

Bernard TEYSSÈDRE

**Les algues vertes
(phylum Viridiplantae),
sont-elles vieilles de
deux milliards d'années ?**



ISBN 2-916733-00-0

"Dépôt légal à parution"

Manuscrit en ligne depuis
le 26 Septembre 2006

Carnets de Géologie
(2006 : Livre 1 - Book 1)

B. TEYSSÈDRE
10 rue Véronèse
75013 Paris (France)

ISBN 2-916733-00-0

Dépôt légal à parution

Manuscrit en ligne depuis le 26 Septembre 2006

Carnets de Géologie (2006 : Livre 1 - Book 1)

Préface

Bernard TEYSSÈDRE est professeur émérite, ancien directeur d'une unité CNRS/Université de Paris en Sciences Humaines et Sociales. Il a dirigé une École doctorale en Arts et Sciences de l'Art et l'Institut d'Esthétique des Arts contemporains. Docteur en Histoire et en Philosophie, son dessein profond est la quête des sources, celle de notre imaginaire avec ses ouvrages sur la Naissance du Diable et de l'Enfer, de Babylone aux grottes de la Mer Morte ou sur les Anges, les Astres et les Cieux, comme celle des débuts de toute forme de vie. Avec une surprenante fiction politico-romanesque autour du sulfureux tableau de COURBET *L'Origine du Monde*, pensait-il déjà à l'enquête qu'il allait mener sur les temps où la vie se cachait, "La vie invisible" où il passe de l'archéologie de nos croyances à la quête scientifique de nos origines ? Passionné depuis toujours par les Sciences de l'Évolution, il possède sur les fossiles et leur descendants des connaissances quasi-encyclopédiques que bien des spécialistes peuvent lui envier. L'étude des trois premiers milliards d'années de l'histoire de la vie est récente et en pleine évolution. 90% des fossiles précambriens ont été découverts depuis moins de 20 ans. Bernard TEYSSÈDRE a intégré dans "La vie invisible" les données de la paléontologie, de la biochimie et de la phylogénie moléculaire. C'est la première synthèse de ce qu'on appelle actuellement la Géologie intégrative. On se prend à apprécier la lecture avec un style dont on a perdu l'habitude, d'un ouvrage que seuls les anglo-saxons semblaient capables de proposer.

L'ouvrage présenté ici a pour base un différend qui oppose l'auteur à Andrew KNOLL, qui situe l'apparition des algues vertes vers 750 Ma. Bernard TEYSSÈDRE analyse ce problème par les méthodes qu'il préconisait dans "La vie invisible" combinant à la paléontologie descriptive traditionnelle, les analyses ultrastructurales et biochimiques et confrontant ces résultats avec ceux de la phylogénie moléculaire. Manié avec discernement et compétence, cet outil ne permet certes pas d'établir une taxinomie exacte, mais d'écarter les taxinomies erronées basées sur des convergences et de déterminer la succession des points nodaux dans l'évolution d'une lignée. Ce qui l'amène à conclure que les Pyramimonadales seraient apparues avant 1500 Ma, et que le moment de divergence entre les algues vertes et les algues rouges serait proche de 2000 Ma). La date de 750 Ma, objet du litige, est bien loin...

L'auteur nous promet une Paléontologie du Précambrien à la lumière de la phylogénie moléculaire. Cet ouvrage très ciblé nous fait espérer une prochaine synthèse des nouvelles données sur l'évolution de la vie depuis les origines.

Mme Françoise DEBRENNE

Directeur de Recherche émérite

Position du problème et enjeu du débat

Le problème de l'ancienneté des algues vertes (Viridiplantae) a fait l'objet de profonds désaccords qui ne sont pas résolus aujourd'hui. Dans un tableau de son livre *Life on a young planet* (2003, p. 152, fig. 9.5) Andrew H. KNOLL attribue à leurs plus anciens fossiles connus la date approximative de 750 millions d'années. Sur le même tableau on voit que les algues vertes et les algues rouges ont divergé un peu avant 1200 Ma. Au contraire dans mon livre *La vie invisible* (TEYSSÈDRE, 2002) j'ai soutenu l'idée que les plus anciens fossiles connus d'algues vertes remontent au moins à 1200 Ma, probablement bien davantage, et que la divergence entre les Viridiplantae et les Rhodophyta doit remonter à ca. 2000 Ma. Le problème est important et la contradiction est manifeste.

J'ai la plus grande admiration pour KNOLL que je considère comme l'un des plus éminents paléontologues du Précambrien. Je ne conteste pas les faits qu'il a rapportés (à une importante exception près : je soutiens que les fossiles de certaines algues vertes, les Pyramimonadales, sont attestés longtemps avant 750 Ma). Plusieurs des données auxquelles je me réfère sont empruntées à des articles que KNOLL a signés ou cosignés. Le différend porte essentiellement sur deux points dont l'un est d'ordre théorique et l'autre méthodologique.

