin herbarium (possibly an isotype) with proliferations, which is probably the larger part of the holotype (CN) of *L. farinosa* (Fig. 23), and the illustration of *L. elongata* by Zanardini (1857, pl. 6, fig. 1), without proliferations; 3) plants are up to 30cm tall, with coarse primary axes percurrent, 4-5mm diam., frequently compressed; branches are divided once or twice pinnately, with segments 2-3mm diam., 2-7cm long. Examples of this form are the isotype specimen of *L. farinosa* f. *pinnatiramosa* Yamada (Fig. 29) and the holotype of *L. crassa* Dickie (Fig. 27).

Internally, all plants have medullary filaments 40-70 μ m diam. by 2.5 to 3 times longer, which are somewhat sausage shaped (narrower at each end than in the middle). The assimilatory filaments have a primary site of branching on the lowest cell cut off from the medulla, usually two, but occasionally three branches arise from the distal end of this cell, each in turn dividing subdichotomously and forming parallel filaments. Assimilatory filaments of spermatangial plants show a regularity of dichotomous or subdichotomous branching, with the final dichotomies near the top more numerous than on female plants; the female plants have assimilatory filaments with an irregularly branching pattern-usually after the lowest dichotomy, the upward divisions are no longer dichotomous. Near the apices of the thalli, when young, the assimilatory filaments show cells that are a broad oval, with constrictions between them; in older portions of the thalli, the lower cells of the assimilatory filaments may retain their oval shapes, ca 15 μ m diam. by 40 μ m long, but the upper cells become broader, up to ca 20 μ m diam. by 26 μ m long, and are characterized by relatively straight cell walls with no constrictions. The latter subcylindrical to cylindrical cells of assimilatory filaments are characteristic of more mature portions of this species.

Carpogonial branches are of 4-5 cells and are borne low in the branching system, on assimilatory branchlets of the first, second, or third order

(Abbott, 1984). They may be attached laterally or from their bases to the bearing cell, and may be a little bent in the first case, or straight in the second. Rarely, two to four carpogonial branches are borne in the same cluster. The ensuing gonimoblast may have a small number of sterile filaments below it, arising from adjacent assimilatory filaments. The assimilatory filamentary branches that are below the cystocarp are deflected around it; they may be misidentified as an involucre. Cystocarps are small, 150-300 μ m across, with carposporangia 15-18 μ m diam. by 38-41 μ m long, tear-drop shaped. The plants are dioecious, rarely monoecious. The spermatangia are the clearest taxonomic feature of this species, as they are borne in a very dense, massive head or cluster, and may cover the top 1-3 cells of the assimilatory filaments. The early illustration of Zanardini (1857) showing these characteristic spermatangia in *L. elongata* leaves no doubt that this species is synonymous with *L. farinosa*. Monosporangia are also known (Abbott, 1945).

Specimens examined: Holotype (Fig. 23) in Lamouroux herbarium (CN), a slender specimen with branches no more than 1mm wide. It bears a description in Lamouroux' hand. This appears to be a branch of a specimen in the Chauvin herbarium which is a larger plant complete with holdfast. An additional plant, stamped Herbarium Lamouroux, completes the CN holdings on *L. farinosa*. All three came from the Red Sea ("Aegypte") in the vicinity of Suez, collected by Delile. A presumed isotype is in the Thuret herbarium (PC), identified by Lamouroux and labelled as collected by Delile in the Red Sea.

The type specimens of all of the 12 synonyms of *L. farinosa* that are listed have been examined: holotype of *L. hirta* from Navigator's Islands (BM); holotype of *L. elongata* ex Herb. Zanardini leg. Portier from the Red Sea (L 941.149.388), a spermatangial plant; isotype (L 941.149.491), both numbers with numerous "monosporangial discs"; lectotype selected of *L. cheyneana* from Cape Riche, western Australia (BM), a spermatangial plant; isotypes in L 941.149.238; holotype (Fig. 27) of *L. crassa* from Flat Island, Mauritius leg. Robillard (BM), cystocarpic; holotype of *L. livida* from Mauritius leg. Pike (BM), cystocarpic; lectotype of *L. bipinnata* from Pointe-à-Pitre (Het Boissard), Guadeloupe, Mazé no. 947 (BM); lectotype of *L. preisii* var. *pacifica* from Ovalau, Fiji (PC), spermatangial; isotype, L 941.149.231; holotypes of *L. cayohuesonica* (Fig. 25) and *L. farionicolor* from Key West, Florida (both BM), both cystocarpic; lectotype of *L. corymbosa* (Fig. 28) from Florida (LD 32368), cystocarpic; holotype (Fig. 24) of *L. cliffonii* from Swan River, Australia leg. G. Clifton (BM), spermatangial; holotype (Fig. 32) of *L. paniculata* from Florida (LD 32395), cystocarpic.

Other specimens examined (BISH, from which cell shapes and measurements were taken, and reproductive elements assessed): Abbott 10830, (monoecious), Red Sea, Al Ghardaga, northwest Gulf of Suez, June 10, 1967, leg. John Pearse. (The Red Sea is the type locality of *L. elongata* Zanardini,

and the type locality of *L. farinosa*). Hawaiian Islands: Abbott 18813, Kailua Oahu, leg. I. Abbott, June 25, 1988; Abbott 1475, Hauula, Oahu, leg. I. Abbott, May 30, 1946; Abbott 16311b, Pupukea, Oahu, leg. K. McDermid, May 21, 1983; Abbott 13462, Laysan Island, leg. Fred Ball, July 13, 1977. Other localities: Abbott 14916, Santa Marta, Colombia, leg. G. Bula Meyer, May 20, 1978; Bermuda, leg. W.R. Taylor, 16 April 1949; St. Catherine's Fort, Bermuda, leg. L.R. Blinks, May 6, 1970; Abbott 13767 (Fig. 37), 1.5m depth near Bahia Honda Bridge, West Summerland Key, Florida, leg. John Schwede, April 20, 1980; CANCAP 2, no. 26, Canary Islands, Aug. 24, 1977 (BISH, ex L); Barkley Sound, Mauritius, leg. G. Morin, May 10, 1948, (BISH, ex C); Abbott 16393, Singapore, leg. R. Sellers, April 1977; Bonin Islands, Haja-jima leg. S. Segawa (as *L. farinosa* f. *pimatiranosa*) Yamada (BISH ex SAP); Naha, Okinawa, leg. Y. Yamada.

Discussion: For a species that shows great variability in external form, *Liagora farinosa* seems to be reasonably uniform in its internal structure. It is clear that few have examined the material microscopically, and equally plain that the descriptions of the plants have not covered the entire range of branching patterns, sizes, thickness of branches, or variation in color. Lamouroux (1816) was correct in stating that the plants dry to an olive green, as this is true of perhaps 25% of them; more commonly they are a reddish tan color; rarely are they white on a herbarium sheet, as the majority of specimens of *Liagora* are. The large number of illustrations of the habits shown here are necessary to show the variability in this species. Of the 14 taxa involved, five were named for branching patterns (*elongata*, *crassa*, *bipinnata*, *corymbosa*, *paniculata*) while three were named for persons (*cliftonii*, *preissii* and *cheyneana*) and branching patterns are mentioned in their descriptions. Two (*farinosa* and *hirta*) were named for surface structure, two for color (*lurida* and *farionicolor*). The type specimens of each of these species show assimilatory filaments as described for *L. farinosa* and either spermatangia or cystocarps as described for this species.

Howe (1920) placed in the synonymy of *L. farinosa* seven species: *L. elongata* Zanard., *L. cheyneana* Harv., *L. lurida* Dickie, *L. crassa* Dickie, *L. cayohuesonica* Melvill, *L. farionicolor* Melvill, and *L. corymbosa* J. Agardh. Yamada (1938) added *L. hirta* Harv. et Bail., Abbott (1945) added *L. preissii* var. *pacifica* Grun. and Levring (1953) added *L. cliftonii* (Harv.) J. Agardh. One other species is added in this paper, *L. bipinnata* P. et H. Crouan. Whether Howe examined specimens of the species he placed in synonymy is not known, but each has been examined for this study.

L. brachyclada of Crouan et Crouan in Mazé et Schramm, p. 184, 1878, non Decaisne, from Moule, Guadeloupe, Mazé no. 947 (BM) is *L. farinosa*. *L. paniculata* of Butters, 1911, p. 174, based on Heller no. 2132 from Hawaii is not *L. farinosa* but *L. papenfusii* Abbott (1945) which is not discussed in this paper.

