

Biologie des Diatomées. — Les processus de division, de rajeunissement de la cellule et de sporulation chez le *Biddulphia mobiliensis* Bailey;

PAR M. P. BERGON.

Si j'ai longtemps attendu pour publier la description accompagnée de figures des processus de division, de rajeunissement de la cellule et de sporulation, dont j'étudie depuis plusieurs années, chez le *Biddulphia mobiliensis* Bailey, les manifestations si complexes et si difficiles à élucider, c'est que j'espérais toujours pouvoir compléter mes observations et déterminer la série entière et ininterrompue des phases de ces trois processus.

Après avoir découvert, en décembre 1902, la sporulation chez le *Biddulphia mobiliensis*, j'en donnai, pour prendre date, une analyse sommaire dans le Bulletin annuel de la Société scientifique d'Arcachon contenant les travaux de 1902 et paru au commencement de 1903 (*Note sur un mode de sporulation*, etc, p. 127); puis, dans celui de 1904 (contenant les travaux de 1903), je relatai succinctement les faits nouveaux concernant la motilité des spores que j'avais constatés sur le vif, en exprimant mes regrets de n'avoir pu encore élucider les phases dernières de ce processus si intéressant (*Nouvelles recherches sur un mode de sporulation*, etc., p. 163).

Depuis cette époque, je suis revenu chaque année à Arcachon au moment où le *Biddulphia* sporule; mais, malgré les plus patientes et les plus tenaces investigations, il me fut impossible d'établir définitivement quel est le sort des microspores mobiles, après leur sortie des sporanges.

Comme, en dépit de cette lacune et de quelques autres, le résultat de mes études de plus de cinq années forme, si l'on groupe les différents phénomènes que j'ai observés au cours des trois processus de division, de rajeunissement de la cellule et de sporulation, un faisceau de faits nouveaux et significatifs, je me décide à faire enfin paraître la description détaillée de ces phénomènes avec toutes les figures qui s'y rapportent, n'ignorant

pas combien ce travail est encore incomplet, et espérant qu'une chance plus heureuse me favorisera durant les années prochaines, me permettant de parfaire mes recherches sur la biologie générale et plus particulièrement sur la sporulation de ce *Biddulphia*.

Avant d'aborder le sujet de ce Mémoire, je veux exprimer à l'ancien Président de la Société scientifique d'Arcachon, le D^r F. LALESQUE, ainsi qu'au Directeur des Laboratoires, le D^r F. JOLYET, combien je leur suis profondément reconnaissant de l'aide dévouée qu'ils m'ont apportée et de l'intérêt bienveillant qu'ils ont toujours témoigné pour mes travaux. C'est grâce à l'hospitalité qu'ils m'ont accordée dans les beaux laboratoires de la Société, si remarquablement situés et si bien aménagés pour les études biologiques marines, que j'ai pu entreprendre ces recherches de longue haleine, les poursuivre fructueusement pendant plusieurs années dans les meilleures conditions possibles, et recueillir une ample moisson de documents importants sur la biologie des Diatomées.

Je tiens également à remercier vivement le commandant H. PERAGALLO à qui je dois le précieux concours de son rare talent de dessinateur et qui a représenté, dans les planches qui illustrent le présent ouvrage, toutes les phases actuellement reconnues par moi des trois processus énumérés plus haut. Il a fait ces dessins, d'une précision et d'une fidélité admirables, dès 1903, d'après mes récoltes fixées de fin décembre 1902, époque à laquelle j'ai découvert sur le vif les processus de rajeunissement de la cellule et de sporulation chez le *Biddulphia mobiliensis*.

Notions préliminaires et processus de division de la cellule (Pl. V).

Pour rendre plus nettes les descriptions qui vont suivre, il est nécessaire tout d'abord de donner quelques indications, d'une part sur l'orientation et la symétrie de la cellule chez le *Biddulphia mobiliensis*, d'autre part sur la disposition, à l'état de repos, de son noyau et de son endochrôme.

Orientation et symétrie de la cellule. — J'ai groupé dans les figures 1, 3 et 4 de ma planche V (figures schématiques) les différents aspects sous lesquels peuvent se présenter les cellules appartenant à cette espèce. La figure 1 représente la vue valvaire, c'est-à-dire la projection sur l'un des plans valvaires et, dans ce cas, sur le plan de division de la cellule ou plan principal qui leur est parallèle; la figure 3, la vue latérale (cette position est celle que prend naturellement la diatomée en se déposant sur la lame de verre porte-objet dans la goutte de liquide qui la contient), c'est-à-dire la projection sur le plan sagittal ou apical (plan $z O x$); la figure 4, la vue apicale, c'est-à-dire la projection sur le plan transversal ou transapical (plan $z O y$).

Dans la figure 1, a et a' sont les appendices vus en perspective, e et e' les épines; la ligne ondulée qui passe par le centre o de la figure est la projection d'une crête sinueuse que possède souvent le *Biddulphia mobiliensis*, mais dont je n'ai pas toujours constaté la présence.

Les deux valves d'une même cellule de cette espèce ont leurs éléments identiquement orientés et, par conséquent, leurs vues valvaires sont identiques; la figure 1 représente donc indifféremment la valve V ou la valve V_1 . Elle montre que ces valves sont obliquement symétriques par rapport à leur centre. La ligne $a a'$ par exemple (qui joindrait les appendices) passe par le centre o , de même encore que la ligne $e e'$ réunissant les bases des épines. Il s'en suit que, si l'appendice a est incliné à droite du plan sagittal $z O x$ (fig. 1 et 3), l'appendice a' sera incliné à gauche. De même pour les épines; mais on remarquera qu'ici il y a inversion: e est à gauche du plan sagittal si a est à droite, e' est à droite si a' est à gauche.

Il résulte de tout ce qui précède que les éléments des deux valves d'une même cellule sont, deux à deux, obliquement symétriques par rapport au plan sagittal $z O x$: si, par exemple, l'appendice a est incliné à droite de ce plan (fig. 4), l'appendice a_1 sera incliné à gauche; de même pour les épines, mais inversement encore (voir, fig. 4, les épines e et e_1).

C'est pour cette raison que, lorsque deux cellules cohérentes entr'elles par les extrémités de leurs appendices se présentent dans la position latérale (position normale), les épines des deux

valves adjacentes s'entrecroisent, chaque valve ne laissant voir entière à l'observateur qu'une épine sur deux, l'extrémité de l'autre passant par dessous la valve opposée qui l'empêche d'être aperçue (Pl. V, fig. 9-10, Pl. VII, fig. 2, Pl. VIII, fig. 3 *a* et *b*).

On se rend compte alors que les appendices des deux valves d'une même cellule diagonalement situés deux à deux, par conséquent a' et a_1 , a et a'_1 , de même que les épines e' et e_1 , e et e'_1 , ne sont pas deux à deux obliquement symétriques par rapport au plan sagittal zOx (fig. 3), mais sont, par rapport à ce plan, inclinés deux à deux d'un même côté, a' et a_1 , e et e'_1 , étant par exemple tournés vers l'observateur, tandis que a et a'_1 , e' et e_1 se dirigent dans le sens opposé en s'éloignant de lui.

Dans les figures 3 et 4, C est l'anneau connectif emboîtant (attendant à la valve ancienne), C_1 l'anneau connectif emboîté (attendant à la valve nouvelle), E la zone d'emboîtement (partie où les connectifs se recouvrent).

Le centre O de figure de la cellule correspond avec le centre physiologique ou la position du noyau au repos.

La ligne droite qui joint entre eux les centres o et o_1 des valves, et qui passe par le centre O de la cellule, est l'axe *longitudinal* (Oz , fig. 3 et 4) qui se confond ici avec l'axe de division de la cellule. On l'appelle aussi axe *principal* ou *pervalvaire* (MÜLLER).

Le plan perpendiculaire à cet axe détermine dans la cellule une section de forme elliptique dont les axes sont :

1° l'axe *sagittal* (SCHÜTT) Ox (fig. 3), grand axe de la section elliptique, parallèle ici au grand axe des valves ox (fig. 1) ou axe *apical* de MÜLLER;

2° l'axe *transversal* (SCHÜTT) Oy (fig. 4), petit axe de la section elliptique, parallèle ici au petit axe des valves oy (fig. 1) ou axe *transapical* de MÜLLER.

Le plan xOy est le plan de division ou plan *principal*, zOx le plan *sagittal* ou *apical*, zOy le plan *transversal* ou *transapical*; vv' et $v_1v'_1$ sont les plans *valvaires*.

Disposition, à l'état de repos, du noyau et de l'endochrôme.
— Ainsi que je l'ai dit plus haut, le noyau, lorsqu'il n'est pas

en voie de division, est central, suspendu dans la cellule au milieu d'un pont de plasma qui est disposé suivant l'axe transversal *yy'* (Pl. V, fig. 1 et 4), c'est-à-dire appliqué par ses extrémités sur les deux faces latérales de l'anneau connectif emboîté (fig. 4). Il en résulte que, lorsque le frustule est à plat (position normale), le noyau se présente par bout et non de face, et qu'il paraît rond alors qu'en réalité il est elliptique (fig. 3 et 5). Pour bien le voir, il faut considérer la Diatomée suivant la vue valvaire (fig. 1) ou suivant la vue apicale (fig. 4). Au repos, le noyau possède un seul nucléole central ou presque central.