1) Je suis en désaccord avec la théorie d'ensemble qui sous-tend la "chronologie courte" du tableau cité (*Life on a young planet*, p. 152, fig. 9.5). Ce tableau me paraît être une tentative pour concilier certains dendrogrammes récents des Eucaryotes (*ibid.*, p. 127, fig. 8.2) avec la théorie du "big bang" évolutif que KNOLL avait exposée dans un article célèbre publié dans la revue *Science* le 1er mai 1992. La radiation du "groupe-couronne des Eucaryotes" aurait été explosive. Elle aurait été provoquée par une rapide augmentation du taux d'oxygène atmosphérique entre 1200 et 1000 Ma. Depuis 1992 KNOLL a apporté à cette doctrine beaucoup de nuances et de dérogations, mais il n'a jamais déclaré formellement (à ma

connaissance) qu'elle était fautive. Dans mon livre *La vie invisible* (TEYSSEDE, 2002) j'ai soutenu à ce propos trois idées dont les deux premières sont en accord avec celles de KNOLL et la troisième leur est radicalement contraire :

a) l'expansion des Eucaryotes, comme Preston CLOUD l'avait déjà dit dans les années 1960, a été étroitement corrélée avec l'augmentation du taux d'oxygène atmosphérique ;

b) les effets de cette augmentation ne se sont pas manifestés par une progression continue mais par des paliers qui correspondent à des phases successives délimitées par des seuils ;

c) la phase qui a favorisé l'expansion des Eucaryotes n'est pas celle de la période 1200-1000 Ma, comme KNOLL l'a affirmé (1992), mais celle qui a laissé de multiples témoignages géologiques beaucoup plus tôt, à l'époque des glaciations huroniennes, autour de 2400 Ma.

2) Le second désaccord est d'ordre méthodologique. Il me paraît indispensable aujourd'hui de confronter les données de la paléontologie avec les analyses d'une discipline qui s'est développée récemment d'une façon exponentielle, la phylogénie moléculaire. KNOLL, dans ses textes les plus récents, admet cette idée de façon générale mais il me semble qu'il n'a pas tiré toutes les conséquences de la nécessité pour le paléontologue de maîtriser cette discipline à la fois comme méthode de contrôle et comme principe heuristique. D'un côté, si la phylogénie moléculaire ne permet pas toujours de fonder une taxinomie exacte, elle permet du moins d'écarter les taxinomies grossièrement fautives qui découlent des homoplasies ou des convergences morphologiques. Si un paléontologue se dispense de cette confrontation, il s'expose à une interprétation tout à fait erronée de la position phylogénétique des fossiles et cela fautive sa vue d'ensemble sur le problème qu'il étudie. D'autre part la phylogénie moléculaire permet de déterminer une succession de points nodaux dans l'évolution d'une lignée, et l'ordre de cette succession fournit un critère important pour évaluer les probabilités pour que tel fossile découvert à tel niveau géologique appartienne ou non à tel clade

taxinomique. Les Annexes (A.) ci-jointes donnent deux exemples flagrants de l'utilité de la phylogénie moléculaire comme moyen de contrôle pour éviter des assertions fausses (voir Annexe n° 15) et comme outil heuristique (voir Annexe n° 16).

La paléontologie des Prasinophycées a reçu depuis une trentaine d'années une impulsion nouvelle, lorsque la description morphologique des fossiles a été complétée par l'observation des ultrastructures au microscope TEM et par l'analyse biochimique de la paroi cellulaire. D'éminents paléontologues ce sont distingués dans ces domaines. Qu'il suffise de citer, parmi les pionniers, les noms de SCHOPF, HOFMANN, BENGSTON, VIDAL, KNOLL, COLBATH, JUX, LE HERISSE, GUY-OHLSON, BUTTERFIELD. Récemment plusieurs chercheurs ont explicitement posé en principe la nécessité de combiner les analyses ultrastructurales et biochimiques ; voir par exemple AROURI *et alii* (1999, 2000), TALYZINA & MOCZYDLOWSKA (2000), VERSTEEGH & BLOKKER (2004), JAVAUX *et alii* (2001, 2004), MARSHALL *et alii* (2005). Il me semble que l'heure est venue d'entrer dans une phase nouvelle, qui serait la troisième, celle où une paléontologie explicative, et non plus principalement descriptive, confronterait ses résultats avec ceux de la phylogénie moléculaire.

Je travaille actuellement à un ensemble de recherches qui pourraient prendre pour titre général "la paléontologie du Précambrien à la lumière de la phylogénie moléculaire". Le but du présent ouvrage est de mettre en évidence l'ancienneté des Viridiplantae en focalisant l'attention sur des fossiles qui appartiennent peut-être à l'une des divisions de ce phylum, les Chlorophytes, et tout particulièrement au clade des Pyramimonadales. Je vais soutenir deux propositions :

- Les plus anciens fossiles connus d'algues vertes ne remontent pas à 750 Ma environ, comme l'indique le tableau de KNOLL (2003, p. 152, fig. 9.5), mais au moins à 1200 Ma et probablement beaucoup plus haut.
- Le point de divergence entre les algues vertes et les algues rouges n'a pas été un peu antérieur à 1200 Ma mais proche de

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

2000 Ma.

J'ai réparti mes arguments entre neuf rubriques afin que KNOLL puisse, s'il le veut bien, leur opposer de façon claire ses contre-arguments. J'ai reporté à la suite de la discussion proprement dite une série de Annexes (A.).

Discussion

1. La phylogénie et la taxinomie des Chlorophytes, en particulier celles des "Prasinophycées", ont été complètement bouleversées par les analyses moléculaires des dix dernières années (voir Annexe n° 1).