Ganonema farinosum (Lamour.) Fan et Wang, Acta Phytotax. Sin. 12: 490-493, 1974 (basonym: *Liagora farinosa* Lamouroux, Hist. polyp. corall. flex., p. 239, 1816) and *G. pinnatiramosum* (Yamada) Fan et Wang, Acta Phytotax. Sin. 13 (2): 73, 1975, (basonym: *Liagora farinosa* f. *pinnatiramosa* Yamada, Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. 2: 26, pl. 10, 1938) (Fig. 26) are retained as *L. farinosa* by Abbott (1984). The main distinction of *Ganonema* was the formation of carpogonial branches on secondary (and tertiary) branchlets; Abbott (1984) showed that primary, secondary, and tertiary branches can bear carpogonial branches in this species, and that the location of these reproductive structures is not fixed in this or some other species of *Liagora*.

Galaxaura valida sensu Crouan et Crouan in Mazé & Schramm, Alg. Guadeloupe, ed. 2, p. 183, 1878, represented by a specimen (BM) from Saintes, Guadeloupe, No. 1850 of Mazé & Schramm is identified with *Liagora farinosa*. The basonym of *G. valida*, *Liagora valida* Harvey, does not in any way resemble *L. farinosa*; neither *Liagora* species resembles any species of *Galaxaura* that I know from the Caribbean.

Other names or taxa

1. *Liagora canescens* Lamouroux, Hist. corall. polyp. flex., pl. 7, fig. 7, 1816. This name, appearing on the holotype specimen and the illustration for *Liagora albicans*, was clearly a mistake for *Liagora albicans* which was described in the text.

2. *Liagora aegyptiaca*, named without description by Lamouroux (1812) was apparently a name that Lamouroux meant to use, but decided upon *Liagora farinosa* instead, since this name is written on the sheet bearing the holotype of *L. farinosa*, but not on the label bearing the description of the species. *L. grisea* is thought to be *L. farinosa* also, as few *Liagora* available to Lamouroux were gray in color.

3. *Liagora subulata*, named without description by Lamouroux (1812) was never further described; there are no specimens in CN bearing this word.

4. *Liagora articulata* Lamouroux. Expos. méth. gen. ordre Polyp. p. 19, pl. 68, fig. 9, 1821.

Aside from Lamouroux's description, which is not specific enough to aid in identification, this species has been cited in an article on *Liagora* by Deslongchamps (1825), by Chauvin (1842) and by Kützing (1849). The original specimen is not in the Lamouroux or Chauvin herbaria; it was from Ile de Bourbon (Réunion) and was sent to Lamouroux from the British Museum. I have not seen this specimen, and since this paper is based on an examination of specimens, I cannot comment on this species.

5. *Liagora foeniculacea* Lamouroux

This name is cited by Kützing (1849, p. 539) with the comment "Lamour. ex Chauv. Rech. p. 127" (Chauvin, 1842). There is no reference to this species in the Chauvin publication, nor in the paper by Deslongchamps (1825), nor in the papers of Lamouroux. Kützing (1849, p. 539) obviously made a mistake by giving Lamouroux as the author of this binomial; he probably meant Lamarck as the name *Liagora foeniculacea* (Lamarck) Blainville, Man. Actinol. p. 559, 1834 exists (P.C. Silva, pers. comm.). I have not seen any specimens of this species.

CONCLUSION

The four species treated in this study, *L. distenta* (Mertens) Lamour., *L. ceranoides* Lamour., *L. albicans* Lamour. and *L. farinosa* Lamour. show a larger number of habits than their holotypes or lectotypes demonstrate, but on the basis of anatomy, all have been placed in sections and groups (subsections) by Yamada (1938). Yamada's treatment of *Liagora* has been followed by subsequent workers tacitly or by implication, but they have not disturbed the subdivisions to which these four species can now be assigned. With the placing of 27 names in the synonymy of these four species, it is clear that changes will be made in Yamada's generic divisions. However, it is premature to make those changes now inasmuch as a large number of taxa is still under study. Following Yamada's classification (Yamada, 1938, p. 4), section *Validae* which is characterized by lateral carpogonial branches (Yamada, 1938, fig. 12a, b), assimilatory filaments with moniliform (or nearly so) cells (Yamada, 1938, fig. 13b), terminal spermatangia (Yamada, 1938, fig. 11a), and cystocarps with or without involucreal filaments (Yamada, 1938, fig. 6c) contains *L. distenta*, *L. albicans* and *L. ceranoides*. *L. farinosa* is placed in section *Farinosae*, characterized by lateral carpogonial branches (Yamada 1938, fig. 15; 16b, c), head-like spermatangial clusters (Yamada, 1938, fig. 16a), and cells of assimilatory filaments not moniliform (Yamada, 1938, fig. 15). Of these features, the attachment of spermatangia, the density of their arrangements and their location on the assimilatory filaments are without question the most reliable of the presently used taxonomic characteristics. However, the spermatangial characteristics are most useful for sectional discrimination. Features of the assimilatory filaments (such as the shapes of cells, and the branching patterns) appear to be good specific differences if ages of the filaments are taken into consideration. Certain features of the development of the carposporophyte appear to be stable in a small number of species where these features have been evaluated: whether there is an involucre or not, whether it is initiated and remains entirely beneath the cystocarp, or above the attachment of the carpogonial branch; whether the carposporangia are formed in terminal cells only, or in a row of cells. Careful observations need to be made on a large number of specimens

in a larger number of species in order to judge the stability of these features. Vegetative features must be correlated not only between species but between gametophytes, for as shown in this paper, there are differences between gametophytes in *L. albicans*. Moreover, most of the studies in this paper were conducted on herbarium material; freshly collected and preserved material may show features that are lost upon drying; certainly liquid-preserved material reconstitutes and stains much more clearly than dried material.

ACKNOWLEDGMENTS. - It is a pleasure to thank Prof. P. Gayral, Chantal Billard and Jean-Jacques Bert, Laboratoire d'Algologie, Université de Caen, for extending help and hospitality in the several visits to the Lamouroux herbarium. I further warmly thank Roger Meslin for taking on the needed task of interpreting the writings of J.V.F. Lamouroux and F.J. Chauvin in their separate herbaria in Caen. Due to his interest, we now know that these two phycologists exchanged specimens and information frequently.

I thank the curators of the Agardh herbarium in Lund (LD), Copenhagen (C), Leiden (L), British Museum, Natural History (BM), and Paris (PC), for their kindnesses in allowing me to examine specimens in their care, and later to borrow some of them; the late Prof. M. Kurogi and Prof. T. Yoshida for the loan of specimens studied by Y. Yamada (SAP); and the curator of Cryptogams, New York Botanical Garden (NY) for a loan. Many colleagues have collected specimens for me, and I am grateful to all of them, but especially to Nancy Ogden, John Schwede, and my late husband, Donald P. Abbott. This paper is enriched because of the help and interest of these friends.

Finally, I thank Paul C. Silva for serving as a needed and helpful guide through the labyrinth of nomenclature that resulted in an enormous improvement in the manuscript.

BIBLIOGRAPHY

- ABBOTT I.A., 1945 - The genus *Liagora* (Rhodophyceae) in Hawaii. *Oceas. Pap. B.P. Bishop Museum* 18: 145-169.
- ABBOTT I.A. & DOTY M.S., 1960 - Studies in Helminthocladiaceae (Rhodophyta). II. *Trichogloeopsis*. *Amer. J. Bot.* 47: 632-640.
- ABBOTT I.A., 1967 - *Liagora tanakai*, a new species from southern Japan. *Jap. Soc. Phycol. Bull.* 15: 32-37.
- ABBOTT I.A., 1970 - *Yamadaella*, a new genus in the Nemaliales (Rhodophyta). *Phycologia* 9: 115-123.
- ABBOTT I.A., 1976 - *Dotyophycus pacificum* gen. et sp. nov., with a discussion of some families of Nemaliales (Rhodophyta). *Phycologia* 15: 125-132.
- ABBOTT I.A. & YOSHIZAKI M., 1982 - *Liagora valida* Harvey (Rhodophyta) from Sand Key, Florida. *Jap. J. Phycol.* 30: 9-14.
- ABBOTT I.A., 1984 - Two new species of *Liagora* (Nemaliales, Rhodophyta) and notes on *Liagora farinosa* Lamouroux. *Amer. J. Bot.* 71: 1015-1022.
- AGARDH J.G., 1896 - Analecta algologica Cont. III. *Lunds Univ. Arsskr.* 30 (2): 1-140, 1 pl.