Le plus souvent le pont de plasma n'adhère pas aux deux faces connectives opposées en une masse compacte, mais il se subdivise en filaments, très épais et robustes à leur point de division, et qui traversent une partie de la cellule et gagnent ses parois internes latérales en divergeant entre eux et en s'aminçissant graduellement, pour devenir parfois excessivement ténus à leur point d'attache. Ce sont ces filaments qui, aperçus en perspective ou en raccourci lorsque la cellule est vue par l'une de ses faces latérales (fig. 3 et 5), donnent à la masse périnucléaire une apparence étoilée.

Quant à l'endochrôme, il est formé de petites plaques oblongues (longueur : de 6 à 10 μ) plus ou moins étranglées en leur milieu, toutes appliquées contre les parois internes de la cellule et réparties tant sur les connectifs que sur les valves (Pl. V, fig. 2 et 5).

Au commencement de mes recherches sur la biologie du *Biddulphia mobiliensis*, je pensai, en constatant cette constriction des chromatophores, que c'était là pour eux le prélude de la division. Je crois maintenant que, même au repos, les chromatophores ont leurs contours légèrement échancrés en la partie médiane, car, chez les milliers de cellules de cette espèce que j'ai observés, les formes elliptiques ou subrectangulaires se sont rencontrées très rarement et, dans une même cellule, chez des exemplaires en nombre excessivement restreint et comme perdus dans la presque totalité des formes étranglées.

Ils contiennent chacun un pyrénocène allongé, presque impossible à voir à l'état vivant, et que la fixation à base d'acide osmique fait très nettement apparaître. Leur couleur est jaune

citron, ceux qui sont aperçus le long des lignes de contour de la cellule paraissant beaucoup plus foncés, parce qu'étant vus de profil ils présentent à l'observateur une plus grande épaisseur de matière colorée superposée¹. Leur disposition n'est pas radiante et leur orientation est excessivement variable pour une même cellule.

Processus de division de la cellule. — Ces quelques notions préliminaires établies, j'en arrive au processus de division du *Biddulphia mobiliensis*. Je ne veux donner dans cet ouvrage que la description et les figures de la division cellulaire proprement dite, ainsi que de la formation des nouvelles valves, désirant n'anticiper en aucune façon sur les belles recherches que mon ami H. PERAGALLO a entreprises au sujet de la division du noyau chez cette espèce, qui lui ont valu la découverte si remarquable de toute la série des figures de karyokinèse se manifestant au cours de cette division et dont je suis heureux d'annoncer dès à présent la publication prochaine.

Tout ce que je puis dire ici, pour l'avoir observé moi-même, c'est que le noyau se transporte pour se diviser sur l'une des deux faces latérales de la cellule, contre laquelle il bascule, l'axe de la figure nucléaire devenant longitudinal, de transversal qu'il était. Pendant cette migration du noyau central vers une des faces latérales, le pont de plasma se détache peu à peu de la face opposée pour se concentrer autour du noyau.

La division du noyau une fois achevée, ainsi que le redressement de la figure nucléaire, contre la face latérale qu'il a élue, commence la division cellulaire, sur la face latérale connective adverse.

Le plasma de la cellule abandonne cette face connective au point diamétralement opposé au noyau et la division cellulaire se poursuit en forme de croissant, déterminant de ce côté, lorsque la Diatomée est placée comme dans les figures 4 et 7 de la planche V (vue apicale), une dépression ou espace vide de

1. C'est cet effet très caractéristique que l'on a cherché à rendre aussi fidèlement que possible dans les quatre planches de ce travail, en colorant les chromatophores aperçus de profil le long des lignes de contour des cellules avec une teinte plus foncée que celle adoptée pour les autres.

plasma, à ligne de contour arquée, et qui se creuse de plus en plus en gagnant le centre de la cellule. Pendant ce temps la masse plasmique périnucléaire entourant les jeunes noyaux divisés a quitté à son tour la paroi latérale connective contre laquelle elle était appliquée et, de ce côté également, une échancrure en croissant s'est produite, progressant de même dans la direction du centre de la cellule et entraînant vers lui, à mesure qu'elle se creuse davantage, les deux noyaux dont elle modifie ainsi peu à peu l'angle d'orientation.

L'échancrure formée du côté des noyaux ne débute qu'un peu après celle de la face opposée, ce qui donne toujours, à chaque moment de la division cellulaire (la Diatomée présentant à l'observateur sa vue apicale) deux espaces vides non symétriques, l'un étant un peu moins grand que l'autre. On aperçoit encore cette différence dans la figure 7 de la Planche V, où les deux échancrures ayant progressé l'une à l'encontre de l'autre, il ne subsiste plus entre les deux masses plasmiques à peu près entièrement divisées qu'un filament presque central de plasma périnucléaire réunissant les deux noyaux¹. On voit bien dans cette figure comment la situation et l'orientation des jeunes noyaux d'abord appliqués contre la paroi connective ont pu se modifier à mesure que se creusait la dépression de gauche : ils sont à cette phase très rapprochés du centre de la cellule-mère.

La figure dissymétrique que forment les échancrures dans la vue apicale devient symétrique dans la vue latérale, comme le montre la figure 6, planche V, qui est la représentation, sous un autre aspect de la cellule, de la même phase que celle dessinée figure 7. Ainsi qu'on le voit figure 6, les masses plasmiques en voie de division et de rétraction ont gardé, contre les parois connectives internes, deux points de contact diamétralement opposés, qui sont les points où se sécréteront par la suite les appendices des valves nouvelles. Ces deux points de contact n'ont pas été représentés figure 7 pour ne pas nuire à la netteté du filament plasmique, sur lequel ils se seraient

1. J'ai déjà mentionné, dans mes *Études sur la flore diatomique du Bassin d'Arcachon* (Bull. Soc. d'Arcachon, travaux de 1902, p. 39) la présence d'un pareil filament à la fin de la division cellulaire chez le *Rhizosolenia delicatula* Cleve (*ibid.*, p. 55), le *Guinardia flaccida* H. Peragallo (*ibid.*, p. 80) et le *Stephanopyxis turgida* Greville (*ibid.*, p. 98).

presque superposés. Dans cette figure 7, le contour des masses plasmiques a été dessiné tel qu'il s'aperçoit lorsqu'on met au point les noyaux et le filament.

Ensuite, ainsi que je l'ai déjà décrit dans mes *Études sur la flore diatomique du Bassin d'Arcachon* (p. 55, 80 et 98), le filament plasmique qui unit encore les deux noyaux s'amincit progressivement, puis se scinde en son milieu, chaque moitié étant comme absorbée par la surface plasmique adjacente ¹.

J'ai suivi de nombreuses fois, sur le vif, ce curieux phénomène chez le *Biddulphia mobiliensis*, et je me suis rendu compte que c'étaient les surfaces plasmiques presque entièrement divisées (reliées seulement par le filament) qui, en s'écartant à cet instant progressivement l'une de l'autre, l'étirent, l'amincissent et finalement le font se rompre.

Aussitôt après la rupture, les surfaces plasmiques, maintenant entièrement divisées, se rétractent encore davantage et se retirent brusquement bien au delà de la distance à laquelle se formeront les nouvelles valves. Il se passe ici l'équivalent de ce que SCHÜTT a constaté chez le *Guinardia baltica* Hensen (*Centrifugale u. simultane Membranverdickungen*, Leipzig, 1900, p. 503) et chez le *Rhizosolenia fragilissima* Bergon (p. 506, même ouvrage, dans lequel SCHÜTT rapporte à tort cette forme au *Septocylindrus danicus* Cleve), et de ce que j'ai observé moi-même chez le *Rhizosolenia delicatula* Cleve (*Études sur la flore diatomique du Bassin d'Arcachon*, p. 55), le *Guinardia flaccida* H. Peragallo (*ibid.*, p. 80) et d'autres espèces encore, que j'ai étudiées depuis la publication de ce Mémoire. La seule diffé-

1. Depuis la publication de l'ouvrage que je viens de citer, j'ai pu constater chez beaucoup d'espèces de Diatomées, à la fin de la division cellulaire, la présence de ce filament plasmique, suivie de sa rupture et de sa disparition. Il est probable que, contrairement à ce que pensait SCHÜTT en 1900 (*Centrifugale und simultane Membranverdickungen*, Leipzig, p. 503) et à ce que je pensais moi-même en 1902 (voir, p. 98, mes *Études* mentionnées plus haut), un tel filament se rencontre, sinon toujours, du moins très souvent, à cette phase ultime de la division des masses plasmiques. Seulement, comme le phénomène se passe en un temps excessivement court, il faut pouvoir observer la cellule juste au moment propice, si les recherches sont faites sur le vivant, et, si l'on étudie des matériaux fixés, il faut avoir la chance de rencontrer des cellules saisies exactement à cette phase, ce qui est particulièrement rare, précisément à cause de la rapidité avec laquelle elle se manifeste.

rence qu'il y ait entre le retrait des surfaces plasmiques du *Biddulphia* et celui qui se produit chez les espèces énumérées plus haut, c'est que, chez le *Biddulphia*, au lieu que le retrait soit total, les masses de plasma restent contiguës en deux points qui sont ceux où se secréteront les futurs appendices.

