

## SUR LES NOTIONS D'ARCHÉTHALLE ET DE NÉMATOTHALLE

Francis MAGNE\*

**RÉSUMÉ** — Les notions d'archéthalle et de nématothalle introduites par Chadeffaud sont réexaminées et, devant l'insuffisance de leurs définitions, il est proposé que le terme de nématothalle soit dorénavant réservé aux thalles filamenteux dont les cellules sont unies par des communications protoplasmiques et celui d'archéthalle aux thalles qui en sont dépourvus. Ceci permet entre autre de distinguer efficacement les nématothalles des formes linéaires d'archéthalles. Les corollaires sont examinés et des exemples des deux types de thalle sont cités dans les différents embranchements d'algues.

**ABSTRACT** — Archethallus and nematothallus concepts were introduced by Chadeffaud to improve morphogenetical interpretations in algae. Their first definition remains insufficient. For example it cannot make the difference between true nematothalli and filamentous archethallial forms.

The existence of intercellular connections (pit-connections or plasmodesmata) in nematothalli could be a good character. The term nematothallus is here proposed to be restricted to simple filamentous forms characterized by such cell-connections.

Examples of these two morphogenetical types are examined in the three main divisions of pluricellular algae (Chloro- Pheo and Rhodophyta).

**MOTS CLÉS** : algues, évolution, morphogenèse, structure, thalle, archéthalle, nématothalle, communications protoplasmiques.

Chadeffaud a présenté une conception de l'évolution morphologique et structurale du thalle des algues au cours d'un magistral exposé (1952) reprenant, en les amplifiant et les complétant, des notions déjà utilisées pour une interprétation du thalle des Cyanophycées (1951). A l'aide d'exemples pris parmi les espèces actuelles, il a montré que le thalle, à partir de formes frustes, s'est perfectionné de plus en plus pour aboutir à des formes parfois très élaborées. Il a été ainsi conduit, d'une part à mettre en évidence un certain nombre de mécanismes évolutifs, d'autre part à caractériser une série de types morpho-structuraux jalonnant cette évolution. Si l'intérêt est grand pour notre connaissance de l'évolution, il est aussi considérable au plan de l'étude des formes et des structures des algues, par la typologie proposée ainsi que par l'introduction d'un vocabulaire descriptif bien adapté à de nombreux groupes.

\* Laboratoire de Biologie Végétale Marine, 7 quai St Bernard, 74230 Paris Cedex 05.

## LES DIFFÉRENTS TYPES DE THALLE SELON CHADEFAUD

Selon l'auteur (1952, p. 11 *et seq.*), la forme de thalle la plus primitive est un **archéthalle**, c'est-à-dire «un simple paquet de cellules, s'accroissant par des divisions végétatives de celles-ci... Il peut être informe ou doté d'une morphologie régulière : sphère, cube, tablette rectangulaire, ou même filament composé d'une seule file de cellules toutes semblables entre elles».

A partir de là, un «phénomène de nématisation» a transformé l'archéthalle en **nématothalle**. (En fait, l'auteur a tout d'abord proposé le terme de protothalle mais, le jugeant trop chargé de signification évolutive, il l'a remplacé (1968) par celui de nématothalle qui sera seul employé ici). Le nématothalle est «un appareil végétatif filamenteux, formé de filaments les uns rampants les autres dressés, se ramifiant par bourgeonnement latéral, ... ce que F.E. Fritsch (1942) appelle un thalle hétérotriche.» Mais, selon Chadeffaud, ce thalle qui est envisagé ainsi sous son état complet, peut par évolution perdre partiellement ou totalement l'une ou l'autre de ses parties rampante et dressée.

«Ensuite, un phénomène de hiérarchisation des filaments » souvent converti la partie (dressée) du (nématothalle) en un système de cladomes, constituant un **cladothalle**. Selon la définition donnée par l'auteur (1952, p. 24), «un cladome est le système constitué par un axe (ou un faisceau d'axes)... à allongement indéfini, et des pleuridies... généralement ramifiées mais à allongement défini, qui garnissent les flancs de l'axe et peuvent le recouvrir complètement».