- BALAKRISHNAN M.S., 1955 - On *Liagora erecta* Zeh. *J. Indian Bot. Soc.* 34: 207-212.
- BØRGESEN F., 1915-1920 - Marine algae of Danish West Indies. II. Rhodophyceae... *Dansk Bot. Arkiv.* 3: 1-498.
- BØRGESEN F., 1927 - Marine algae from the Canary Islands... III. Rhodophyceae, Part I. *Biol. Meddel. Kongel. Danske Vidensk. Selsk.* 6 (6): 3-97.
- BUTTERS F.K., 1911 - Notes on the species of *Liagora* and *Galaxaura* of the central Pacific. *Minnesota Bot. Stud.* 4: 161-184, pl. 24.
- CHAUVIN F.J., 1842 - *Recherches sur l'organisation, la fructification et la classification de plusieurs genres d'algues...* Caen, A. Hurdel. 132p.
- DESLONGCHAMPS E., 1825 - "Liagora" In BORY DE SAINT-VINCENT, J.B.G.M. et al., *Dictionnaire classique d'histoire naturelle*, vol. 9: 342. Paris, Rey et Gravier.
- DETONI G.B., 1897 - *Syrtoge algarum* 4(1): lxi + 1-388. Patavii, Typis seminarii.
- FELDMANN J., 1942 - *Les algues marines de la côte des Albères. iv. Rhodophycées.* Paris, pp. 199-372.
- HOLMGREN P.K. & KEUKEN W., compilers, 1974 - *Index Herbariorum I.* Utrecht, Netherlands, Oosthoek, Scheltema and Holkema, 6th ed.
- HOWE M.A., 1920 - Algae. In BRITTON N.L. & MILLSPAUGH C.F., *The Bahama Flora*. New York, Publ. by Authors.
- KÜTZING F.T., 1849 - *Species algarum...* Leipzig, Brockhaus. 922p.
- LAMOUROUX J.V.F., 1812 - [Extrait d'un mémoire] Sur la classification des Polypiers coralligènes non entièrement pierreux. *Nouv. Bull. Sci. Soc. Philom. Paris.* 3: 181-188.
- LAMOUROUX J.V.F., 1816 - *Histoire des Polypiers coralligènes flexibles vulgairement nommés zoophytes.* Caen, F. Poisson, 559 + [1] p., 19 pls.
- LAMOUROUX J.V.F., 1821 - *Exposition méthodique des genres de l'ordre des polypiers...* Paris, Agasse. viii + chart + 1-115p., pl. 1-84.
- LEVRING T., 1953 - The marine algae of Australia I. Rhodophyta: Goniotrichales, Bangiales and Nematiales. *Arkiv Bot. ser.* 2, 2: 457-530.
- MAZÉ H. & SCHRAMM A., 1878 - *Essai de classification des algues de la Guadeloupe.* Imp. Gov. France, Basse Terre, 2nd ed. xix + 283 + [1] p.
- TILDEN J., 1901 - Collection of algae from the Hawaiian Islands. In [THRUM'S] *Hawaiian Annual 1902*, p. 106-113.
- TSUDA R.T. & ABBOTT I.A., 1985 - Collection, handling, preservation, and logistics. In LITTLER M.M. & LITTLER D.S. (Eds.), *Handbook of Phycological Methods. V. Ecological Field Methods: Macroalgae.* New York, Cambridge University Press, pp. 67-86.
- YAMADA Y., 1938 - The species of *Liagora* from Japan. *Inst. Alg. Res., Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ. Sci. Pap.* 2: 1-34.
- ZANARDINI J., 1857 - Plantarum Mari Rubro hucusque collectarum enumeratio (juvante A. Figari). *Mem. I. R. Ist. Veneto, Sci., Lett., Arti.* 7: 209-309, pls. 3-14.

LEGENDS

Figs. 1-7. - *Liagora distenta*. Figs. 1-4, *L. versicolor* var. A. Fig. 1. Specimen with a percurrent axis. Fig. 2. Specimen with many finely divided, needle-like ultimate branches. Fig. 3. Specimen from Cadiz showing several leading axes. Fig. 4. Specimen from "Barbarie" showing a single main axis. Figs. 5-7, *L. versicolor* var. B. Fig. 5. Specimen showing notes written by Lamouroux and plant with a single main axis. Fig. 6. Dichotomously branched specimen. Fig. 7. Plant with several leading axes, resembling *Gracilaria* sp. in branching pattern (and texture). (All specimens, CN).

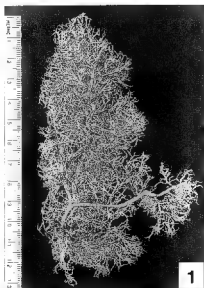
Figs. 8-11. - *Liagora distenta*. Fig. 8. *L. versicolor* var. C, a densely branched plant. Fig. 9. A dichotomously branched plant with a more open branching pattern. Fig. 10. One of several specimens queried as being "*Tubularia fragilis*". (All specimens in Figs. 8-10 in CN). Fig. 11. *Liagora distenta*. A recently collected specimen which is representative of the species. CANCAP 3161, east coast of Lanzarote, Macaronesia (BISH ex L).

Figs. 12-15. - *Liagora ceranoides*. Fig. 12. Holotype from St. Thomas Island, Virgin Islands (CN). Fig. 13. Holotype of *L. leprosa* from Vera Cruz, Mexico (LD 32285). Fig. 14. Holotype of *L. opposita* from Florida (LD 32296). Fig. 15. Specimen (Abbott 11939) in (BISH) from Light Princess, St. Croix, Virgin Islands that resembles *L. opposita*.

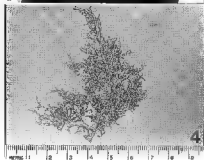
Figs. 16-21. *Liagora albicans*. Fig. 16. Syntype (Chauvin herbarium), showing relatively densely branched basal portion. Fig. 17. Portion of holotype of *L. decussata*, from Cape Verde, (Montagne herb., PC). Fig. 18. Lectotype of *L. ceylonica* (BM) from Ceylon (Sri Lanka). Fig. 19. *L. maxima* from Pupukea, Hawaii (Abbott 16276), a rather typical specimen. Fig. 20. *L. maxima*, intertidal from Kahanahaiki, Hawaii (Abbott 16450), showing pinnate branching and broken calcification along branches. Fig. 21. *L. maxima*, subtidal at 8-10m depth, from Makua, Hawaii showing thickly matted branches only obscurely pinnately branched.

Fig. 22. - *Liagora aurantiaca*. Basal portion of a hydroid (CN). Figs. 23-25. *Liagora farinosa*. Fig. 23. Holotype of *L. farinosa* from the Red Sea (CN). Fig. 24. Holotype of *L. cliftonii* (BM) from Australia. Fig. 25. Holotype of *L. cayohuesonica* (BM) from Key West, Florida.

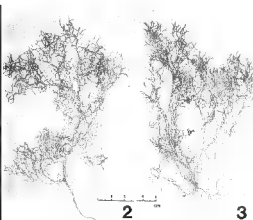
Figs 26-29. - *Liagora farinosa*. Fig. 26. Syntype of *L. farinosa* f. *pinnatiramosa* (BISH ex SAP) showing dense pinnate branching and coarse branchlets. Fig. 27. Lectotype of *L. crassa* (BM) from Flat Island, Mauritius, showing moderate pinnate branching. Fig. 28. Lectotype of *L. corymbosa* (LD 32368) from Florida, a very little-branched morphotype of *L. farinosa*. Fig. 29. Holotype of *L. paniculata* (LD 32395), less coarse and more calcified than most specimens of *L. farinosa*.



1



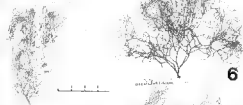
4



2

3

Liagora Vesicator No. A.



6

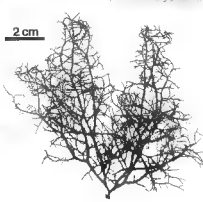
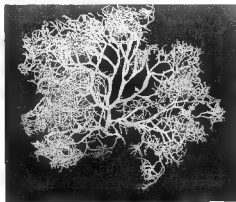
Liagora Vesicator No. B.
 - *Liagora Vesicator* No. C.
 - *Liagora Vesicator* No. D.
 - *Liagora Vesicator* No. E.

5

7



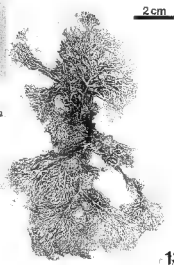
Diadora Versicolor A.