Ce retrait a pour effet de comprimer le protoplasma de chaque cellule-fille et d'aplatir contre les parois des utricules primordiaux les jeunes noyaux entraînés avec les masses protoplasmiques.

Lorsque les surfaces rétractées ont atteint la limite de leur écartement, elles commencent à se modeler et à prendre la forme que revêtiront les futures valves-filles, lesquelles sont alors secrétées.

C'est par la base des épines que débute cette sécrétion. Il y a par conséquent ici deux centres de silicification par valve : deux points très réfringents apparaissent, semblables à des granules brillants, sur chacune des surfaces plasmiques, et les épines poussent et s'allongent (l'œil en peut suivre aisément sur le vif le développement continu), en même temps que se secrètent les parties de la valve adjacentes à leur base (Pl. V, fig. 8). Ensuite, tandis que la croissance des épines s'achève, le contour des valves se parfait et les surfaces valvaires se rapprochent l'une de l'autre, leur modelé général se précisant en relief suivant les caractères morphologiques de l'espèce, alors que celui des surfaces plasmiques parvenues à la limite de leur retrait était assez profondément creusé. Par suite de ce rapprochement, les épines des valves nouvelles, orientées ainsi que je l'ai indiqué plus haut (voir le paragraphe traitant de l'orientation de la cellule), s'entrecroisent deux à deux et chacune d'elles s'applique vers son extrémité le long des flancs de la valve-fille opposée (fig. 9 et 10).

A ce moment, la silicification des valves est terminée; mais les nouveaux connectifs ne sont pas encore secrétés. C'est seulement lorsque, par suite de la croissance générale de tout le contenu cellulaire des nouvelles cellules-filles et sous la poussée des valves-filles maintenues en contact par les extrémités de leurs appendices, les anciens connectifs se sont désemboîtés, que commencent à se former les nouveaux.

Une fois la sécrétion de ceux-ci achevée, les deux cellules-filles sont complètes et se dissocient d'ordinaire, ou quelquefois encore restent un temps plus ou moins long cohérentes entre elles par leurs appendices, de façon à former des chaînes soit de deux, soit de quatre, soit même (mais tout à fait exceptionnellement) de huit cellules. Dans ce dernier cas, une seule fois rencontré, la chaîne de huit cellules était composée de quatre groupes de deux cellules-filles tout récemment divisées, les valves nouvelles étant, dans chaque groupe, encore incluses dans les anciens connectifs non désemboîtés.

Processus de rajeunissement de la cellule (Pl. VI et VII).

Ce processus, qui consiste en la formation d'auxospores, a été observé déjà chez un assez grand nombre d'espèces de Diatomées. Après l'avoir désigné dans mes premiers ouvrages, suivant en cela un certain nombre d'auteurs, sous le nom de processus de rétablissement de taille, je pense maintenant que celui de rajeunissement de la cellule est bien préférable et voici pourquoi :

Le phénomène de rétablissement de taille n'est ici que purement accessoire. Ce terme serait juste si toujours, ainsi que PFITZER semble l'avoir trouvé pour certaines espèces, les cellules ne formaient des auxospores qu'une fois parvenues, par suite des divisions successives, à une taille minima (ce minimum étant variable suivant l'espèce) et rétablissaient alors la taille primitive maxima.

Mais les observations, s'étant multipliées depuis un certain temps, ont établi qu'il en était souvent autrement et que les cellules formant des auxospores n'étaient, dans beaucoup de cas, nullement les plus petites. On verra plus loin qu'en ce qui concerne le *Biddulphia mobiliensis*¹ ces cellules appartiennent, sauf de très rares exceptions, à des individus de dimensions un peu au-dessous de la taille moyenne; jamais je n'ai rencontré parmi elles un seul microfrustule. Elles sont toutes ou presque

1. Consulter le tableau de mesures que je donne à la fin de ce travail.

toutes de grandeurs sensiblement égales; les auxospores au contraire sont de taille assez variable.

Ces constatations m'ont amené à abandonner le terme de rétablissement de taille, pour ne plus employer désormais que ceux de rajeunissement de la cellule ou de formation d'auxospores.

C'est, ainsi que je l'ai dit plus haut, dans mes récoltes d'Arcachon faites fin décembre 1902 (25 décembre et jours suivants), où se rencontraient également les phénomènes de sporulation, que je découvris chez le *Biddulphia mobiliensis* le processus de rajeunissement de la cellule. Dans ces récoltes et dans celles que je fis les années suivantes (notamment au cours des mois de décembre, janvier, février) et où je retrouvai à certains moments les manifestations du même processus, il me fut impossible d'en découvrir les phases initiales, c'est-à-dire celles qui précèdent la sortie de l'auxospore hors d'une demi-cellule (Pl. VI, fig. 4). Je dois cependant ajouter que, tout dernièrement, en étudiant de nouveau mes récoltes fixées de ces dernières années, je pus reconstituer une série de phases qui, jusqu'ici, m'avaient entièrement échappé et qui me paraissent ne pouvoir appartenir qu'au processus de formation d'auxospores. Si je n'en donne dans le présent ouvrage ni la description ni les figures, c'est que ces observations ont besoin d'être complétées.

Je dirai seulement que, d'après ces recherches, il semble résulter que le *Biddulphia mobiliensis* produit, non pas une, mais deux auxospores par cellule, c'est-à-dire une par demi-cellule. Je compte faire paraître sous peu, dès que j'aurai élucidé davantage la question, la série très intéressante de ces phases nouvelles.

Au moment où parut dans le Bulletin de la Société scientifique d'Arcachon (Travaux des années 1904-1905) la Note de H. PERAGALLO sur la question des spores des Diatomées, je ne partageais pas l'opinion qu'il émet (p. 140) et d'après laquelle, dans la formation des auxospores (aussi bien que dans celle des microspores), la première division de la cellule reproductrice serait précédée d'une dernière division d'une cellule normale,

l'une des deux cellules-filles avortant à la suite et l'autre formant l'auxospore (ou les sporanges). La constatation de ces phases que je viens de signaler, et qui sont très probablement immédiatement antérieures à la sortie de l'auxospore hors de la demi-cellule-mère, m'a confirmé dans mes idées premières. Je traiterai ce sujet avec plus de développement dans ma publication prochaine.

La description que je vais faire du processus de rajeunissement de la cellule commence donc à la phase figurée planche VI, figure 1, où l'auxospore se gonfle et abandonne les parois internes de la demi-cellule en ne lui restant encore adhérente qu'à la base des épines, s'arrondit progressivement et commence à sortir hors de l'anneau connectif, le noyau étant appliqué contre l'utricule primordial au sommet de la calotte bombée que forme celui-ci en dépassant le bord libre du connectif.

Dans la figure 2, la masse plasmique a totalement quitté les parois du demi-frustule, et la partie de l'utricule primordial enclose dans l'anneau connectif porte des ondulations et des renflements qui ne sont que l'empreinte, un peu modifiée par le retrait du plasma, du modelé de la valve dans la région de la base des épines et des appendices. Ainsi qu'on le voit par les différentes figures de la planche VI et par la figure 1 de la planche VII, ce relief spécial subsiste très longtemps au cours des phases du processus et ne se détruit que lorsqu'a cessé l'adhérence de l'auxospore et de la demi-cellule-mère, c'est-à-dire à la fin de la première division du mégafrustule (Pl. VII, fig. 2).

Dans les figures 3 et 4 de la planche VI, l'auxospore s'est gonflée de plus en plus jusqu'à ce qu'elle fût parvenue à la longueur apicale que doit avoir le mégafrustule futur. Cette limite une fois atteinte, le noyau descend tandis que l'utricule primordial, qui a abandonné les parois internes supérieures du perizonium, s'en éloigne en se rétractant et en se creusant progressivement, déterminant ainsi une grande échancrure en forme de croissant allongé (Pl. VI, fig. 5).

C'est alors que commence la sécrétion des épines de la première valve du mégafrustule (fig. 6). Tandis que se silicifient les

épines et les parties de la valve adjacentes à leur base, tous les contours se modèlent et se précisent, et la silicification s'achève (fig. 7). On remarquera, dans cette figure, que l'orientation des appendices est tout autre que celle des appendices des valves ordinaires : ici, au lieu d'être obliques, ils sont redressés perpendiculairement au plan valvaire.