Le phylum des Viridiplantae comprend deux sections, les Chlorophytes que l'on répartit communément entre les "classes" des Prasinophycées, Chlorophycées, Trébouxiophycées et Ulvophycées et les Streptophytes qui groupent la série paraphylétique des Charophycées et les plantes terrestres ou Embryophytes (voir Annexes n° 1, n° 2 & n° 12). Le phylum des Viridiplantae rejoint d'abord celui des Rhodophyta, puis celui des Glaucophyta, et cet ensemble compose le superphylum des Plantae (CAVALIER-SMITH, 1981).

Lorsque KNOLL prétend que les plus anciens fossiles connus d'algues vertes remontent à 750 Ma environ, on peut présumer qu'il pense à des algues vertes multicellulaires appartenant aux deux clades de Chlorophytes qui sont aujourd'hui les plus abondants et les plus diversifiés, les Chlorophycées et les Ulvophycées. Pour une raison que j'ignore il n'a pas tenu compte des "Prasinophycées" dont personne pourtant ne conteste qu'il s'agit d'algues vertes unicellulaires. Les Chlorophycées et les Ulvophycées se situent au sommet de l'arbre phylogénétique des Chlorophytes, ce sont des "Néochlorophytes" (voir Annexe n° 2), ce qui veut dire que leur apparition a été précédée par une très longue histoire. Plusieurs sites datés entre ca. 640 Ma (début de la glaciation de Varanger) et ca. 770 Ma ont livré des fossiles attribués à des Dasycladales (Biskopås en Norvège : VIDAL, 1990), à des Ulotrichales (Skillogale en Australie : SCHOPF, 1977) ou, de façon mieux caractérisée, à des Siphonocladales et des Sphaeropléales (Svanbergfjellet au Spitzberg : BUTTERFIELD *et alii*, 1994). Des spécimens plus anciens, datés autour de 850 Ma, proviennent de Wynnatt, dans le Canada arctique (BUTTERFIELD & RAINBIRD, 1998) ; bien qu'ils n'aient pas été décrits en détail ils font

penser, à première vue, à des Dasycladales et des Ulotrichales. Beaucoup de ces fossiles sont multicellulaires. Si les exemples conservés sont peu nombreux, ce n'est pas surprenant : de telles algues, sauf si elles sont calcifiées ou silicifiées, ne peuvent être fossilisées que dans des conditions exceptionnellement favorables parce que leur paroi est le plus souvent à base de pectine et de cellulose qui se décomposent très vite.

La plupart des spécimens très anciens qu'on a référés à des algues vertes multicellulaires sont probablement de fausses attributions (voir Annexe n° 2). Ne tenons pas compte des cas douteux. Efforçons-nous seulement de donner des faits établis une formulation rigoureuse. Nous ne dirons pas : "Les plus anciens fossiles d'algues vertes remontent à 750 Ma". Nous dirons plutôt : "Entre 650 et 850 Ma les algues vertes ont été représentées par plusieurs types de fossiles dont certains appartiennent à des clades évolués d'Ulvophycées et de Chlorophycées. Leur présence démontre que la radiation des algues vertes multicellulaires a été très antérieure à 750 Ma et que celle des algues vertes unicellulaires remonte beaucoup plus haut encore" (voir Annexe n° 3 et Tableaux I-II & IV-V).

2. Les Chlorophytes qui prédominent aujourd'hui (Chlorophycées, Ulvophycées et Trébouxiophycées) ont été précédés par le vaste ensemble d'algues vertes unicellulaires qu'on appelle les "Prasinophycées". L'analyse moléculaire du SSU rRNA (NAKAYAMA *et alii*, 1998 ; FAWLEY *et alii*, 2000 ; GUILLOU *et alii*, 2004 ; ŠLAPETA *et alii*, 2006) a montré que cet assemblage est paraphylétique (voir Annexe n° 1). Il est composé de six clades (ou sept si on sépare *Nephroselmis* de *Pseudoscourfieldia*), tous unicellulaires, qui se sont tour à tour détachés du tronc des Chlorophytes après la divergence des Streptophytes. Le second de ces clades (par ordre d'ancienneté) est celui des Pyramimonadales. Plusieurs de leurs représentants actuels se signalent par une particularité qui a été éminemment propice à la conservation de leurs parents fossiles : leur cycle de vie ne se limite pas au stade motile où l'algue nage activement au moyen de ses flagelles, il comporte aussi un stade d'un type particulier qui n'a

d'équivalent exact dans aucun autre clade et qu'on appelle "phycome" (voir Annexe n° 4). Bien qu'il ne soit pas motile, un phycome diffère d'un kyste ou d'une spore en ce qu'il n'est pas inerte ni "dormant". Au contraire la cellule reste métaboliquement active et augmente considérablement de volume à l'intérieur d'une coque poreuse qui l'alimente par osmose aux dépens du milieu extérieur. Cette coque, quoique flexible, est extrêmement résistante car elle est à base d'un biopolymère qu'on a autrefois interprété comme une sporopollinine mais qui, dans certains cas, s'apparente plutôt aux algaenanes (voir Annexe n° 14). Les phycomes des Pyramimonadales, dont personne ne conteste qu'il s'agit d'algues vertes unicellulaires, ont laissé des fossiles longtemps avant la date de 750 Ma que KNOLL assigne aux plus anciens fossiles d'algues vertes. Depuis combien de temps ? C'est ce que nous allons chercher à préciser.