36111

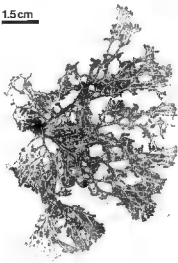


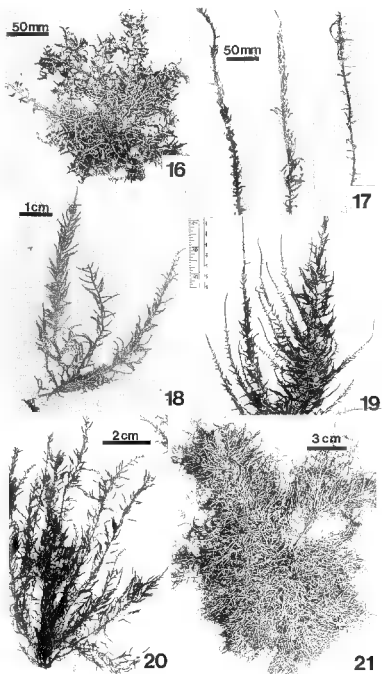
TYPUS!

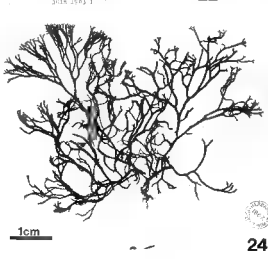
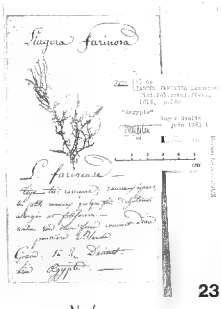


32296
14

1.5 cm







NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LA STRUCTURE ET LA COMPOSITION DU CELL-COAT DE *DUNALIELLA BIOCULATA* (ALGUE VERTE)

Robert CHARDARD

89bis Avenue du Général De Gaulle,
94160 Saint-Mandé, France.

RÉSUMÉ - De nouvelles recherches ont été effectuées pour connaître l'infrastructure et la composition du cell-coat de *Dunaliella bioculata* Butcher, par des méthodes cytochimiques. L'utilisation de polyéthylèneimine (PEI) de différentes masses molaires a confirmé la présence de charges négatives à son niveau et les modalités de leur répartition. Des lectines marquées ont également été utilisées: WGA couplée avec la biotine et révélée par l'avidine-ferritine a montré un marquage au niveau du cell-coat, suggérant la présence de résidus de N-acétyl-glucosamine dans les glycoprotéines; Con A, par contre, a donné des résultats négatifs.

ABSTRACT - Further studies have been carried out on the ultrastructure and composition of the cell-coat of *Dunaliella bioculata* Butcher by cytochemical techniques. The use of polyethyleneimine (PEI) of various molecular weights has confirmed the presence of negative charges on the cell-coat and illustrated their distribution. Ferritin labelled lectines have also been used. Thus, WGA coupled with biotin and detected by avidin-ferritin is seen to be fixed on the cell-coat suggesting the presence of N-acetyl glucosamine in glycoproteins. On other hand, Con A gives a negative response.

MOTS CLÉS : Chlorophyta, *Dunaliella bioculata*, cell-coat, glycoprotéines, polyéthylèneimine, lectines, concanavalline A (con A), wheat germ agglutinin (WGA).

INTRODUCTION

Dans une note précédente (Chardard, 1987), nous avons décrit la structure de la surface cellulaire de l'algue verte *Dunaliella bioculata* Butcher par observation au microscope électronique à transmission après différents traitements cytochimiques. Nous avons pu ainsi mettre en évidence sur la surface externe du plasmalemme une couche fibrillaire appelée glycocalyx ou "cell-

coat", particulièrement nette chez cette algue dépourvue de paroi pecto-cellulosique.

Pour compléter cette étude, nous avons utilisé un autre marqueur dont l'activité a été reconnue dans certains types de cellules animales: la polyéthylèneimine (PEI) qui présente la particularité d'être fortement électropositif et d'exister à différentes masses molaires (MM); elle réagit fortement avec les sites négatifs de la membrane, permettant ainsi de mieux connaître leur distribution à la surface de la cellule. On peut donc comparer les résultats avec ceux obtenus antérieurement par d'autres techniques.

Nous avons également utilisé des lectines marquées en vue de connaître la nature des glucides constituant les glyco-protéines dont nous pensons que sont faites les fibrilles du "cell-coat".

Les résultats provenant de l'utilisation de ces deux techniques sont relatés dans cette note.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LE MATÉRIEL BIOLOGIQUE

Il est constitué par des cellules de l'algue verte unicellulaire *Dunaliella bioculata* provenant de Culture Collection of Algae and Protozoa, Cambridge. Ces cellules sont cultivées au laboratoire en milieu nutritif artificiel, dans des conditions qui ont déjà été décrites (Chardard, 1987). Elles sont récoltées, après 3 semaines de culture, par centrifugation pour être soumises aux différentes techniques décrites ci-dessous.

LES TECHNIQUES

- La PEI.

La polyéthylèneimine (PEI) est un polymère synthétique existant à différents stades de polymérisation, donc à différentes masses molaires. La formule, d'après Schurer *et al.* (1977) est la suivante:



Les polymères utilisés dans cette étude sont les suivants: PEI 1200 (de MM 1200) (POLYSCIENCES Inc. Warrington, lot n°45379) et PEI 30.000-40.000 (de MM 30.000-40.000) (SERVA, Heidelberg). D'autres polymères ont été essayés, mais les résultats ne seront pas présentés, car les cellules ont montré une mauvaise conservation de leur structure.

Les cellules de *Dunaliella*, rassemblées par centrifugation à faible vitesse (500G pendant 10mn), sont placées dans une solution à 0,5-1% de PEI dissous soit dans une solution de NaCl 0,5 M ajustée à pH 7,3, pendant une durée variant de 1/2 à 3h, à la température de la pièce: soit dans le tampon cacodylate 0,2 M, pH 7,3, rendu hypertonique par du saccharose ou du NaCl.

Les observations au microscope photonique d'échantillons prélevés à l'issue de ce traitement montrent que la plupart des cellules sont vivantes, mais avec des variations suivant la nature de la substance employée.

- Traitement en vue de l'observation au ME.

Les cellules, après lavage soigneux dans le tampon hypertonique, sont fixées par le glutaraldéhyde (GA) 1,75 à 3,5% dissous dans le tampon cacodylate 0,12 M, pH 7,3 contenant NaCl (1%) et de l'acide phosphotungstique (APT) à 2% suivant Schurer *et al.* (1977) et Vernier *et al.* (1983). Les essais d'application de PEI sur des cellules déjà fixées par le GA se sont soldés par un échec.

Après lavage par le tampon + NaCl (3 fois 30mn), les cellules sont post-fixées par OsO₄ 1% ou subissent un traitement par OsO₄, le ferriocyanure de K (ou le ferrocyanure) et l'acétate d'uranyle 0,5% suivant la technique de Hepler (1980). Après lavage, les cellules sont rassemblées dans des cubes de gélose, déshydratées par l'éthanol, puis l'oxyde de propylène et incluses dans l'épon en vue du traitement pour la microscopie électronique.

- Les lectines

Les cellules de *Dunaliella* sont traitées suivant la technique décrite par Schrevel *et al.* (1979). Elles sont fixées par GA 3,5% dissous dans le milieu de culture ou le tampon cacodylate 0,2 M à 4°C pendant 1 à 2h. Après lavage soigneux, les cellules sont incubées pendant 1 à 2h dans une solution de lectine marquée par la biotine, à la concentration de 0,125 à 0,250µg de lectine-biotine (SIGMA) par ml de milieu, pendant 1h 30 à la température de 20°C. Après 4 lavages (45mn), les cellules sont incubées dans une solution d'avidine-ferriocyanure (250µg/ml de milieu) en vue de révéler la lectine-biotine et les sites auxquels elle est fixée (durée du traitement: 1h). Après lavage, les cellules sont post-fixées par OsO₄ 1% pendant 1h, puis lavées par le tampon d'abord, l'eau ensuite. Les cellules sont alors incluses dans la gélose et traitées en vue de l'utilisation en microscopie électronique.

Les lectines utilisées dans cette expérience sont: la concanavaleine A (Con A) (SIGMA, n° C2272, lot 62F3934) et la lectine extraite de *Triticum vulgare* (WGA) (SIGMA n° L3259, lot 45F9615). Toutes les deux sont couplées avec la biotine et utilisées suivant la technique préconisée par Green (1963) et Bayer *et al.* (1976).