Une fois la première valve terminée, le noyau descend de nouveau vers la base de l'auxospore, puis, de ce côté encore, l'utricule primordial se détache du perizonium et se rétracte fortement en laissant un très grand vide (fig. 8). Pendant ce temps les appendices et les épines de la première valve, probablement poussés en avant par le retrait opposé déterminant une compression de plasma, ont percé en quatre points le perizonium (même fig.). C'est alors que commence la sécrétion de la deuxième valve.

Comme on s'en rendra compte en examinant la figure 1 de la planche VII, cette deuxième valve est différente de la première : les épines en sont courtes et rudimentaires, et les appendices obliques.

Ces particularités qui distinguent les deux valves du mégafrustule primordial, l'une de l'autre d'abord, et chacune d'elles ensuite, des valves ordinaires de l'espèce, permettent de les reconnaître toujours, même lorsque des divisions subséquentes sont intervenues.

C'est ce que montre la figure 2 de la planche VII, où le mégafrustule s'est déjà divisé une fois. Sa première valve (supérieure ici) se reconnaît à ses appendices redressés, sa deuxième (inférieure ici) à ses épines avortées. Les nouvelles valves (centrales), encore incluses dans les connectifs anciens, sont normales. On voit qu'à ce moment la partie du perizonium adhérente au demi-frustule vide a entièrement disparu, la poussée produite par la croissance des cellules-filles ayant eu pour effet de tendre d'abord fortement la membrane du perizonium, puis de la déchirer et de provoquer ainsi sa disjonction d'avec le demi-frustule. Il est assez remarquable que le perizonium subsiste encore du côté opposé, les épines et les appendices l'ayant à peine percé plus avant que dans la phase dessinée dans la même planche, figure 1. Cette partie du perizonium paraît se

conserver assez longtemps après la formation du mégafrustule primordial.

La première division représentée figure 2 marque le commencement d'une nouvelle série de divisions cellulaires, s'accomplissant normalement, ainsi que je l'ai décrit dans le chapitre précédent.

Il y a lieu maintenant d'expliquer la présence des deux lignes courbes, arquées en sens contraire, représentées planche VII, figure 1, à l'intérieur du demi-frustule vide. Ces contours ne sont visibles que lorsqu'on colore l'auxospore, par exemple avec du bleu de méthylène. Ils apparaissent alors, très nets, la coloration décroissant d'intensité en allant de chacune des deux lignes courbes qui sont d'un bleu foncé vers le centre de la demi-cellule où la teinte est d'un bleu pâle. J'ai pu reconnaître que ces deux lignes sont formées par les contours d'une membrane unissant la face postérieure de l'auxospore à la valve-mère. Est-ce là une membrane interne sous-frustulaire qui recouvrait le plasma cellulaire avant la formation de l'auxospore et que celui-ci a abandonnée après avoir sécrété la membrane nouvelle du perizonium? Je ne sais. Tout ce que je puis dire, c'est que, d'après mes essais de coloration effectués à différentes phases du processus de rajeunissement de la cellule, j'ai constaté la présence de ces contours colorés dans toutes les phases figurées planche VI, figures 4 à 8, et planche VII, figure 1. Il est très probable qu'ils se manifesteraient également dans les phases correspondant aux figures 2 et 3 de la planche VI.

Processus de sporulation (Pl. VIII).

Pendant un grand nombre d'années, l'existence de spores chez les Diatomées a été contestée très vivement. Pour tout ce qui a trait à l'historique de la question, je renvoie le lecteur à la Note très précise et très complète qu'a fait paraître en 1906 H. PERAGALLO sur ce sujet (*Sur la question des spores des Diatomées*, Bulletin de la Société scientifique d'Arcachon, Travaux de 1904-1905, p. 127).

J'ai dit, au commencement du présent Mémoire, qu'après avoir, à la fin de décembre 1902, découvert la sporulation chez

le *Biddulphia mobiliensis*, je publiai, dans les Bulletins de la Société scientifique d'Arcachon parus en 1903 et en 1904, une analyse sommaire du résultat de mes observations. Je vais décrire ci-après par le détail tout ce que mes études m'ont permis jusqu'ici de constater au cours de ce processus si important, dont malheureusement les manifestations sont si rapides et si fugaces.

Depuis la publication de mes Notes de 1903 et 1904, je n'ai pu, malgré les plus patientes investigations, élucider encore les phénomènes qui se passent dans le noyau au moment où la cellule va former ses deux sporanges. Ces recherches sont excessivement difficiles à faire, car les cellules qui se disposent à sporuler se rencontrent toujours, dans les récoltes, au milieu d'un très grand nombre de cellules au repos ou en voie de division ordinaire, souvent même avec des cellules formant des auxospores et, si l'on reconnaît aisément, dans ce mélange complexe, les sujets en sporulation, il est presque impossible d'y discerner ceux qui vont sporuler.

Il ne m'a pas été donné davantage de me rendre définitivement compte si, au moment de la première division cellulaire, les deux masses plasmiques se rétractent et s'écartent l'une de l'autre pour se rapprocher ensuite. Je le croirais volontiers, par analogie avec ce qui se passe dans la division ordinaire, mais jusqu'ici je n'ai pu confirmer cette hypothèse. Il faudrait, pour cela, saisir sur le vif une cellule qui entre en sporulation et suivre la division du plasma, puis la sécrétion des calottes sporangiales, jusqu'en leurs phases dernières, ce que je n'ai pu faire encore : toutes les cellules que je soupçonnais de se préparer à sporuler et que j'ai commencé à examiner vivantes au début de la division cellulaire sont mortes avant de me révéler les mystères des phénomènes subséquents.

Je n'ai donc pu observer encore les phases précédant celle représentée planche VIII, figure 1, et dans laquelle, à la suite des divisions nucléaire et cellulaire, deux calottes sporangiales héli-globuleuses se sont formées, dont la membrane est faiblement siliceuse et rigide, quoiqu'excessivement mince, et dont les surfaces externes bombées, tournées l'une vers l'autre, sont en contact (ou presque) par leurs sommets. Les noyaux récem-

ment divisés sont en regard l'un de l'autre, appliqués contre la face interne des calottes sporangiales, à leur sommet même. J'ai toujours rencontré chez le *Biddulphia mobiliensis*, au début du processus de sporulation, cette formation de sporanges qui jusqu'ici est spéciale à cette espèce.

La formation des sporanges terminée, chaque noyau abandonne le sommet de la calotte sporangiale et gagne la partie médiane de l'une des deux faces latérales du sporange (Pl. VIII, fig. 2 et 3 a). Il est excessivement intéressant de constater que, le plus souvent, les deux noyaux se transportent, *l'un sur une face sporangiale, l'autre sur la face opposée*, ainsi que le montre la fig. 4, dans une cellule vue obliquement. J'ai observé ce fait un grand nombre de fois et n'ai rencontré que quelques cas très rares où les noyaux, à cette phase, étaient appliqués, non plus sur les faces latérales opposées, mais sur les mêmes faces latérales correspondantes des deux sporanges. Ces cas doivent être regardés, à mon avis, comme des exceptions à la règle d'élection alternée, de la part des noyaux en voie de division, des faces latérales opposées des deux sporanges d'une même cellule-mère. J'ai d'ailleurs retrouvé cette disposition oblique dans l'ordre des divisions successives des spores; je reviendrai plus loin sur cette question lorsque je décrirai les phases ultérieures du processus. Il est probable que ce même fait d'élection alternée des parois latérales connectives opposées pourrait être observé également chez les noyaux s'appêtant à se diviser dans le processus de division ordinaire, au cours des déduplications successives des cellules : malheureusement une telle constatation est excessivement difficile, les cellules se dissociant le plus souvent aussitôt après leur formation.

Lorsque les noyaux ont gagné la partie médiane des faces latérales des sporanges, ils s'y divisent (Pl. VIII, fig. 5)¹. Puis, la division cellulaire ayant lieu à son tour dans chaque sporange, deux spores s'y forment, globuleuses-aplaties, dont les contours épousent encore pour une grande part les contours de la cellule-

1. J'ai vu, à cette phase de la sporulation, des figures indiscutables de karyokinèse à l'intérieur des noyaux en voie de division. Je n'ai pu encore faire de nouvelles études à ce sujet, mais je compte les entreprendre prochainement et rechercher si ces figures de karyokinèse sont visibles au moment de chacune des divisions successives.

mère (fig. 6). C'est la 2^e phase du processus (*2 spores dans chaque sporange*), la formation des deux sporanges étant considérée comme la 1^{re} phase.

La figure 7 reproduit un mode de développement anormal et tout à fait exceptionnel du contenu des sporanges en deux spores placées diagonalement, montrant bien la tendance oblique du développement que j'ai signalée ci-dessus et dont nous retrouvons plus loin une manifestation normale et très significative (fig. 12).

Ensuite les deux spores contenues dans chaque sporange se divisent à leur tour. La figure 8 est intéressante en ce qu'elle représente des moments différents de la division nucléaire au sein des spores en voie de division dans les sporanges. Le noyau de la spore inférieure du sporange du bas n'est pas encore entré en division ; dans la spore supérieure du sporange du haut il y a déjà deux nucléoles, ce qui marque le début de la division du noyau ; dans les deux autres spores les noyaux sont divisés.