A leur tour, les cladomes peuvent subir une évolution dans des sens variés sous l'action de différents mécanismes. L'auteur a précisé ceux-ci et analysé leurs effets en partie dans plusieurs publications ultérieures (1954, 1960, 1967, 1968, 1979 et aussi Ginsburg-Ardre & Chadeffaud, 1964), confortant de plus en plus la notion de cladome.

La figure 1 présente, à l'état de schémas, des exemples correspondant à ces trois types structuraux.

En revanche, Chadeffaud n'a plus jamais fait retour sur les deux notions d'archéthalle et de nématothalle, sauf à préciser (1960) que, chez les nématothalles, l'allongement des filaments — «qui sont en principe haplostiques et cloisonnés» — se fait par des divisions des cellules intercalaires ou de la cellule apicale. Leur définition demeure donc, encore à ce jour, des plus sommaires.

En fait, s'il est aisé dans la plupart des cas de distinguer un nématothalle d'un cladothalle par suite de la présence chez ce dernier de rameaux présentant une hiérarchie, il est difficile, sinon impossible, de distinguer efficacement un nématothalle d'un archéthalle de **type linéaire**, tel que, par exemple, les stades filamenteux de la Rhodophycée-Bangiophycidée *Phragmonema sordidum* Zopf décrits par Friedman (1956). Dans ce cas précis où l'archéthalle est linéaire, la distinction entre nématothalle et archéthalle revient à la distinction entre filament et pseudofilament, qui est un problème difficile auquel se sont trouvés confrontés en particulier Garbary *et al.* (1980, p. 147, en note) et que la théorie de Chadeffaud ne permet pas de résoudre, faute d'un caractère précis différenciant les deux types de thalle.

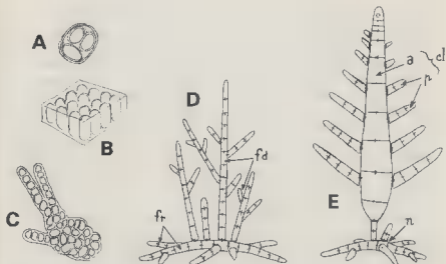


Figure 1 — Illustration schématique des types morphostructuraux de thalles d'algues. A, B, C : trois exemples d'archéthalles (A : *Chroococcus*; B : *Merismopedia*; C : *Scopulomena*). — D : nématothalle (*Acrochaetium*). — E : cladothalle, avec partie basale nématothallienne (n), et cladome (cl) comprenant axe (a) et pleuridies (p).

### PROPOSITION D'UNE DÉFINITION ■ L'ARCHÉTHALLE ET DU NÉMATOTHALLE

Il nous semble que le caractère permettant de distinguer les deux types de thalle pourrait être l'absence, chez les archéthalles, de communications protoplasmiques, et leur présence ■ contraire chez les nématothalles.

L'adoption de cette définition entraîne un certain nombre de conséquences.

Tout d'abord, si elle permet de caractériser de façon précise les archéthalles et les nématothalles, elle apporte également aux notions de filament et de pseudo-filament, par contre-coup, une acuité que les définitions proposées jusque-là n'ont jamais atteinte.

Ensuite, elle implique une connaissance cytologique approfondie des espèces considérées, pouvant nécessiter un recours à la microscopie électronique tant les communications protoplasmiques sont parfois difficiles à mettre en évidence. Il faut noter aussi qu'elle entraînera une révision de l'attribution typologique déjà proposée pour certaines espèces par Chadefaud lui-même (1952, 1960) ou par ses continuateurs.

La présence ou non de communications protoplasmiques permet de mieux comprendre certains phénomènes dont les thalles sont le siège, et peut-être

aussi d'augurer certaines des propriétés des archéthalles et des nématothalles. Ainsi, l'absence de communications chez les archéthalles s'accorde bien avec l'indépendance que leurs cellules manifestent au sein des thalles pluricellulaires, dont elles peuvent s'échapper en emportant leur paroi propre, tandis que l'absence de hiérarchie qui y règne s'explique par le défaut d'une voie de conduction de substances et d'informations. Inversement, les communications entre cellules d'un nématothalle, outre qu'elles renforcent la cohésion de l'édifice, assurent une transmission de substances et d'informations qui rendent vraisemblable l'existence d'une hiérarchie; une des manifestations de celle-ci serait l'activité d'initiale que joue dans la majeure partie des cas la cellule apicale des filaments, même si elle n'est pas cytologiquement différenciée.