Deux types de contrôle ont été effectués:

1) Incubation dans une solution de lectine-biotine en présence d'un inhibiteur spécifique. Avec la Con A, l'inhibiteur était le O-méthyl- α -D mannopyranoside (SIGMA) utilisé dans les conditions suivantes: Con A = 250 μ g; inhibiteur = 0,2 mM; milieu = Q.S pour 1ml de milieu; temps de séjour = 1h 30 à 22°C. Avec WGA, l'inhibiteur était le N-acétyl-D-glucosamine = 44,2 μ g; WGA = 250 μ g; milieu = Q.S. pour 1ml; temps d'application = 2h à 22°C. Après lavage soigné dans une solution de milieu + inhibiteur (3 fois en 30mn) puis par le milieu seul, l'incubation se fit dans une solution d'avidine-ferritine: 250 μ g; milieu: QS pour 1ml, pendant 1h. Après lavage, les cellules sont post-fixées par OsO₄ et traitées en vue de la microscopie électronique comme décrit précédemment.

2) Incubation en l'absence de lectine. Dans ce cas, les cellules sont traitées suivant le protocole décrit pour la mise en évidence des sucres, mais sans lectine-biotine.

- Le marquage à l'or (suivant Horisberger *et al.*, 1977)

Cet essai n'a été réalisé que dans le cas de la Con A. Il consiste à utiliser des molécules de Con A marquées par de l'or (SIGMA, n° L 7390, lot 86 F 8120) dont le diamètre est de l'ordre de 4,5nm. Après fixation par le GA, les cellules sont incubées dans une solution contenant 1ml de tampon cacodylate 0,2 M, pH 7,1 + NaCl 6% + 0,2ml d'une solution mère de Con A marquée à l'or dont la concentration est donnée par l'absorbance à 520nm qui est ici d'environ 5,0. Le temps d'incubation est de 45mn à 23°C. Après lavage, les cellules sont post-fixées par OsO₄ 1% pendant 1h à 23°C, puis colorées par l'acétate d'uranyle à 1% pendant 1 nuit à 4°C; après lavage, les cellules sont incluses dans la gélose, déshydratées par l'éthanol puis l'oxyde de propylène et incluses dans l'épon. Les témoins ont été traités par addition préalable de mannosyl (0,2 M) dissous dans le tampon additionné de NaCl, pendant 5mn.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

ACTION DE LA PEI

- Intérêt théorique de la PEI

La PEI est un polymère synthétique présentant un certain nombre de propriétés qui l'ont fait utiliser comme marqueur en cytologie animale: d'abord son faible volume, même pour des molécules de haute masse molaire utilisées ici, comme la PEI 30.000-40.000 dont le diamètre théorique est de 6,30-7,30nm. Après complexion avec les métaux lourds, le diamètre de la particule ne dépasse pas 10nm, c'est-à-dire qu'elle reste plus petite que la

ferritine, polypeptide globulaire de MM 600.000 dont le diamètre total (substance protéique et métallique) est de 12nm environ.

En outre, comme le diamètre varie avec la MM, on peut utiliser toute une gamme de molécules dont certaines sont de très petite MM, comme par exemple la PEI 1200 employée ici. On doit cependant noter que dans le cas de la PEI de faible MM appliquée à des cellules vivantes de *Dunaliella*, on obtient souvent des échecs se traduisant par une mauvaise conservation de la structure cellulaire.

Un autre caractère favorable à l'emploi de la PEI est son caractère ionique nettement marqué, qui l'a fait utiliser pour la recherche des sites anioniques des cellules animales tels que le glomérule rénale (Schurer *et al.*, 1977; Vernier *et al.*, 1983).

Enfin sa réactivité avec les métaux lourds (notamment OsO₄) qui le rendent insolubles en font un outil précieux en MET.

- Résultats avec la PEI 30.000-40.000

Les figures obtenues après action de cette substance peuvent être classées en trois types:

a - Plaques faites d'une substance dense, plus ou moins homogène (fig. 1 et 2, flèches) déposées sur le plasmalemme et prenant contact avec lui par quelques points (fig. 2). Leur épaisseur varie de 60 à 85nm; leur extension latérale est variable: dans de nombreux cas, on observe de larges plaques de 250 à 750nm, laissant entre elles un espace où le plasmalemme, avec cette technique, semble "nu", c'est-à-dire non recouvert par une couche extracellulaire. Il est seulement souligné par un fin dépôt dense indiquant qu'à son niveau il existe une substance réagissant avec la PEI et les métaux lourds (fig. 4). On peut également observer parfois des plaques plus étendues, presque jointives (fig. 3), tout comme on en trouve de plus réduites; à la limite, certaines cellules sont dépourvues de tout dépôt (fig. 7).

b - Présence d'une couche fibrillaire révélée par de fines particules de PEI-osmium déposées sur des fibrilles perpendiculaires à la surface cellulaire, serrées les unes contre les autres et constituant ainsi une sorte de couche appliquée contre le plasmalemme, dont l'épaisseur est de 120 à 160nm. Il est cependant assez difficile de décrire dans le détail le trajet des fibrilles, car le dépôt des particules denses empâte leur contour (fig. 5, flèche). Cette couche peut exister sur toute la surface de la cellule ou seulement dans une région.

c - Dépôts rares ou absents. La surface cellulaire est dans ce cas à peu près dépourvue de dépôts denses de PEI-osmium particulaire ou massif (fig. 6 et 7). Seule la présence, de place en place, de quelques rares dépôts confirme que cet aspect n'est pas dû à un défaut technique ou une absence de contact avec la PEI, mais bien à un manque de réactivité de la membrane cellulaire ou du cell-coat.

Le troisième cas est cependant assez rare, alors que le premier est de beaucoup le plus important. Ces dépôts denses, en forme de plaques ou de particules sont dus à la réaction entre la PEI fortement positive et les radicaux électronégatifs du cell-coat. Nous attribuons les différences d'aspect observées à des variations de l'état physiologique de la cellule, en particulier au renouvellement du plasmalemme - et du cell-coat qui le surmonte - au moment de la division cellulaire. Celle-ci est très rapide dans une culture jeune et se ralentit quand la culture vieillit. Il semble que le cell-coat ne se développe pleinement que dans les cultures à la fin de la phase exponentielle de croissance (Klut *et al.*, 1983), ce qui est le cas ici. Un point dont l'interprétation reste en suspens est la cause de la différence entre un cell-coat tabulaire et homogène et un cell-coat fibrillaire, où les fibrilles sont mises en évidence par des particules très fines, après action de la PEI. On peut supposer que dans le premier cas, la présence de molécules fortement électropositives amène une agglomération des fibrilles électronégatives, d'où l'aspect compact et sans structure des plaques du cell-coat; cette agglomération ne se produirait pas dans le deuxième cas, sans doute par suite de variation dans la localisation des sites électronégatifs des fibrilles. à moins que ce stade ne représente une phase d'évolution du cell-coat.

- Résultats avec la PEI 1200

La PEI 1200 donne des résultats nettement différents de ceux obtenus avec la PEI 30.000-40.000. On n'observe plus de larges plaques homogènes, ni même des particules denses déposées sur les fibrilles du cell-coat. Par contre, on remarque un plasmalemme très finement marqué par de très fins granules, des débris membranaires isolés ou de petites vésicules dont la membrane est elle-même recouverte de très fins granules (fig. 9, flèches). Sur d'autres cellules, des granules denses de 15 à 30nm de diamètre (fig. 10, flèches) sont reliés au plasmalemme par un pédicule plus ou moins long.

Dans ces figures, deux faits sont à considérer: d'une part la présence de fins granules déposés sur le plasmalemme et à la surface des vésicules qui est due à la réaction entre les sites électronégatifs de la surface cellulaire et la PEI 1200. On remarque que les particules sont situées sur le plasmalemme et qu'un cell-coat n'est pas mis en évidence. D'autre part l'existence de nombreuses vésicules émises par la cellule, un cytoplasme très clair, un plasmalemme festonné semblent indiquer une cellule souffrante, en rapport avec la présence de la PEI 1200 (nous signalons que la plupart des tentatives d'utilisation de la PEI de faibles MM en cytologie animale se sont soldées par des échecs). L'observation *in vivo* des cellules de *Dumaliella* au microscope photonique a montré que les cellules, bien vivantes, sont, pour la plupart arrondies et immobiles, alors qu'avec la PEI 30.000-40.000 la structure et le comportement des cellules n'est pas affecté.