3. WALL (1962) a remarqué que la définition du genre fossile *Tasmanites* par EISENACK (1958) s'applique trait pour trait à la Pyramimonadale actuelle qu'OSTENFELD (1899) avait décrite sous le nom de *Pachysphaera*. Parmi les nombreuses espèces du genre *Tasmanites*, deux au moins remontent au "Précambrien" (références dans MENDELSON & SCHOPF, 1992). L'une de celles-ci, *T. vindhyanensis*, provient des Suket Shale de Rampura, en Inde, dont la date reste controversée. La seconde, *T. rifejicus*, a d'abord été recueillie dans des sites échelonnés entre 800 et 950 Ma, tels que Vadsø (Norvège), Veteranen (Spitzberg), Podinzer (Russie), Red Pine Shale des monts Uinta et Formation Galeros du Groupe de Chuar (USA). SAMUELSSON *et alii* (1999) l'ont retrouvée au Groenland dans le bassin de Thulé, ca. 1200 Ma. Par leur diamètre (63 à 77 μm) les *Tasmanites* de Thulé sont intermédiaires entre les deux espèces que COLBATH (1983) avait distinguées dans le Silurien du Missouri. L'unique différence est que les pores sont en général un peu plus petits (0.5 μm de diamètre au lieu de 1.0 μm).

Peut-on remonter plus haut ? Peut-être. Des pores qu'on a décrits comme "grossiers", mais comme étant de véritables pores et non comme l'effet de dégradations (MENDELSON & SCHOPF, 1992), ont été

observés sur certains spécimens d'un acritarche nommé *Trematosphaeridium holtedahlii* à Zigazino-Komarovsk, ca. 1350 Ma, et à Bakal, ca. 1500 Ma (YANKAUSKAS, 1982). Ces pores grossiers seraient-ils les avant-coureurs des pores plus fins et plus réguliers de *Tasmanites* ? Nous ne l'affirmerons pas. Nous dirons seulement que les fossiles de l'algue verte *Tasmanites* remontent certainement à 1200 Ma (non pas à 750 Ma) et qu'il est possible, quoique non démontré, qu'ils aient eu des précurseurs vers 1350 Ma, peut-être même vers 1500 Ma.

4. *Pterosperma* est, comme *Pachysphaera*, une Pyramimonadale du plancton actuel. Elle se distingue par une propriété peu banale. La paroi épaisse, souvent poreuse, de ses phycomes émet perpendiculairement à sa surface une ou plusieurs expansions en forme d'ailes (c'est ce qui lui a valu son nom grec de "spore ailée"). Lorsque l'expansion est unique elle dessine autour de l'équateur un large anneau. Cet anneau caractérise, au Paléozoïque, les Ptérospermellacées. *Pterospermella scruposa* a laissé de magnifiques exemples au Silurien (COLBATH, 1983). Ce genre était commun au début du Cambrien. Auparavant (voir références en Annexe n° 7) on le trouve à Muhos (Finlande, vers 650 Ma), à Podinzer (Russie, vers 900 Ma) et de nouveau à Thulé (Groenland, vers 1200 Ma). Il a été précédé par *Pterospermopsimorpha*. Ce nom a servi de fourre-tout pour beaucoup d'acritarches précambriens dont les prétendues "ailes" n'étaient que des résidus protoplasmiques dégradés. Cependant plusieurs spécimens de Russie sont selon toute apparence des Ptéromorphes véritables : *P. capsulata* à Il'yushkana (vers 1200), *P. capsulata* à Zigazino-Komarovsk (vers 1350). *Eomarginata striata*, à Bakal (vers 1500 Ma) et à Satka (vers 1550 Ma), est plus ancienne encore (sur tout ceci voir MENDELSON & SCHOPF, 1992). À moins de soutenir qu'aucun Ptérospermopsimorphide précambrien n'est apparenté à l'actuel *Pterosperma*, et que toutes les ressemblances résultent de convergences, on est obligé d'admettre que cette lignée d'algues vertes, comme celle de *Tasmanites*, remonte certainement à 1200 Ma, probablement à 1350 Ma et peut-être à 1500-1550 Ma (voir

Tableau V).

5. Une partie des espèces rapportées au genre actuel *Pterosperma* portent au lieu d'un anneau équatorial unique des expansions membraneuses, des crêtes ou "ailes" multiples qui donnent à la paroi externe du phycome un aspect réticulé. Cette particularité se retrouve chez les *Cymatiosphaeraceae* fossiles (MÄDLER, 1963). Beaucoup de genres classés dans cette "famille" sont désignés comme "acritarches herkomorphes" et caractérisés par leur surface que des crêtes divisent en champs polygonaux. *Cymatiosphaera* est représentée au début du Cambrien par huit espèces que *C. precambrica* paraît précéder à Hailuoto, en Finlande, vers 650 Ma et *C. sp.* à Kandyk, en Sibérie, ca. 700 Ma. Leur précurseur, *Peteinosphaeridium*, a vécu à Hunnberg, au Groenland, ca. 775 Ma. Rien ne garantit que l'histoire des herkomorphes remonte plus haut. Il est difficile d'imaginer qu'un énigmatique acritarce du Supergroupe de Belt, en Montana, ca. 1450 Ma (HORODYSKI, 1980), ait avec eux d'autres points communs qu'une ressemblance fortuite.