Ainsi qu'on le voit, les divisions nucléaires n'ont pas lieu en même temps pour toutes les spores d'une même cellule, ni d'ailleurs les divisions du plasma cellulaire, comme le prouve la figure 3 *b*, où l'une seulement des quatre spores (la spore supérieure du sporange du haut) s'est divisée en deux spores plus petites, la spore supérieure du sporange du bas ayant seulement son noyau divisé en deux et les deux autres spores n'étant pas encore entrées en division.

Cette figure montre donc que la division commence par l'un des sporanges. Il semble que normalement il en soit toujours ainsi et que les spores entrent successivement en division.

La figure 9 est un autre exemple du même fait (ainsi d'ailleurs que quelques autres de la même planche VIII : fig. 10, 13 et 14). Ici, dans chaque sporange, une spore sur deux s'est divisée, ce qui porte à trois le nombre des spores. La figure 10 représente la même phase intermédiaire entre la 2^e phase (*2 spores dans chaque sporange*) et la 3^e phase (*4 spores dans chaque sporange*), seulement cette phase intermédiaire est plus avancée que dans la figure 9, les spores dont le plasma n'est pas encore divisé ayant déjà divisé leur noyau.

La figure 11 représente une phase irrégulière (toujours inter-

médiaire entre les 2^e et 3^e phases) : les spores supérieures, dans chaque sporange, sont avortées. On constate fréquemment des avortements dans quelques spores, ce qui change le nombre définitif des spores des sporanges.

Dans la figure 12, le processus de sporulation est arrivé à sa 3^e phase (*4 spores dans chaque sporange*). L'orientation oblique des spores est ici saisissante, la spore sphérique de gauche recouvrant pour une partie celle de droite dans le sporange du haut et inversement la spore sphérique de droite recouvrant pour une partie celle de gauche dans le sporange du bas : j'en ai indiqué plus haut l'origine lorsque j'ai donné l'explication de la figure 4 de la planche VIII. Il est certain que cette disposition oblique de la division est une conséquence de la symétrie oblique de la cellule, que j'ai décrite au commencement de ce travail.

La figure 13 marque une transition à la 4^e phase (*8 spores dans chaque sporange*). Ici encore, la division des spores n'est pas simultanée, mais commence par l'un des deux sporanges : les deux spores supérieures du sporange du haut sont seules divisées.

La figure 14 représente un autre moment transitoire entre la 3^e et la 4^e phases : dans le sporange du haut il y a seulement quatre spores, mais les noyaux sont déjà divisés dans deux d'entre elles ; dans le sporange du bas trois spores sont divisées sur quatre, la quatrième n'ayant encore divisé que son noyau, ce qui porte à sept le nombre de spores pour ce sporange.

Dans la figure 15, la cellule est parvenue à la 4^e phase de la sporulation (*8 spores dans chaque sporange*), dans la figure 16, à la 5^e phase (*16 spores dans chaque sporange*). Maintenant les spores, dont les figures 9, 12, 13, 14 et 15 ont montré la tendance à s'arrondir de plus en plus au cours des divisions successives, sont presque toutes sphériques, sauf celles dont les parois sont encore en contact avec les bases des cornes et des épines.

La figure 17 représente la 6^e phase (*32 spores dans chaque sporange*). A cette phase les spores ont pris une forme complètement sphérique. Ni les noyaux, ni la totalité des spores n'ont été reproduits dans cette figure, pour ne pas la compliquer. Les noyaux sont de taille normale et, par suite, remplissent presque

complètement la spore qui est pour ainsi dire réduite à ses éléments cinétiques.

Il est du plus haut intérêt de constater qu'à chacune des divisions successives des noyaux au cours des différentes phases du processus de sporulation, ils reprennent, une fois divisés, la taille des noyaux-mères, tandis que le nombre total primitif des chromatophores de la cellule-mère reste le même et que, par conséquent, les spores, en devenant de plus en plus petites, en contiennent de moins en moins¹. Parvenues à la phase dessinée figure 17, elles ne renferment plus, à part le noyau, qu'une enveloppe très mince de plasma périnucléaire avec quelques rares chromatophores. Cette réduction très remarquable du contenu des spores est poussée à un tel point qu'elles sont moins serrées en général dans cette phase que dans la précédente. Il y a en outre souvent des avortements partiels.

C'est, je crois, pendant la phase de division des 16 spores de chaque sporange en 32 qu'elles commencent à entrer en mouvement. Il m'a été impossible jusqu'ici, à ma grande déception, de préciser le moment exact où elles acquièrent la faculté de se mouvoir. Depuis le mois de janvier 1904, époque à laquelle j'ai découvert la motilité des spores du *Biddulphia mobiliensis*, bien que je sois revenu à Arcachon chaque année à la saison propice, c'est seulement cette année (janvier-février 1907) que j'ai pu ajouter à mes études sur ce sujet si important quelques documents nouveaux, malheureusement bien incomplets. Ils comblent quelques-unes des lacunes que je signalais dans ma Note parue en 1904 (*Nouvelles recherches sur un mode de sporulation*, etc. Bull. Soc. sc. d'Arcachon, travaux de 1903, p. 163), mais en laissent beaucoup d'autres, et même tendraient à me

1. Si les noyaux contenus dans les figures de la pl. VIII sont de dimensions assez variables, c'est que plusieurs figures ont été dessinées d'après des phases intermédiaires du processus de sporulation, c'est-à-dire à des moments où les noyaux tout nouvellement divisés n'avaient pas encore repris complètement la taille des noyaux-mères. Il faut ajouter que les cellules reproduites dans cette planche (ainsi d'ailleurs que toutes celles des autres planches, à l'exception des figures schématiques 1 à 5 de la pl. V) représentent des cellules différentes, chez lesquelles les dimensions normales du noyau peuvent être légèrement variables.

faire supposer que peut-être, entre les phases que je connais déjà, s'en interposent d'autres que je n'ai pas encore rencontrées.

Je vais exposer, pour les comparer entre eux, les faits qu'il m'a été donné de constater en janvier 1904 et ceux que j'ai recueillis depuis, cette année même.

J'ai pu me rendre compte, en 1904, que les spores, une fois devenues mobiles, se divisaient encore. Dans un sporange notamment, contenant de nombreuses spores mobiles, dont certaines plus grosses que les autres environ du double, je suivis les phénomènes de division chez plusieurs grosses spores qui, non pas simultanément, mais successivement, entrèrent en division tandis que j'observais : tout en tournoyant vivement sur elles-mêmes, de sphériques qu'elles étaient, elles prirent une forme ovale de plus en plus allongée. Puis il se fit dans la partie médiane un étranglement qui s'accrut progressivement (l'équivalent absolu de l'étranglement précurseur du retrait des masses plasmiques et de la séparation définitive des deux noyaux récemment divisés, dans le processus de simple division de la cellule), les chromatophores, très peu nombreux, étant groupés de part et d'autre de l'isthme d'étranglement (très probablement agglomérés autour des noyaux tout nouvellement divisés, que je ne pus apercevoir), et les grosses spores se divisèrent chacune en deux plus petites, un filament plasmique m'ayant paru subsister un certain temps entre elles. Pendant toute la durée de ces divisions successives, le mouvement des grosses spores fut *un vif mouvement de rotation autour de l'axe longitudinal ou axe de division*. Par malheur, la mort du contenu plasmique des spores les immobilisa bientôt et vint arrêter l'observation commencée.

Je pus encore, en cette même année 1904, continuer mes recherches plus avant et assister à la déhiscence des sporanges :

Sous l'action des poussées provoquées par les mouvements des spores encore incluses, parvenues à leur taille minima et douées alors de flagellums (2 ordinairement) renflés globuleusement à leur extrémité libre et s'agitant vivement en tous sens, les calottes sporangiales glissent peu à peu à l'intérieur des connectifs qui les entourent, ces petites poussées répétées sans

relâche (produites tantôt par les spores d'un des sporanges, tantôt par celles du sporange opposé, par conséquent alternatives et en sens contraires) déterminant un désemboîtement progressif des connectifs. Au bout d'un certain temps, les connectifs étant entièrement désemboîtés, les deux moitiés de la cellule-mère se disjoignent. A ce moment, chez chacune d'elles, le sommet de la calotte sporangiale commence à dépasser légèrement le plan dans lequel est située la ligne de contour du bord extrême libre du connectif.

J'ai observé qu'alors, les microspores continuant à s'agiter, elles sont libérées tantôt par la poussée des calottes sporangiales hors des connectifs, tantôt par une sorte de déchirement de ces calottes, si délicates, et rendues moins résistantes encore par les chocs répétés occasionnés par les mouvements des microspores.