On peut donc interpréter les figures observées en admettant que des molécules de la PEI 1200, par suite de leur petite taille, agissent sur le po-

tentiel osmotique du milieu et plasmolysent la cellule. En même temps, elles réagissent avec les sites électronégatifs de la surface cellulaire et les marquent très finement, beaucoup plus que les autres substances utilisées dans ce but. On constate que seuls les sites négatifs de la base du cell-coat sont marqués, sans doute parce qu'ils sont atteints par les molécules de petite taille. Nous ajouterons que les autres substances essayées (PEI 600, PEI 10.000) ont produit des bouleversements de la structure cellulaire tels que les figures obtenues sont inutilisables.

ACTION DES LECTINES

Résultats obtenus avec la Con A.

Les résultats obtenus avec la Con A - biotine révélée par l'avidine-ferritine suivant la méthode de Green (1963) et de Bayer *et al.* (1976) - sont dans la plupart des cas négatifs (fig. 14): on n'observe pas de granules de ferritine au voisinage du plasmalemme. Cette absence de réaction traduit l'absence de glucose et/ou de mannose dans les glycoprotéines du cell-coat ou encore la difficulté pour ces sucres d'être exposés aux réactifs, s'ils sont présents. Les contrôles effectués sans lectine (fig. 15) ou en présence d'un inhibiteur (O-méthyl- α -D mannopyranoside) ne montrent pas de dépôt de ferritine. On conclut donc que le glucose et/ou le mannose, s'ils ne sont pas totalement absents des glycoprotéines du cell-coat, sont du moins faiblement représentés.

- Résultats obtenus avec la WGA

Les cellules de *Dunaliella* traitées par la WGA-biotine puis révélées par l'avidine-ferritine montrent un plasmalemme "décoré" par des amas de ferritine disposés de place en place et directement appliqués sur le plasmalemme (fig. 11, flèches). Ce résultat indique que les récepteurs de WGA (les molécules contenant des résidus de N acétylglucosamine) sont situés dans la partie basale du cell-coat et dans certaines régions déterminées. Les contrôles, effectués soit en présence d'un sucre inhibiteur (N-acétylglucosamine) (fig. 13), soit en l'absence de lectine (fig. 12) n'ont montré aucun dépôt de ferritine.

- Méthode utilisée

VALIDITE DE CETTE METHODE

Les lectines sont des substances qui présentent l'avantage d'avoir une grande spécificité pour certains sucres. Cette propriété leur a valu d'être utilisées en cytochimie pour la reconnaissance et la localisation des sucres. Mais les lectines ne sont pas opaques aux e- et ne peuvent donc pas être visualisées directement au ME. Pour les utiliser, on doit donc leur adjoindre un marqueur. Dans ce but, différentes méthodes ont été élaborées: les unes.

à un temps, où le marqueur est directement couplé à la lectine pour former un complexe tel que: lectine-ferritine, lectine-peroxydase, lectine-or. Les autres, que l'on appelle méthodes à deux temps (Schrevel *et al.*, 1979) parce que la lectine et le marqueur sont utilisés séquentiellement; dans un premier temps, on applique la lectine puis, après élimination de la lectine non fixée, on introduit le sucre spécifique marqué, qui se liera aux fonctions encore libres de la lectine.

Un troisième type de méthode (qui est utilisé ici) exploite l'interaction entre l'avidine et la biotine. L'avidine, une glycoprotéine du blanc d'œuf de MM = 68,000 se lie à 4 équivalents de biotine (= vitamine H, hydrosoluble de MM = 244) avec une très forte affinité sélective: c'est une des plus fortes interactions non covalente connue. D'autre part, le complexe formé est stable à tous les pH, ainsi qu'en présence de divers agents dénaturants, tels que les enzymes protéolytiques et les solvants organiques. Si la lectine est couplée à la biotine pour former une lectine biotinylée elle pourra réagir avec l'avidine liée à un marqueur (ici la ferritine, qui permet la localisation la plus fine au ME) et permettre ainsi la reconnaissance des sucres des glycoprotéines de la surface cellulaire.

Cette technique, bien que plus complexe, est souvent plus fiable que la méthode à un temps. Mais des contrôles sérieux doivent être réalisés pour vérifier les résultats obtenus.

RÉSULTATS OBTENUS CHEZ *DUNALIELLA*

La présence de granules de ferritine à la surface des cellules de *Dunaliella* après action de WGA indique que les glycoprotéines contiennent des résidus de N-acétyl-glucosamine. Les amas de ferritine présentent deux caractères: d'une part ils sont discontinus, c'est-à-dire que les résidus de N-acétyl-glucosamine ne sont pas répartis de manière homogène sur toute la surface de la cellule; d'autre part ils sont appliqués directement sur le plasmalemme et donc les résidus de N-acétyl-glucosamine sont situés à la surface du plasmalemme ou dans la partie basale du cell-coat.

L'absence de réaction (ou d'une faible réaction dans certains cas) avec la Con A indique que le glucose et/ou le mannose sont absents ou, s'ils sont présents dans les glycoprotéines, ne sont pas exposés aux réactifs.

Si l'on compare les résultats obtenus sur *Dunaliella* avec ceux provenant de l'utilisation des lectines dans d'autres types végétaux, on observe certaines différences: les protoplastes de *Nicotiana tabacum* et *Vitis vinifera* ont révélé la présence de glucose et/ou de mannose (Burgess & Linstead, 1977), bien qu'il y ait des variations dans la localisation de ces substances: dans les protoplastes de tabac, elle est continue, alors que chez la vigne, elle est discontinue. Cependant, la technique utilisée dans ces deux cas n'est pas exempte de critique, car le marquage peut être dû à des molécules de la paroi régénérée auxquelles se lient les molécules de Con A. Tel n'est pas le cas

de *Dunaliella*, algue naturellement dépourvue de paroi. Les variations dans le marquage que l'on observe parfois peuvent être attribuées à des variations dans la structure du plasmalemme et du cell-coat, en rapport avec les variations physiologiques de la cellule.

Mais ces résultats sont en accord avec ceux résultant d'une autre méthode: l'agglutination cellulaire en présence de lectine (Klut *et al.*, 1983). On voit ainsi que la WGA produit une agglutination forte des cellules de *D. tertiolecta* (ce qui indique la présence de N-acétyl-glucosamine), alors qu'avec la Con A, elle est faible et même très faible (ce qui indique la rareté sinon l'absence de glucose et/ou de mannose). Cette technique est fiable, car l'agglutination est inhibée en présence des sucres spécifiques qui se lient aux lectines.

CONCLUSION

L'action de la PEI de divers MM confirme la présence d'une couche fibrillaire ou cell-coat, surmontant le plasmalemme et possédant des sites électronégatifs. Dans certains cas, on a pu voir que ces sites existaient sur toute la longueur des fibrilles, alors que les recherches antérieures ne permettaient seulement de les déceler qu'à l'extrémité des fibrilles (Chardard, 1987, fig. 11: action de la ferritine cationisée).

Par l'utilisation de lectines telles que la Con A et WGA, on peut admettre que les glycoprotéines du cell-coat possèdent de nombreux résidus de N-acétyl-glucosamine, révélés par la WGA, mais pas ou peu de glucose ou de mannose. Il existe cependant des modalités dans l'intensité du marquage, qui peuvent s'expliquer par des variations de l'état physiologique de la cellule et la vitesse de renouvellement du plasmalemme.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYER E.A., WILCHEK M. & SKUTELSKY E., 1976 - Affinity cytochemistry: the localization of lectin and antibody receptors on erythrocytes via the avidin-biotin complex. *F.E.B.S. Letters* 68: 240-244.
- BURGESS J. & LINSTED P.J., 1976 - Ultrastructural studies of the binding of Concanavalin A to the plasmalemma of higher plant protoplasts. *Planta* 130: 73-79.
- CHARDARD R., 1987 - L'infrastructure du plasmalemme de *Dunaliella bioculata* (Algue verte). Mise en évidence d'un cell-coat: essai de localisation des charges négatives. *Cryptogamie, Algol.* 8 (3): 173-189.
- GREEN N.M., 1963 - Avidin. 1 - The use of ¹⁴C biotin for kinetic studies and for assay. *Biochem. J.* 89: 585-591.
- GREEN N.M., 1963 - Avidin. 2 - Purification and composition. *Biochem. J.* 89: 591-599.