Enfin, les nématothalles étant définis par la présence de communications protoplasmiques, et les cladothalles dérivant de nématothalles, on conviendra qu'il ne peut exister de cladothalle sans communications intercellulaires, sauf en cas de disparition de ces dernières par évolution régressive.

On peut terminer par une revue rapide et très partielle de l'extension des types archéthallien et nématothallien à travers les principaux embranchements d'algues pluricellulaires. On se contentera d'exemples parmi les plus marquants.

Les Chlorophycophytes sont représentées en majorité par des formes à thalle peu différencié, ce qui laisse penser que les végétaux terrestres chlorophylliens pourraient correspondre à leurs formes les plus évoluées. Parmi les formes encore à l'état d'algues pluricellulaires, beaucoup sont dépourvues de communications protoplasmiques — ici, des plasmodesmes — tels entre autres, d'après Stewart *et al.* (1973), Pickett-Heaps (1975), Lokhorst (1978) et Lokhorst & Trask (1981), les Chlorococcales cénobiales, les genres *Klebshormidium*, *Microspora*, *Ulva*, *Spirogyra*, *Urospora* et *Pleurococcus* ainsi que certaines espèces d'*Ulothrix*. Elles doivent être rattachées au type archéthallien. D'autres au contraire, présentant des plasmodesmes, comme *Stigeoclonium*, *Frittschiella*, *Oedogonium*, *Coleochaete*, *Trentepohlia* et d'autres espèces d'*Ulothrix*, doivent être considérées comme nématothalliennes. Quant aux *Draparnaldia* et *Chara* qui sont d'organisation cladothallienne — ce qui est exceptionnel chez les algues vertes, — elles ont aussi des plasmodesmes comme il fallait s'y attendre. Les formes à structure siphonnée enfin, si nombreuses et remarquables chez les Chlorophycées, s'intègrent selon Chadefaud (1960, pp. 102, 106, 329 et 361 *et seq.*) dans sa typologie avec des archéthalles, des nématothalles et des cladothalles. Selon lui toujours (1960, p. 99), «la structure siphonnée dérive probablement (?) de la structure cloisonnée par une évolution régressive, qui a fait perdre aux mitoses le pouvoir d'induire la formation des cloisons entre les noyaux-fils». Dans la classification des Chlorophycophytes proposée par Mattox et Stewart (1983), les différentes séries définies par ces auteurs (ou, tout au moins, les plus représentées, c'est à dire les Charophycées, Ulvophycées et Chlorophycées) présentent à la fois des formes archéthalliennes (*Klebshormidiales* et *Zygnematales*; *Ulvales* et *Ulotrichales p. p.*; *Chlorococcales*) et des formes nématothalliennes ou même cladomothalliennes (*Coleochaetales* et *Charales*; *Ulotrichales p. p.*; *Cladophorales* et *Acrosiphoniales*; *Oedogoniales*

et Chaetophorales) montrant qu'une évolution de la structure = dû s'effectuer de façon parallèle dans ces différentes séries.

Les Phéophycophytes semblent toutes être pourvues de plasmodesmes. Elles seraient donc toutes parvenues au moins au stade de nématothalle, à partir de formes archéthalliennes sans doute comparables aux actuelles Chrysophycées de l'ordre des Stichogloales qui présentent des caractères phéophycécens évidents (Gayral & Billard, 1977).

Les Rhodophycophytes-Rhodophycées nous présentent, au travers des deux sous-embranchements des Bangiophycidées et des Florideophycidées, des exemples illustrant parfaitement la série progressive imaginée par Chadeffaud. Les Bangiophycidées sont en grande majorité dépourvues de synapses et donc de nature archéthallienne. Certaines — les *Bangia* et les *Porphyra* — présentent même dans la même espèce un gamétophyte archéthallien et un sporophyte («*Conchocelis*») nématothallien. Les Florideophycidées sont soit nématothalliennes, soit cladothalliennes avec très souvent une base nématothallienne.