Plusieurs morphotypes d'acritarches ont peut-être appartenu à des lignées aujourd'hui disparues de Pyramimonadales : le "polygonomorphe" *Podolina* à Båtsfjord (vers 730 Ma), les "prismatomorphes" *Octoexydrium* à Lakhanda (ca. 1030 Ma) et *Quadratimorpha* à Hongshuizhuang (ca. 1250 Ma) et à Wumishan (ca. 1320 Ma). *Simia annulare*, caractérisée par sa double enveloppe, a vécu en sympatrie avec sa proche parente *Pterospermella* à Thulé ca. 1200 Ma.

Les acanthomorphes, ou "acritarches à épines", sont à coup sûr un assemblage polyphylétique. *Hystricosphaera*, la "boule porc-épic" qui avait prêté son nom à la "classe des Hystrichophyta" (MÄDLER, 1963), est en réalité un Dinoflagellé. La présence d'un "biomarqueur", la dinostérane, indique qu'il en allait de même pour quatre genres du Cambrien inférieur de Lükati, en Estonie, *Comasphaeridium*, *Lophosphaeridium*, *Globosphaeridium* et *Skagia* (TALYZINA *et alii*, 2000). Les deux premiers ont eu des précurseurs à Thulé (Groenland).

Cependant d'autres acanthomorphes ont des chances sérieuses d'être des Pyramimonadales. Des herkomorphes à coque épineuse tels que *Dictyotidium* de Svanbergfjellet font transition vers l'acanthomorphe *Vandalosphaeridium*. *Trachyhystrichosphaera* est considéré par KNOLL *et alii* (1991) comme un "Prasinophyte" probable mais son statut est incertain. Ces deux genres ont eu des précurseurs à Thulé. Il est donc possible que des lignées aujourd'hui disparues de Pyramimonadales acanthomorphes aient coexisté à Thulé vers 1200 Ma avec trois lignées de Pyramimonadales sphéromorphes, celles de *Tasmanites*, de *Pterospermella* et de *Simia*.

6. Un type tout différent d'algues vertes existait certainement à Ruyang, en Chine, vers 1200 Ma ou un peu avant. *Spiromorpha segmentata* paraît très proche de l'actuelle *Spirotaenia* (YIN *et alii*, 2005). Il s'agit d'une Zygnématophycée (voir Annexes n° 12 et Tableau III), c'est-à-dire d'un clade très dérivé de Streptophytes que caractérise un mode particulier de reproduction sexuée, la conjonction entre deux cellules ou deux filaments qui communiquent à travers un tube (ce clade lui doit son autre nom de "Conjugaphycées"). La présence de *Spiromorpha* à Ruyang confirme qu'il existe des fossiles d'algues vertes très antérieures à 750 Ma et démontre que l'ancêtre commun des Streptophytes et des Chlorophytes doit être reporté beaucoup plus haut que 1200 Ma.

7. En 1899 OSTENFELD avait décrit, en même temps que *Pachysphaera*, une autre Pyramimonadale du même plancton, *Halosphaera*. Elle diffère de la précédente par son diamètre plus petit, sa paroi beaucoup plus mince et l'absence de pores. WALL (1962) a voulu parachever la symétrie : tout comme il apparentait les *Tasmanites* fossiles à *Pachysphaera*, il a donné pour parents à *Halosphaera* les *Leiosphaeridia* fossiles. Les acritarches ainsi nommés sont extrêmement abondants. Dans le bassin de Thulé, vers 1200 Ma, ils se comptent par dizaines de milliers d'exemplaires. Ils sont aussi très anciens. Ceux de Chuanlinggou, en Chine, remontent à ca. 1730 Ma.

Aussitôt une difficulté se lève. Lorsqu'on n'aperçoit ni épine, ni pore, ni aucune sorte d'ornement sculpté mais une sphère uniformément lisse, comment savoir si une *Leiosphaeridia* est réellement le phycome d'une Pyramimonadale ? La morphologie ne suffit pas. Il est nécessaire de recourir à des méthodes plus fines, d'analyser l'ultrastructure des parois et la biochimie de leurs composants, de comparer les modalités de déhiscence (voir Annexes n° 9, n° 10 & n° 14). Cela fait, on constate que le nom de *Leiosphaeridia* recouvre un assemblage extrêmement hétérogène (voir Annexe n° 11). La plupart de ces fossiles n'ont aucune affinité avec *Halosphaera*. Quelques-uns pourtant sont presque sûrement des Pyramimonadales ou même des Chlorophytes plus "évolués". Par exemple l'une des trois "espèces" de *Leiosphaeridia* de Roper, en Australie, ca. 1450 Ma, *L. crassa*, montre dans la couche externe de sa paroi une structure trilaminaire caractéristique des Chlorophycées (JAVAUX *et alii*, 2004). À moins d'une coïncidence fortuite (qu'on ne peut exclure) on conclura qu'il existait ca. 1450 Ma une lignée d'algues vertes qui s'était déjà engagée sur la voie des "Néochlorophytes" modernes.