- HEPLER P.K., 1980 - Membrane in the mitotic apparatus of Barley cells. *J. Cell Biol.* 86: 490-499.
- HORISBERGER M. & ROSSET J., 1977 - Colloïdal gold a useful marker for transmission and scanning electron microscopy. *J. Histochem. Cytochem.* 25: 295-305.
- KLUT E., BISAPULTRA T., AUTIA N.J. & NAVAL J., 1983 - Agglutination of the Chlorophycean flagellate *Dunaliella tertiolecta* by treatment with lectins other divalent cations at alkaline pH. *J. Phycol.* 19: 112-115.
- SCHREVEL J., KIEDA C., CAIGNEAUX E., GROS D., DELMOTTE F. & MONSIGNY M., 1979 - Visualization of cell surface carbohydrates by a general two-step lectin technique: lectins and glycosylated cytochemical markers. *Biol. cell.* 36: 259-266.
- SCHURER J.W., HOEDEMAEKER Ph. J. & MOLENAAR I., 1977 - Polyethyleneimine as tracer particle for (immuno) electron microscopy. *J. Histochem. Cytochem.* 25: 384-387.
- VERNIER R.L., KLEIN D.J., SISSON S.P., MAHAN J.D., OEGENA T.R. & BROWN D.M., 1983 - Heparan sulfate-rich anionic sites in the human glomerular basement membrane. *New England J. Med.* 309: 1001-1009.

EXPLICATION DES FIGURES

Toutes les cellules représentées sur ces figures appartiennent à *Dunaliella bioculata* Butcher. La barre figurant en bas de chaque figure représente 0,25µm.

Fig. 1 - PEI 30.000-40.000. Aspect général partiel d'une cellule traitée par la PEI qui a marqué le plasmalemme et le cell-coat (flèches).

Fig. 2 - PEI 30.000-40.000. Détail de la partie externe de la cellule traitée. Les plaques homogènes et denses (flèches) situées au-dessus du plasmalemme (pl) représentent le cell-coat ayant réagi avec la PEI.

Fig. 3 - PEI 30.000-40.000. Autre aspect de cellule où le dépôt de PEI à la surface du plasmalemme est presque continu.

Fig. 4 - PEI 30.000-40.000. Cellule où le plasmalemme, entre les plaques, est souligné par un liseré dense de PEI (flèches).

Fig. 5 - PEI 30.000-40.000. Cellule avec un cell-coat fibrillaire (flèches). Les fibrilles sont recouvertes par de petites particules denses de PEI qui masquent leur trajet.

Fig. 6 - PEI 30.000-40.000. Cell-coat fibrillaire; seule, une partie des fibrilles est marquée par la PEI (flèches).

Fig. 7 - PEI 30.000-40.000. Cellule où aucun marquage ne s'est produit par la PEI.

Fig. 8 - PEI 30.000-40.000. Cellule témoin, non traitée par la PEI. Le plasmalemme est lisse, peu apparent; le cell-coat est absent ou non révélé.

Fig. 9 - PEI 1200. Aspect de la surface cellulaire après traitement pendant 1h: le cytoplasme est nettement visible (pl); de nombreuses vésicules à contour dense (flèches) sont émises par la cellule.

Fig. 10 - PEI 1200. Autre aspect d'une cellule traitée par la PEI: granules rattachés au plasmalemme par un fin pédicule (flèches); la surface cellulaire est peu marquée par la PEI.

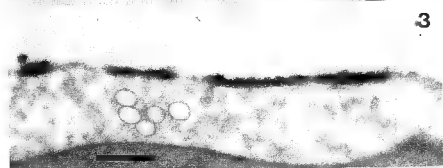
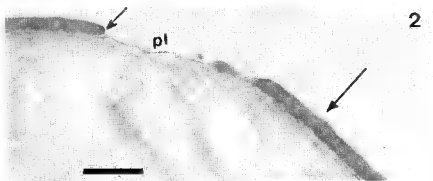
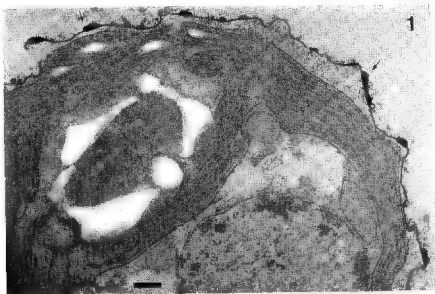
Fig. 11 - WGA-B, Avid-F. Dépôts irréguliers de granules de ferritine sur le plasmalemme (flèches) qui indiquent les sites contenant des résidus de N-acétyl-D-glucosamine.

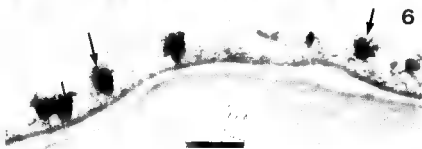
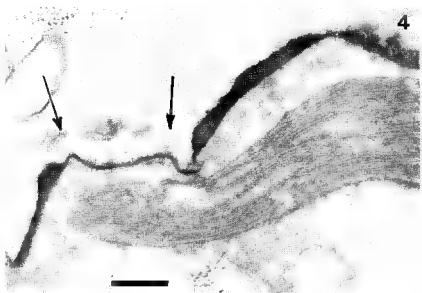
Fig. 12 - Témoin de la réaction sans WGA-B.

Fig. 13 - Témoin de la réaction: cellules traitées par un inhibiteur de la WGA-B: la N-acétyl-D-glucosamine; coupe sub-tangentielle du plasmalemme (pl); fibrilles du cell-coat (f) ne montrant aucun marquage par la ferritine (flèche).

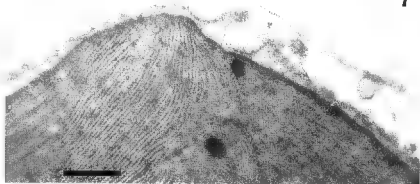
Fig. 14 - Con A. Les cellules traitées par la Con A ne présentent aucun marquage par la ferritine; plasmalemme (pl); fibrilles du cell-coat (flèches).

Fig. 15 - Con A témoin: cellules traitées sans Con A; absence de granulations de ferritine.

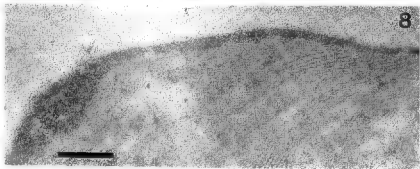




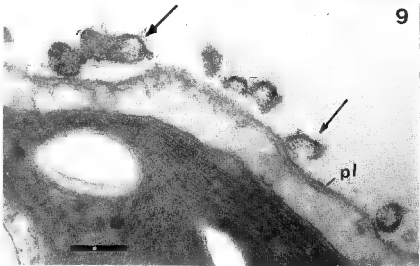
7

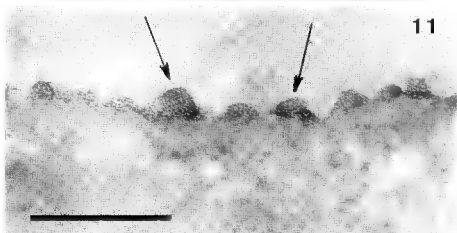
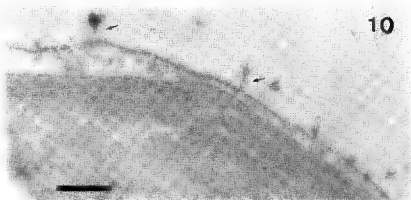


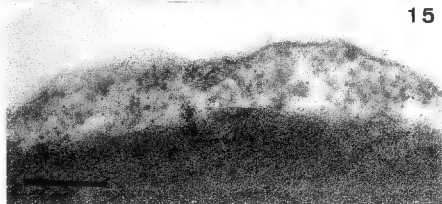
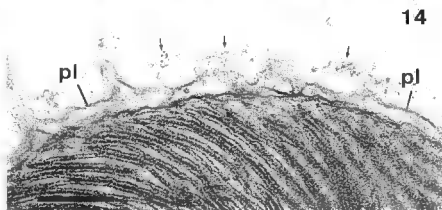
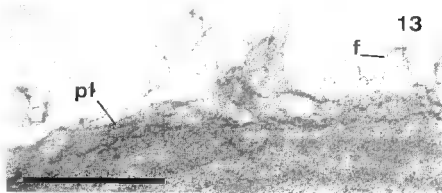
8



9







OUVRAGES REÇUS POUR ANALYSE

COSPER E.M., BRICELJ V.M. & CARPENTER E.J. (Eds.) - **Novel Phytoplankton Blooms. Causes and Impacts of Recurrent Brown Tides and Other Unusual Blooms.** 1989. XII, 799p., 240 figs. (Coastal and Estuarine Studies. Eds.: Bowman M.J., Barber R.T., Mooers C.N.K. & Raven J.A. Vol. 35). Springer-Verlag. Prix: DM 220.