Enfin, chez les Cyanophycophytes, on rencontre de très nombreuses formes dépourvues de communications cellulaires et qui sont de nature archéthallienne, à côté de formes chez qui de telles communications existent et qui correspondent à des nématothalles. Une espèce au moins, *Stigonema mammillosum* (Lyngbye) Agardh, est de nature cladothallienne (Chadeffaud, 1951). Ces caractères contribuent, sur le plan morphostructural tout au moins, à rapprocher les Cyanophycées des Rhodophycées beaucoup plus que des bactéries auxquelles certains pensent pouvoir les réunir.

#### BIBLIOGRAPHIE

- CHADEFAUD M., 1951 — L'évolution morphologique et la systématique des Cyanophycées. *Congrès A.F.A.S., 70 (Tunis)*, fasc. 4 : 3-8.
- CHADEFAUD M., 1952 — La leçon des algues. *Ann. Biol.* 28 : 9-25.
- CHADEFAUD M., 1954 — Sur la morphologie de quelques Céramiacées. *Rev. Algol.* n. s. 1 : 71-87.
- CHADEFAUD M., 1960 — Les végétaux non vasculaires, Cryptogamie. 1016 p. In CHADEFAUD M. & EMBERGER L., *Traité de Botanique*. Paris, Masson, Vol. I, xv + 1018 p.
- CHADEFAUD M., 1967 — Remarques sur la tagmatisation et la phylotaxie des Floridées-Rhodomélacées. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 264 : 2888-2890.
- CHADEFAUD M., 1969 — La morphologie des végétaux inférieurs : données fondamentales et problèmes. *Bull. Soc. Bot. France, Mém.* 115 : 5-41.
- CHADEFAUD M., 1979 — L'évolution de la structure cladomienne chez les Charales et les Cérariales : étude comparative. *Rev. Algol.* 14 (3) : 253-273.
- FRIEDMANN I., 1956 — Beiträge zur Morphologie und Formwechsel der atmophytischen Bangioidee *Phragmonema sordidum*. *Oesterr. Bot. Zeit.* 103 : 613-633.
- FRITSCH F.E., 1942 — Studies in the comparative morphology of the algae. I. Heterotrichy and juvenile stages. *Ann. Bot.*, n. s. 6 (23) : 397-412.

- GAYRAL P. & BILLARD C., 1977 — Synopsis du nouvel ordre des Sarcinochrysidales (Chrysophyceae). *Taxon* 26 : 241-245.
- GINSBURG-ARDRE F. & CHADEFAUD M., 1964 — Remarques et précisions sur la structure des Floridées rhodoméloïdes. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 259 : 1429-1431.
- LOKHORST G.M., 1978 — Taxonomic studies on the marine and brackish water species of *Ulothrix* in Western Europe. *Blumea* 24 (2) : 191-299.
- LOKHORST G.M. & TRASK B.J., 1981 — Taxonomic studies on *Urospora* (Acrosiphoniales, Chlorophyceae) in Western Europe. *Acta Bot. Neerl.* 30 : 353-431.
- MATTOX K.R. & STEWART K.D., 1983 — Classification of the green algae : a concept based on comparative cytology. In IRVINE D.E.G. & JOHN D.M. (Eds.), *Systematics of the green algae*. The Systematic Association special vol. n° 27, Acad. Press, pp. 29-72.
- PICKETT-HEAPS J., 1975 — *Green algae*. 1 vol. 606 p., Sinauer Assoc. Inc. Sunderland, Mass.
- STEWART K.D., MATTOX K.R. & FLOYD G.L., 1973 — Mitosis, cytokinesis, the distribution of plasmodesmata and other characteristics in the Ulotrichales, Ulvales and Chaetophorales : phylogenetic and taxonomic considerations. *J. Phycol.* 9 : 128-141.