8. De nos jours il est exceptionnel que le diamètre d'un Procaryote coccoïde atteigne 60 µm (SCHOPF & KLEIN, 1992). Beaucoup de fossiles sphéroïdes du site chinois de Chuanlinggou, qu'on a récemment daté de ca. 1730 Ma (LI *et alii*, 2003), ont un diamètre > 60 µm : celui de *Stictosphaeridium implexum*, par exemple, peut atteindre 103 µm. Ces "mésosphéromorphes" étaient presque certainement des Eucaryotes. Si c'étaient des algues, comme leur habitat planctonique porte à le croire, on peut penser, compte tenu de leur volume, de leur ancienneté et de la coque résistante qui leur a permis d'être conservés, qu'il y avait parmi eux des Pyramimonadales. L'espèce *Schizofusa sinica* (YAN, 1982) porte une fissure médiane d'excystement qu'on ne trouve chez aucun Procaryote mais qui convient soit à un kyste, soit à un phycome. Dans le même site vivait une algue filamenteuse unisériée, *Tyrasotaenia*. Selon HOFMANN (1994) elle est apparentée aux Vendotaeniides qui représentent un clade de

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Rhodophytes aujourd'hui disparu. Par conséquent il est plausible, bien que ce ne soit pas démontré, qu'une lignée déjà évoluée de Chlorophytes (mésosphéromorphes à phycome) et une lignée déjà évoluée de Rhodophytes (Vendotaeniides filamenteux) aient coexisté à Chuanlinggou vers 1730 Ma. Cela suggère que le point de divergence entre les algues rouges et les algues vertes ne doit pas être placé un peu avant 1200 Ma, comme l'indique le tableau de KNOLL (2003, p. 152), mais longtemps avant 1730 Ma.

9. Lorsqu'il s'agit de fossiles plus petits que 60 μm , comment savoir s'il s'agit d'Eucaryotes ou de Procaryotes ? Cela dépend en partie de la réponse à cette autre question : comment de tels objets ont-ils pu être conservés ?

En 1931 EISENACK a mis au point à l'Université de Tübingen une méthode pour extraire de leur gangue les grains de pollens des plantes fossiles. Il faisait macérer la matrice rocheuse qui les contient dans l'acide fluorhydrique auquel leur coque est résistante. C'est ce "traitement de choc" que TIMOFEEV a utilisé à partir de 1958 pour extraire les acritarches des sédiments protérozoïques de Sibérie et de l'Oural.

La paroi d'une cellule végétale est le plus souvent à base de polysaccharides solubles dans l'eau, comme la cellulose, qui normalement ne se conservent pas. Mais il y a à cela des exceptions. Au début des années 1990 on croyait que ces exceptions étaient toutes du même type. On lui donnait un nom : sporopollinine, que l'on définissait comme une famille de polymères à poids moléculaire élevé, insolubles dans l'eau et réfractaires aux acides. Depuis lors on s'est aperçu qu'il fallait distinguer plusieurs classes de biopolymères résistants dont les mieux définis sont la dinosporine et les algaenanes. La dinosporine ne concerne pas notre propos car elle est propre aux Dinoflagellés. Dans le cas des Chlorophytes il s'agit d'algaenanes. Elles posent des problèmes complexes. Les biopolymères que désigne ce nom ne sont pas tous homologues, on ne les a pas toujours bien distingués des sporopollinines, beaucoup de macrobiomolécules

résistantes ne relèvent ni de l'un ni de l'autre groupe, enfin le séjour prolongé du fossile dans les couches géologiques a souvent modifié à tel point sa composition chimique que l'état initial n'est plus identifiable (voir Annexes n° 14 & n° 15). Par conséquent, au lieu d'employer des termes en apparence scientifiquement plus précis, il est plus sûr de s'en tenir à la vieille notion de HORODYSKI (1992), celle d'une paroi cellulaire qui est susceptible de se fossiliser parce qu'elle contient des biopolymères résistants à l'hydrolyse et à l'acétolyse.

Mis à part les phycomes des Pyramimonadales, on ne trouve ce genre de paroi que dans trois types de sphéromorphes :

a) les grains de pollens et les autres spores qui servent à la reproduction de plantes sexuées, notamment les gyronites des Charophycées (*Chara*, *Nitella*, *Coleochaete*) ;

b) les "kystes dormants" dans lesquels certaines algues vertes et certains Dinoflagellés s'enferment lorsque l'environnement n'est pas favorable à leur croissance ;

c) l'enveloppe de la cellule végétative de quelques algues unicellulaires, le plus souvent des Chlorophytes (*Chlorella*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*), mais aussi de rares Hétérokontes (Eustigmatophycées). Il faut ajouter des fossiles non sphéromorphes tels que les zygospores de certains Charophytes (les plus anciens proviennent de Zygnématophycées). Il faut encore tenir compte des biopolymères de types inconnus que doivent contenir, puisqu'elles se sont conservées, la thèque des "Mélanoctryllidiides", l'enveloppe de *Chuaría* et de *Tawuia* ou la *lorica* de quelques Euglènes (LINDGREN, 1981).

Cependant, les Dinoflagellés mis à part, la résistance à l'hydrolyse et aux attaques des acides est le plus souvent une signature des Viridiplantae. Quelques acritarches ont été recueillis à Tyler (Michigan) ca. 1950 Ma, à Epworth (Canada) ca. 1920 Ma et à Frere (Australie) ca. 1870 Ma, mais la très grande majorité de ceux qui sont datés entre 1800 et 2000 proviennent de sites russes où TIMOFEEV et ses

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

disciples ont appliqué la méthode d'EISENACK pour extraire les acritarches de leur matrice. Les autres fossiles qui ont résisté à ce "traitement de choc" sont rares et ils relèvent presque tous d'un type unique, ce sont des Cyanobactéries coccoïdes coloniales protégées par leur enveloppe collective de mucilage (voir Tableau VII).