J'ai rencontré de nouveau, aux mois de janvier-février derniers, des sporanges prêts à s'ouvrir et, ayant étudié mieux que je n'avais pu le faire en 1904 les microspores qu'ils contenaient, j'ai remarqué plusieurs particularités nouvelles et très intéressantes :

Tout d'abord le petit nombre relatif des microspores contenues dans chaque sporange m'a frappé. Je n'ai jamais, dans les très nombreux sporanges que j'ai observés, compté 64 spores, nombre qui paraîtrait, au premier abord, devoir résulter de la division des spores de la 6^e phase (*32 dans chaque sporange*). Souvent le nombre des spores parvenues à leur taille minima est supérieur à 32 dans un sporange, *mais souvent aussi il lui est inférieur*.

D'autre part ces microspores sont, à ce moment, *loin d'être toujours sphériques* : elles sont souvent irrégulières-subovales, même un peu acuminées à l'un des deux bouts. Je les ai vues également, à leur sortie des sporanges et même après, tantôt sphériques et tantôt subovales.

En troisième lieu, les mouvements des microspores, immédiatement avant, puis pendant et après leur libération, m'ont paru tout autres que ceux que j'avais pu suivre en 1904 chez de plus grosses spores, se divisant encore quoique déjà mobiles. Ces mouvements de vive rotation que j'ai indiqués plus haut

chez ces spores en voie de division n'étaient certainement pas dus à des flagellums qui n'auraient pu, je pense, provoquer des mouvements rotatoires et dont je ne suis d'ailleurs parvenu à découvrir la présence ni chez les plus grosses spores, ni chez les plus petites issues de leur division.

D'après ce qu'il m'a été donné de voir cette année, les mouvements des microspores, au moment de la déhiscence du sporange, ne sont pas rotatoires, *mais plus ou moins vivement oscillatoires et dus sans aucun doute aux flagellums*. J'ai aperçu très nettement, dans plusieurs sporanges parfaitement vivants, les fins et longs flagellums des microspores renflés en boule très petite et très réfringente à leur extrémité libre et, pareils à la lanière d'un fouet lorsqu'on lance un coup de fouet, se tordant en ondulations brusques et comme spasmodiques. Ce sont ces ondulations qui communiquent aux spores des oscillations saccadées.

Je donne, planche VIII, figure 18, le dessin d'une demi-cellule saisie par le fixage (à l'acide osmique) au moment précis où, la calotte sporangiale ayant été poussée hors de l'anneau connectif et s'étant plissée et déformée, la sortie des microspores va s'effectuer. Cette figure montre très distinctement chez plusieurs microspores les flagellums à extrémités globuleuses arrêtés en plein mouvement. D'assez nombreuses spores n'ont aucun flagellum. Le liquide fixateur en est peut-être la cause, car j'ai remarqué que, rétractant par son action ces filaments si extraordinairement ténus, il les brise fréquemment et doit même pouvoir en détériorer profondément quelques-uns et les détruire.

Peut-être aussi plusieurs microspores ne possédaient-elles pas de flagellums. Une telle question est excessivement difficile à résoudre, même sur le vif, étant donnés et les mouvements actifs de toutes les microspores et la délicatesse exceptionnelle de ces flagellums, qu'il est souvent impossible d'attribuer à une spore plutôt qu'à une autre, leur point d'insertion n'étant pas visible dans une telle agglomération de corpuscules mobiles et au milieu de cette agitation continue.

Quoiqu'il en soit, si l'on rapproche les faits que j'ai observés en 1904 de ceux constatés cette année, on peut se demander si,

après la 6^e phase (32 spores dans chaque sporange), des phénomènes spéciaux, autres que ceux des divisions précédentes, ne se manifestent pas. Les particularités très intéressantes que je viens de signaler, — le petit nombre définitif des microspores et la modification de leur forme et de leurs mouvements, — tendent à le faire supposer. C'est très probablement pendant cette phase non encore élucidée que se forment les flagellums à extrémités globuleuses. Sont-ils la conséquence d'une division dernière succédant à la 6^e phase? Cela est possible, mais je n'ai pu jusqu'ici m'en rendre compte. Je souhaite que de patientes études ultérieures viennent me donner la solution de cet important problème.

Quant à ce qui se passe après la sortie des microspores hors des sporanges, mes récentes recherches ont confirmé mes observations de 1904, sans malheureusement m'en apprendre davantage. J'ai vu de nouveau les microspores libérées (la figure 19 de la planche VIII en représente une très fortement grossie) aller et venir pendant un certain temps, agitées de mouvements oscillatoires saccadés de plus en plus lents, les ondulations des flagellums s'affaiblissant de plus en plus. Enfin les microspores paraissent s'immobiliser après quelques derniers spasmes, puis les flagellums et leurs renflements terminaux deviennent de moins en moins perceptibles, leur réfringence seule permettant encore d'en soupçonner la présence, et ils semblent peu à peu se résorber en elles.

Il est difficile de dire si c'est absolument ainsi que les phénomènes se passent au sein du plankton après la sortie des microspores. Celles-ci étant excessivement fragiles et mourant très vite sous le microscope dans l'eau de la récolte, il est permis de se demander si quelques-uns des derniers faits que je viens de décrire ne sont pas morbides. Je ne serai complètement fixé à cet égard que lorsque j'aurai découvert ce que deviennent les microspores après leur libération.

Bien que, depuis 1902, je sois revenu, chaque hiver, à Arcachon à l'époque où a lieu la sporulation du *Biddulphia mobiliensis* et que j'aie étudié sans relâche, à ce moment, des récoltes bien vivantes et plusieurs fois journalières, il m'a été impossible, pendant ces cinq années, de découvrir le moindre fait qui pût

me donner, sur le sort des microspores libérées, une indication quelconque, sauf peut-être cette année même, en 1907. Dans une pêche faite environ une semaine après la manifestation du processus de sporulation, j'ai rencontré une chaîne de deux cellules de *Biddulphia mobiliensis* de dimensions extraordinairement exiguës (je n'ai pu les mesurer, mais j'eus l'impression que leur diamètre était à peine un peu plus grand que celui des microspores parvenues à leur taille minima). Ces cellules étaient parfaitement vivantes, récemment divisées, à frustules complètement silicifiés et pareils à ceux de l'espèce, réunis par les sommets des appendices des valves-filles. Une particularité intéressante me frappa : l'intérieur de ces cellules contenait du plasma excessivement réfringent et n'épousant pas tous les contours internes, mais condensé en une masse sphérique, paraissant n'être presque qu'un noyau entouré d'une couche peu épaisse de plasma périnucléaire et de chromatophores très peu nombreux.

Il eût été très intéressant de suivre sous le microscope l'évolution de ces cellules et d'en prendre les dimensions. Par malheur je n'eus pas le temps de les examiner en détail, les ayant perdues de vue au milieu des nombreux détritiques que contenait cette récolte et n'ayant pu les retrouver par la suite à cause de leur extrême petitesse.

Il est probable que ces deux cellules provenaient de la germination d'une microspore. Je compte, l'année prochaine, si la sporulation est abondante, orienter mes recherches dans ce sens et m'efforcer de retrouver d'autres cellules analogues. J'espère alors pouvoir enfin compléter mes observations et combler les lacunes qui interrompent encore le cycle des phases dont se compose le processus de sporulation, si complexe.

J'ai pu m'assurer, par les études faites au cours de ces dernières années, que ce processus se manifeste à une époque assez fixe. Ainsi que je l'ai déjà dit dans mes précédents ouvrages, le *Biddulphia mobiliensis* qui, au commencement de l'automne, est rare dans les pêches pélagiques et recouvre en abondance les fonds du bassin d'Arcachon, quitte en octobre-

novembre le sol sous-marin pour s'élever dans les couches d'eau supérieures et entrer dans sa période de végétation active, qui dure environ six mois et se termine en avril-mai. De mai à octobre il ne disparaît jamais complètement des récoltes, dans lesquelles il est ordinairement rare ou très rare, ayant toutefois par moments quelques recrudescences soudaines et très brèves, dues, je pense, à de mauvais temps qui bouleversent les eaux et font remonter à la surface les organismes des fonds. C'est depuis l'extrême fin de décembre jusqu'à la fin de février, c'est-à-dire en pleine période d'intensité végétative, que peut apparaître, — toujours pour le bassin d'Arcachon, — la sporulation chez le *Biddulphia mobiliensis*. La température et l'état de la mer ont une très grande influence sur l'époque de son apparition qui peut être retardée jusqu'aux derniers jours de février par les vents violents et par les pluies. Lorsque le temps a été normal et sans grandes perturbations en décembre et au commencement de janvier, c'est au milieu de ce dernier mois ou vers la fin que se produit d'ordinaire le processus. L'année où je l'ai découvert et où il s'est manifesté si tôt (25 décembre 1902) et en si grande abondance, tout le mois de décembre avait été uniformément et exceptionnellement calme et beau. On peut ajouter que le froid paraît convenir à cette espèce de *Biddulphia* et que les abaissements de température qui se produisent aux mois de janvier-février semblent favoriser son activité végétative qui se trouve contrariée et comme arrêtée chaque fois que le temps devient plus doux. En résumé, le beau temps froid est celui que j'ai cru reconnaître comme lui étant particulièrement favorable.