Ce livre traite des efflorescences phytoplanctoniques "nouvelles", c'est-à-dire d'apparition récente et ayant comme agent responsable des organismes peu connus (par opposition aux "caux rouges" ou autres phénomènes généralement attribuables aux Dinoflagellés) et responsables d'effets nocifs ayant un impact économique.

En fait l'ouvrage est consacré pour les 3/4 à une espèce nouvellement décrite *Aureococcus anophagefferens* Sieburth, Johnson & Hargraves, 1988, qui s'est développée le long des côtes nord-américaines et a posé de graves problèmes à la mytiliculture locale. Les 2 premiers chapitres lui sont presque exclusivement dédiés, avec toutefois deux articles d'introduction consacrés à la fraction picoplanctonique autotrophe observée dans la baie de Narragansett. Vient ensuite une série d'articles traitant des différentes caractéristiques de cette petite algue, (placée dans les Chrysophytes, mais dont le statut taxinomique n'est pas encore fixé définitivement) puis l'examen de sa distribution. Les nouvelles méthodes de détection et de dénombrement de cellules de ce type sont exposées dans deux articles consacrés à l'immunofluorescence. Le chapitre suivant analyse les facteurs de l'environnement liés à ce développement algal, les relations trophiques avec le zooplancton et la dynamique d'un tel phénomène. Des considérations plus générales et la présentation d'autres efflorescences fournissent dans le quatrième chapitre matière à une réflexion plus générale et correspondent mieux au titre de l'ouvrage. On y trouvera l'essentiel des informations récentes relatives aux efflorescences d'un type nouveau ainsi qu'un bilan de portée plus large.

Les trois dernières sections examinent l'impact de ces efflorescences sur la faune et la flore marine pour aboutir à l'élaboration de programmes de surveillance de la qualité des eaux et à des perspectives d'aménagement et de maîtrise des rejets en mer dans un contexte plus économique impliquant également les industries.

L'ensemble du livre est fort intéressant car il donne un aperçu très moderne de l'évolution du milieu marin côtier. Bien qu'il soit focalisé sur des observations concernant les côtes américaines et scandinaves, il montre bien que l'apparition de plus en plus fréquente d'efflorescences - dont les conséquences économiques sont loin d'être négligeables - s'inscrit dans un contexte global de l'évolution de l'écosystème marin qu'il conviendra sinon de contrôler, du moins de surveiller pour connaître les causes exactes de ces phénomènes et pouvoir les maîtriser un jour.

La présentation du volume est claire, les articles sont conséquents et la couverture de bonne qualité, mais quelques passages souffrent d'une mauvaise impression qui nuit au confort de la lecture. Malgré cette imperfection, cet ouvrage sera très utile à tous les scientifiques s'intéressant aux proliférations algales, aux problèmes de l'environnement et est à conseiller à tous ceux qui se préoccupent de l'avenir du littoral et des activités économiques qui s'y rattachent.

M.J. Chretiennot-Dinet

LEWIN R.A. & CHENG L. (Eds.), 1989 - **Prochloron, a microbial enigma**. Chapman & Hall, Londres, New York, 129p. Prix: £ 42.

Ce livre composé de chapitres écrits par différents auteurs fait un bilan des connaissances acquises sur les prokaryotes "verts" du genre *Prochloron*. Une revue sur cet organisme était nécessaire et sera, j'en suis sûre, appréciée par beaucoup de scientifiques. L'ouvrage est clairement écrit, précis et bien illustré.

Il est composé de 8 chapitres. Le premier est une introduction faisant le lien entre les autres chapitres et posant l'ensemble des problèmes. Le second chapitre décrit les espèces de *Prochloron* et leurs hôtes, la manière de les manipuler. Les très belles illustrations permettent à ceux qui n'ont pas eu la chance de les observer de s'en faire une très bonne idée. Le texte vivant est très agréable à lire.

Les 3 chapitres suivants sur la symbiose, la physiologie et les caractéristiques biochimiques des *Prochloron* (et en partie de leurs hôtes) font état des connaissances encore fragmentaires dans ces domaines. L'impossibilité actuelle de les cultiver gêne beaucoup ces recherches et l'impression un peu confuse que laisse la lecture de ces chapitres en est le reflet. Le 6ème chapitre est une discussion sur la phylogénie de cet organisme d'après les analyses de séquences de gènes. Les données actuelles encore trop peu nombreuses sont bien analysées, mais trop brièvement. Un lecteur non spécialisé ne peut pas se faire une idée réelle des résultats obtenus, très importants, car ils sont au cœur des questions que l'on peut se poser à propos du *Prochloron*: quelles sont les relations de ces organismes avec les cyanobactéries et autres prokaryotes et avec les plastes bruns, rouges, verts?

Le chapitre sur la cytologie des *Prochloron* est intéressant et bien illustré. Il devrait non pas figurer à la fin du livre, mais, à mon avis, faire suite au chapitre 2 décrivant les espèces.

Le dernier chapitre traite d'un autre genre, libre et vivant en eau douce, le *Prochlorothrix hollandica*, décrit en 1986. Cette espèce, pouvant être cultivée en laboratoire, permettra sans doute de résoudre bien des énigmes.

En résumé, je recommande la lecture de ce livre, bien documenté et illustré, le premier faisant une synthèse des connaissances acquises sur ces fascinants organismes. Je regrette simplement l'ordre des chapitres qui donne au livre une légère impression de confusion et une part trop petite donnée aux discussions sur la phylogénie.

S. De Goër

ROWAN K.S., 1989 - **Photosynthetic pigments of Algae**. Cambridge University Press, Cambridge. 334p., Prix: £ 30.00.

Dans cet ouvrage, K.S. Rowan s'est attaché à la réalisation d'une description aussi complète que possible de la diversité des pigments photosynthétiques chez les Algues (Eucaryotes et Procaryotes): chlorophylles, caroténoïdes et phycobiliprotéines. Après un chapitre consacré à la présentation de ces pigments, au rappel de leur rôle et de leur localisation, les chapitres suivants traitent successivement des pigments chlorophylliens et caroténoïdes (les méthodes d'extraction et de purification sont particulièrement développées), puis des biliprotéines. Les propriétés spectrales sont décrites avec beaucoup de précisions, ainsi que leurs variations en fonction des conditions d'extraction. L'intégration des pigments "liposolubles" dans les complexes protéiques membranaires est ensuite envisagée avant le chapitre final consacré à la discussion sur l'utilisation des pigments photosynthétiques comme "marqueurs" possibles de la taxonomie et de la phylogénie des Algues.

Il faut noter le caractère exhaustif de la compilation des données bibliographiques, y compris celle des travaux anciens. La présentation des méthodes et des données expérimentales sous forme de grands tableaux synthétiques est particulièrement utile. Le lecteur sera peut-être dérouté, dans certains chapitres, par la disparité de traitement entre la présentation très complète d'aspects méthodologiques, et la description, quelquefois trop brève, des aspects structuraux et fonctionnels. On peut également regretter que l'étude de la partie protéique des édifices pigmentaires soit peu développée. Les données dans ce domaine sont de plus en plus précises, et seront indispensables pour clarifier les parentés biochimiques entre les différents groupes d'algues. Cela est particulièrement évident pour les phycobiliprotéines, l'exemple des pigments de type phycoérythrine étant tout à fait significatif de l'insuffisance de nos connaissances actuelles. Cet ouvrage



ge constitue, en définitive, une très bonne mise au point pour une approche expérimentale des pigments photosynthétiques des Algues.

Jean-Claude Thomas

CRYPTOGAMIE, ALGOLOGIE
TOME II Fascicule I
ERRATUM p. 65

Dans les résumés des communications présentées aux "Journées phycologiques dédiées à Jean Feldmann" quelques mots importants ont été malencontreusement omis dans le résumé de la communication de Madame P. Gayral.

Au lieu de: "... est un organisme à cellules diploïdes...", il faut lire: "...est un organisme à cellules haploïdes ou à cellules diploïdes...".

Commission paritaire 16-1-1986 - N° 60590
Dépôt légal n° 15068 - Imprimerie de Montligeon
Sortie des presses le 20 mai 1990
Imprimé en France

Éditeur : A.D.A.C. (Association des Amis des Cryptogames)
Président : A. Couté; Secrétaire : D. Lamy
Trésorier : R. Baudouin; Directeur de la publication : H. Causse

25 JUIN 1990