Plusieurs types de "Prasinophycées" qui ne forment pas de phycome composent une grande partie du nanoplancton et du picoplancton actuels. L'extrême diversité intraspécifique des Mamiellales n'a été révélée que récemment. En même temps sont apparus des clades inconnus, les Pycnococcaceae, les Picocystidales, les Prasinococcales (GUILLOU *et alii*, 2004). La plupart de ces algues sont de très petite taille. Leur diamètre est de l'ordre de 3 µm ou moins encore : *Ostreococcus tauri* et *Bathycoccus prasinos* atteignent à peine 1 µm. Si on appliquait à ces "microsphéromorphes" le critère de SCHOPF, ils seraient tous classés parmi les "bactéries coccoïdes", aucun parmi les "acritarches", et pourtant il s'agit d'algues vertes incontestables.

Si on se réfère aux arbres phylogénétiques des Eucaryotes, il apparaît que la plupart des acritarches datés de 1800 à 2000 Ma représentent soit des Chlorophytes encore plus anciens que les Pyramimonadales (un seul clade de ce type a encore aujourd'hui des représentants, les Prasinococcales), soit des Charophytes extrêmement archaïques comme les actuels *Mesostigma* ou *Chlorokybus*, soit encore - et cela devient de plus en plus probable à mesure qu'on approche de 2000 Ma - le groupe-souche des Viridiplantae qui a été l'ancêtre commun des Chlorophytes et des Streptophytes.

Conclusions

Depuis une dizaine d'années la paléontologie du Précambrien n'a cessé de faire des découvertes qui ont repoussé plus haut dans le temps la radiation des Eucaryotes. Je ne retiens ici que cinq jalons parmi les plus significatifs :

- Un assemblage hautement complexe d'Eucaryotes existait déjà vers 1100-1200 Ma dans le Supergroupe de Thulé, au Groenland (SAMUELSSON *et alii*, 1999). Il comprenait au moins trois types de Pyramimonadales, outre divers acritarches sphéromorphes (solitaires ou coloniaux) et acanthomorphes.
- Les Eucaryotes avaient atteint un niveau élevé de diversité vers 1450 Ma dans le Groupe de Roper, en Australie (JAVAUX *et alii*, 2001, 2004).
- Des organismes multicellulaires comportant une différenciation fonctionnelle entre plusieurs types de cellules, les Longfengshaniides, ont vécu dans la Formation de Tuanshanzi, en Chine, vers 1650-1700 Ma (ZHU & CHEN, 1995).
- La date de la brusque augmentation du taux d'oxygène atmosphérique au début du Protérozoïque a été précisée. Elle se situe entre les deux dernières glaciations huroniennes, entre 2450 et 2320 Ma (BEKKER *et alii*, 2004).
- La présence d'Eucaryotes est attestée vers 2700 Ma à Wittenoom, en Australie, par des biomarqueurs qu'ils sont seuls capables de synthétiser, les stéranes (BROCKS *et alii*, 1999).

Note. Une découverte demande à être confirmée. SUN & ZHU (1998) ont recueilli dans les Formations Dashiling et Qingshicun du Groupe Hutuo, en Chine, ca. 2400 Ma, des microfossiles qu'ils ont répartis entre 19 genres et 31 espèces. Parmi eux de gros sphéromorphes, des coccoïdes reliés par un filament (*Polysphaeroides formosus*) et une énigmatique thèque triangulaire (*Triangumorpha crassa*) ont été interprétés comme des Eucaryotes. Si cette attribution est exacte, et si les fossiles remontent vraiment à ca. 2400 Ma, la chronologie de la paléontologie précambrienne

devra être repensée.

Toutes ces découvertes sont postérieures à l'article célèbre de KNOLL sur le "big bang du groupe-couronne des Eucaryotes" (1992). Elles ont rendu beaucoup moins plausible la thèse qu'il défendait alors et qui reste sous-jacente au tableau de son livre *Life on a young planet* (KNOLL, 2003, p. 152, fig. 9.5). Elles s'accordent mieux, me semble-t-il, avec plusieurs idées que j'avais soutenues dans mon livre *La vie invisible* (TEYSSÉDRE, 2002) et que j'ai cherché à préciser dans le présent article :

1. En 750 Ma l'évolution des algues vertes multicellulaires était déjà très avancée.
2. Plusieurs types spécialisés de Pyramimonadales, dont deux existent encore aujourd'hui (*Pachysphaera* et *Pterosperma*), sont certainement plus anciens que 1200 Ma et quelques-uns remontent peut-être à 1500 Ma.
3. La présence dans le Groupe de Ruyang, vers 1150-1250 Ma, d'un Streptophyte de type très dérivé, la Zygnématale *Spiromorpha*, implique nécessairement une longue évolution antérieure des Viridiplantae.
4. Les phycomes de Pyramimonadales remontent peut-être à l'époque à Chuanlinggou (1730 Ma). En tout cas il a existé sur ce site des acritarches qui ressemblent aux actuels phycomes par leur taille "mésosphéromorphe" et par leur mode de déhiscence.
5. Les acritarches de petite taille, dont la coque contenait un polymère résistant à l'acétolyse et qui comptaient vraisemblablement parmi eux des Viridiplantae primitives, ont été nombreux et divers à partir de 2000 Ma.