Dans mes récoltes de fin décembre 1902 dont j'ai déjà plusieurs fois parlé au cours de ce travail, les processus de rajeunissement de la cellule et de sporulation se sont rencontrés côte à côte, tous deux en abondance. Cette coïncidence remarquable m'avait fait penser à cette époque à une corrélation possible entre les deux processus. Mais les observations que j'ai faites depuis n'ont pas confirmé cette hypothèse et je crois maintenant qu'il n'y a là qu'une simple coïncidence : j'ai constaté en effet que le processus de rajeunissement de la cellule se manifestait chez le *Biddulphia mobiliensis* à plusieurs reprises

au cours de sa végétation active et, dans beaucoup de cas, indépendamment de la sporulation proprement dite.

Les recherches que j'ai entreprises depuis 1901 à Arcachon sur la biologie des Diatomées m'ont amené à découvrir également, chez des espèces autres que le *Biddulphia mobiliensis*, les phénomènes des processus de rajeunissement de la cellule et de sporulation. J'ai suivi le premier de ces processus chez le *Lauderia Schröderi* Bergon, chez un *Actinoptychus* qui doit être l'*Actinoptychus undulatus* Ehr.¹, chez deux *Coscinodiscus* et chez une Diatomée non pélagique, l'*Actinocyclus Roperii* (Bréb.) Grun., que l'on rencontre, sur les bords du Bassin d'Arcachon, tapissant le sable des plages découvert à marée basse aussi bien que celui des fonds immergés sous une faible quantité d'eau.

Quant aux spores, j'en ai reconnu l'existence certaine chez le *Chaetoceros Weissflogii* Schütt où j'ai constaté leur motilité, chez un *Dactyliosolen* que l'on peut rapporter, je crois, au *Dactyliosolen hyalinus* Cleve, chez le *Rhizosolenia styliformis* Brightw., dont je trouvai en 1905, en examinant à nouveau mes récoltes fixées du 26 décembre 1902, une cellule parvenue à la 3^e phase de la sporulation et contenant 8 spores également distantes les unes des autres et régulièrement formées chacune avec son noyau et son enveloppe², et enfin chez le *Bacteriastrum varians* Lauder, où elles présentent une disposition toute spéciale :

Dans une chaîne de cette dernière espèce, où j'observai la présence de spores dans l'intérieur de toutes les cellules composant cette chaîne, je constatai que la plupart des cellules contenaient 16 spores sphériques, soit 8 par demi-cellule. Dans

1. J'ai observé chez cet *Actinoptychus* les différentes phases de formation des deux valves du mégafrustule à l'intérieur du perizonium de l'auxospore et acquis la conviction que ces valves concordaient exactement avec la figure que donne ROPER de son *Actinoptychus triradiatus* (Q. J. M. S., 1858, vol. VI, pl. 3, fig. 5), lequel ne serait alors qu'une valve du mégafrustule primordial de l'*Actinoptychus undulatus*. Je reviendrai dans un prochain travail sur ce très intéressant processus, dont je publierai la description et les figures.

2. Consulter à ce sujet H. PERAGALLO, *Sur la question des spores des Diatomées*, Bull. Soc. sc. d'Arcachon, 8^e année, trav. de 1904-1905, p. 135 et *Diatomées marines de France*, où la cellule dont il s'agit est représentée pl. CXXIV, A, fig. 1.

chaque demi-cellule, les 8 spores étaient réunies par groupes de deux tangentes, l'une à l'autre et disposées contre la face interne connective longitudinalement, c'est-à-dire parallèlement à l'axe longitudinal ou pervalvaire. Ces quatre groupes étaient répartis contre la paroi circulaire des connectifs de manière à être séparés les uns des autres exactement par un quart de cercle, chaque groupe étant par conséquent diamétralement opposé à un groupe adverse analogue.

J'ai trouvé de plus, chez un assez grand nombre d'espèces, des statospores ou endocytes, souvent parfaitement endochrômés (notamment chez le *Ditylium Brightwellii* West et le *Lauderia Schröderi* Bergon). Malgré de patientes recherches, je n'ai pu rencontrer ces statospores chez le *Biddulphia mobiliensis*. J'ai aperçu, dans des récoltes fixées à l'acide osmique, des frustules de *Biddulphia granulata* Roper contenant une cellule interne d'assez grande dimension qui possédait les contours ordinaires de l'espèce. Mais je dois attendre, pour affirmer que c'étaient là vraiment des endocytes, que j'aie vérifié l'existence du même fait chez des cellules vivantes.

En effet, la fixation, soit à l'acide osmique, soit avec d'autres agents fixateurs, contracte parfois excessivement le plasma intérieur de la cellule tout en lui conservant le relief de ses contours, réduits d'une manière égale dans toutes leurs parties, et peut alors, par son action durcissante, lui donner l'apparence d'une cellule interne, normalement modelée. Je ne saurais trop mettre en garde contre ces phénomènes de rétraction de plasma cellulaire dus à l'emploi des fixateurs et qui sont susceptibles de suggérer à l'observateur des interprétations erronées. Il est, dans ce cas, absolument indispensable de contrôler et de confirmer son jugement par des études sur le vif. J'ai constaté également, dans un frustule de *Navicula*, la présence d'une plus petite cellule incluse ; mais, la récolte où elle se trouvait étant fixée, des doutes subsistent encore que j'essaierai d'élucider par la suite sur des cellules vivantes.

Avant de terminer ce travail, je donnerai le résultat de nombreuses mesures prises par moi chez des cellules de *Biddulphia*.

mobiliensis soit en état de repos, soit en voie de formation d'auxospores, soit en sporulation. J'ai groupé ici ces différentes mensurations pour qu'on puisse les comparer entre elles.

A un point de vue général, les dimensions des cellules de cette espèce sont très variables : le diamètre xx' (axe apical de MÜLLER ou axe sagittal de (SCHÜTT voir planche V, fig. 1 et 3) peut avoir de 25 μ à 237 μ (et probablement encore davantage). Plus spécialement celles qui forment des auxospores sont au contraire presque sans exception, ainsi que je l'ai déjà dit, de grandeurs sensiblement égales et appartiennent à des sujets de dimensions un peu au-dessous de la taille moyenne, mais, à ma connaissance, ne sont jamais des microfrustules. Il suffira pour s'en convaincre de parcourir le tableau suivant, dans lequel j'ai placé en regard de la mesure de chaque demi-cellule mère (mesure du diamètre xx'), celle de l'auxospore attenante (dimension de sa plus grande longueur dans le sens latéral, c'est-à-dire dans la position où elle se présente dans les figures 4 à 8 de ma planche VI et qui est sa position normale) :

Demi-cellule mère.

—
 55 $\mu,5$
 59 $\mu,5$
 70 μ
 70 μ
 71 μ
 72 $\mu,5$
 75 μ
 76 μ
 77 $\mu,5$
 79 μ
 81 μ
 82 $\mu,5$
 82 $\mu,5$
 83 μ
 86 μ
 89 μ
 92 $\mu,5$
 95 $\mu,5$
 158 μ

Auxospore attenante.

—
 211 μ
 201 μ
 187 $\mu,5$
 210 μ
 182 $\mu,5$
 198 μ
 200 μ
 191 $\mu,5$
 205 μ
 207 $\mu,5$
 212 $\mu,5$
 191 $\mu,5$
 212 $\mu,5$
 210 μ
 201 μ
 191 $\mu,5$
 201 μ
 234 $\mu,5$
 plus de 237 μ

On voit donc qu'à part deux demi-cellules assez petites, les deux premières, et une grande, la dernière, les dimensions ordinaires des demi-cellules varient entre 70 et 95 μ , la taille

moyenne des cellules de *Biddulphia mobiliensis* étant environ de 131 μ (diamètre xx'). On se rend compte, d'autre part, que la relation de grandeur entre les demi-cellules mères et les auxospores attenantes varie beaucoup suivant les sujets examinés : la plus grande longueur de l'auxospore dans le sens latéral peut être du double au quadruple de celle de l'axe sagittal ou apical du demi-frustule vide qui y adhère.

Quant aux dimensions des auxospores, si on les compare entre elles, leurs variations paraissent être comprises, à part quelques rares exceptions, entre 182 μ et 242 μ . La dernière auxospore indiquée sur le tableau comme attendant à une demi-cellule ayant 158 μ de diamètre était particulièrement volumineuse, à tel point que, sous la pression exercée par le verre mince sur la lame porte-objet, elle s'était affaissée et plissée fortement en son milieu, de manière que sa longueur véritable devait être sensiblement supérieure à celle mesurée par moi (237 μ). Il est intéressant d'ailleurs de constater que cette auxospore exceptionnellement grande se trouve être, par contre, d'une taille n'atteignant même pas le double de celle de la demi-cellule-mère qui est, elle aussi, d'une dimension exceptionnelle pour une demi-cellule formant une auxospore.

Les cellules sporulantes ont en moyenne un diamètre (diam. xx') un peu moins grand que les demi-cellules en voie de formation d'auxospores, mais la différence n'est pas très importante. Ce diamètre peut varier, d'après mes mesures, de 40 μ à 81 μ ; les longueurs ordinaires sont de 58 μ à 75 μ .

Il ne m'a été possible de mesurer qu'un très petit nombre de microspores : j'ai trouvé pour leur diamètre une longueur d'environ 5 à 7 μ . De nouvelles et nombreuses mensurations sont nécessaires pour fixer plus exactement les limites des variations de leurs dimensions.

Je dois ajouter, en terminant, que, dans les quatre planches du présent travail, les noyaux ont été colorés en une teinte rosée pour les mieux faire ressortir au milieu des détails, souvent très compliqués, qui devaient être figurés dans les cellules. De plus, si les chromatophores n'ont pas été reproduits dans certaines

figures de la planche VIII, c'est également afin de ne pas gêner la nette représentation des noyaux et des phénomènes qui s'y manifestent au cours des différentes phases du processus de sporulation.

Explication des planches V, VI, VII, VIII.

PLANCHE V.

Biologie du *Biddulphia mobiliensis* Bailey.

NOTIONS PRÉLIMINAIRES.

Fig. 1, 3 et 4. Orientation et symétrie de la cellule. — Fig. 1, vue valvaire de la cellule : a et a' , appendices; e et e' , épines; ox , grand axe des valves ou axe apical (Müller); oy , petit axe des valves ou axe transapical (Müller). — Fig. 3, vue latérale de la cellule : V et V_1 , valves; a et a' , a_1 et a'_1 , appendices; e et e' , e_1 et e'_1 , épines; C , anneau connectif emboîtant; C_1 anneau connectif emboîté; E , zone d'emboîtement. O , centre de figure de la cellule, correspondant à la position du noyau au repos; Oz , axe longitudinal principal ou pervalvaire (Müller); Ox , axe sagittal (Schütt); zOx , plan sagittal ou apical; vv' et $v_1v'_1$, plans valvaires. — Fig. 4, vue apicale de la cellule : V et V_1 , valves; a et a_1 , e et e_1 , appendices et épines situés du côté de l'observateur; C , anneau connectif emboîtant; C_1 , anneau connectif emboîté; E , zone d'emboîtement; O , centre de figure de la cellule, correspondant à la place du noyau au repos; Oy , axe transversal (Schütt); zOy , plan transversal ou transapical; vv' et $v_1v'_1$, plans valvaires.

Fig. 2 et 5. Disposition de l'endochrôme. — Cellule montrant les chromatophores appliqués sur les parois valvaires (fig. 2, vue valvaire) et sur les parois connectives (fig. 5, vue latérale).

PROCESSUS DE DIVISION DE LA CELLULE.

Fig. 6. — Vue latérale d'une cellule montrant l'aspect symétrique que présentent dans cette position les échancrures ou vides provenant de la division et du retrait du plasma cellulaire. Les masses plasmiques en voie de retrait sont encore reliées entre elles par un filament de plasma périnucléaire qui réunit les deux noyaux tout nouvellement divisés. Elles ont gardé contre les parois connectives deux points de contact où se secréteront par la suite les appendices des valves nouvelles.

Fig. 7. — Vue apicale de la même phase montrant l'aspect dissymétrique que présentent dans cette position les échancrures ou vides provenant de la division et du retrait du plasma cellulaire.

Fig. 8. — Sécrétion des épines et des parties de la valve adjacentes à leur base.

Fig. 9. — Les surfaces valvaires se sont rapprochées l'une de l'autre en précisant leurs contours, les épines entièrement achevées se sont entrecroisées.

Fig. 10. — Les valves sont complètement secrétées.

Grossissement : 400 diam.

PLANCHE VI.

Biologie du *Biddulphia mobiliensis* Bailey.

PROCESSUS DE RAJEUNISSEMENT DE LA CELLULE.

- Fig. 1 et 2. — Sortie de l'auxospore hors de la demi-cellule mère.
 Fig. 3 et 4. — L'auxospore se gonfle latéralement jusqu'à ce qu'elle atteigne la longueur apicale que doit avoir le mégafrustule futur.
 Fig. 5. — Cette limite atteinte, le noyau descend en entraînant l'utricule primordial dont le retrait a formé dans l'auxospore une grande échancrure en forme de croissant allongé.
 Fig. 6. — Commencement de la sécrétion de la première valve et de ses épines.
 Fig. 7. — Achèvement de la première valve, caractérisée par l'orientation des appendices, qui sont toujours redressés verticalement au lieu d'être obliques.
 Fig. 8. — Après cette phase, le noyau a continué à descendre vers la base de l'auxospore, l'utricule primordial a abandonné, de ce côté également, le perizonium en laissant un très grand vide dans l'auxospore. Au moment représenté fig. 8, la sécrétion de la seconde valve du mégafrustule primordial va commencer.
 Grossissement : 400 diam.

PLANCHE VII.

Biologie du *Biddulphia mobiliensis* Bailey.

PROCESSUS DE RAJEUNISSEMENT DE LA CELLULE (Suite).

- Fig. 1. — Achèvement de la seconde valve du mégafrustule primordial, caractérisée par ses épines courtes et rudimentaires.
 Fig. 2. — Première division de l'auxospore et du mégafrustule primordial.
 Grossissement : 400 diam.

PLANCHE VIII.

Biologie du *Biddulphia mobiliensis* Bailey.

PROCESSUS DE SPORULATION.

- Fig. 1. — 1^{re} phase : formation de deux sporanges.
 Fig. 2, 3a et 4. — Les noyaux ont abandonné les sommets des calottes sporangiales et gagné la partie médiane de l'une des deux faces latérales des sporanges. La fig. 4 (vue oblique) montre bien la disposition diagonale que prennent les noyaux pour se diviser.
 Fig. 5. — Division des noyaux des sporanges, précédant la 2^e phase.
 Fig. 6. — 2^e phase : 2 spores dans chaque sporange.
 Fig. 7. — Développement irrégulier du contenu de chaque sporange en 2 spores placées diagonalement.
 Fig. 8. — Commencement de division des noyaux dans les spores de la 2^e phase.

Fig. 3b, 9 et 10. — Division nucléaire et division cellulaire des spores de la 2^e phase.

Fig. 11. — Division irrégulière des spores de la 2^e phase : avortement des spores supérieures.

Fig. 12. — 3^e phase : 4 spores dans chaque sporange.

Fig. 13 et 14. — Division nucléaire et division cellulaire des spores de la 3^e phase.

Fig. 15. — 4^e phase : 8 spores dans chaque sporange.

Fig. 16. — 5^e phase : 16 spores dans chaque sporange.

Fig. 17. — 6^e phase : 32 spores dans chaque sporange.

Fig. 18. — Demi-cellule avec sporange en voie de déhiscence et contenant des microspores mobiles avec flagellums.

Fig. 19. — Microspore mobile avec flagellums à sa sortie d'un sporange (vue à un très fort grossissement).

Toutes les figures de cette planche : $\times 400$, sauf fig. 19 : $\times 1000$.

Note sur les plantes intéressantes indigènes ou adventices des environs de Mantes (Seine-et-Oise);

PAR M. G. RÉAUBOURG.

Les environs de Mantes-sur-Seine sont depuis longtemps connus des botanistes herborisants. La richesse de leur végétation est en effet remarquable et les plantes rares y abondent. Cette variété des espèces s'explique par la diversité des terrains où elles croissent. Les collines qui entourent la ville sont formées de craie, traversée par des bandes horizontales de rognons ou de tables de silex pyromaque. Vers l'altitude de 100 m., cette craie est recouverte d'argile plastique (Saint-Martin-Chantemesle), puis, sur les hautes collines, vers 200 m. apparaissent des dépôts de meulière (Lesseville). La plaine est constituée par des dépôts alluvionnaires préhistoriques (Limay-Gassicourt-Sandrancourt); les îles de la Seine sont des bancs d'alluvions récentes, argilo-siliceuses. Quelques marais (Le Coudray, Les Chaudettes) fournissent des lieux d'herborisation fructueux. La localité du Coudray est classique et sert souvent de but à des herborisations publiques. Malheureusement des travaux entrepris pour capter l'eau, travaux d'ailleurs abandonnés, ont fait disparaître quelques plantes.

Ayant herborisé plusieurs années dans les environs de Mantes, nous avons voulu indiquer les plantes intéressantes que nous y



Bergon, Paul. 1907. "Biologie des Diatomées. Les processus de division, de rajeunissement de la cellule et de sporulation chez le *Biddulphia mobiliensis* Bailey." *Bulletin de la Société botanique de France* 54, 327–358.

<https://doi.org/10.1080/00378941.1907.10831275>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/8676>

DOI: <https://doi.org/10.1080/00378941.1907.10831275>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/160648>

Holding Institution

Missouri Botanical Garden, Peter H. Raven Library

Sponsored by

Missouri Botanical Garden

Copyright & Reuse

Copyright Status: Public domain. The BHL considers that this work is no longer under copyright protection.

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.