La date de 750 Ma, dont nous étions partis, est loin derrière nous.

Annexe n° 1. Les prétendues "Prasinophycées". Leur phylogénie et leur position dans le dendrogramme des Viridiplantae

La connaissance que nous avons des "Prasinophycées" a été complètement renouvelée depuis une dizaine d'années par les études d'océanographie sur le picoplancton et par les analyses moléculaires.

OSTENFELD (1899), qui découvrit *Halosphaera* et *Pachysphaera*, les avait classées parmi les Chlorophycées, mais il estimait en 1928 que leur position taxinomique était très incertaine. CHADEFAUD (1941) a été le premier à séparer de toutes les autres algues le groupe d'espèces extrêmement primitives que CHRISTENSEN (1962) a élevé, sous le nom de "Prasinophycées", au rang de classe indépendante (ROUND, en 1971, leur a attribué le rang plus élevé encore de division). MELKONIAN leur a consacré dans le *Handbook of Protoctista* édité sous direction de MARGULIS en 1990 un chapitre qui a fait le point sur l'état de la question à cette date. Les "Prasinophyceae" y sont considérées comme une classe du phylum Chlorophyta et placées à la base de toutes les autres, y compris les Charophyceae. Voici leurs critères distinctifs :

- Le stade motile, lorsqu'il existe (ce n'est pas le cas pour certaines espèces coccoïdes), porte le plus souvent 4 flagelles (parfois 2 ou 8)
- Les flagelles s'insèrent séparément dans la même dépression, souvent apicale (latérale chez les Mamiellales)
- La paroi de la cellule n'est pas cellulosique
- Corps cellulaire et flagelles sont revêtus d'écaillés organiques non minéralisées
- Kinétoosomes parallèles
- Corps de Golgi en position parabasale
- Mitose à fuseau persistant en télophase, sans phycoplaste (Chlorodendrales exceptées)
- Sexualité absente ou extrêmement rare : le seul cas connu est celui de *Nephroselmis olivacea* (SUDA *et alii*, 1989).

On notera qu'aucun des critères en question ne permet une diagnose du groupe, car ils sont tous plésiomorphes pour les Chlorophytes, et qu'aucun d'eux n'est susceptible de laisser des traces

sur les fossiles dans les conditions habituelles de conservation. C'est à titre tout à fait exceptionnel que des flagelles et une mosaïque d'écaillés ont été observés par GUY-OHLSON (1988) sur des *Tasmanites* du Jurassique de Scanie.

La classification proposée par MELKONIAN (1990) est celle-ci :

Ordre Mamiellales

Famille Mamiellaceae. Genres *Mamiella*, *Dolichomastix*, *Mantoniella*

F. Micromonadaceae (?). G. *Micromonas*

O. Pseudoscourfieldiales

F. *Pseudoscourfieldiaceae*. G. *Pseudoscourfieldia*

F. *Nephroselmidae*. G. *Nephroselmis*

O. Chlorodendrales

F. *Chlorodendraceae*. G. *Tetraselmis*, *Scherffelia*

O. Pyramimonadales

F. *Pterospermataceae*. G. *Pterosperma*, *Pachysphaera*

F. *Pyramimonadaceae*. G. *Pyramimonas*, *Halosphaera*

F. *Mesostigmataceae*. G. *Mesostigma*

Le rôle capital des "Prasinophycées" dans le picoplancton marin a été signalé dès 1982 par JOHNSON & SIEURTH. Les recherches récentes qui recourent au séquençage du SSU rDNA nucléaire des spécimens recueillis et du milieu ambiant (NAKAYAMA *et alii*, 1998 ; FAWLEY *et alii*, 2000 ; GUILLOU *et alii*, 2004 ; ŠLAPETA *et alii*, 2006) ont fait apparaître une abondance et une diversité tout à fait inattendue de "Prasinophycées" dans les océans actuels. Elles ont abouti à la découverte d'une multitude de souches génétiquement distinctes et même de clades dont on n'avait pas soupçonné l'existence, tels que les Prasinococcales ou les Picocystidiales. La plupart des spécimens sont de très petite taille, d'un diamètre inférieur à 3 µm, parfois même à 1 µm (*Ostreococcus tauri* et *Bathycoccus prasinos* sont les plus petits Eucaryotes actuellement connus). Beaucoup sont des coccoïdes sans flagelles ni écaillés. L'arbre phylogénétique qu'on a dressé des "Prasinophycées" en comparant leur SSU rDNA a conduit à des conclusions qui remettent en cause la taxinomie des Chlorophytes dans leur ensemble (voir Tableaux I-II).

1) Les "Prasinophycées" ne constituent pas une classe au sens

linnéen du terme, mais une série de six lignées (ou sept si on sépare *Nephroselmis* de *Pseudoscourfieldia*) qui se sont successivement détachées du tronc commun, de sorte que chacune est paraphylétique par rapport à la suivante et que la dernière (Chlorodendrales) est paraphylétique par rapport à l'ensemble des Chlorophycées, des Ulvophycées et des Trébouxiophycées.

2) Les "Prasinophycées" ne contiennent pas les formes ancestrales de toutes les algues vertes, comme CHADEFAUD ou MELKONIAN l'avaient cru, mais seulement celles des Chlorophytes, à l'exclusion des Charophycées et des autres Streptophytes. La séparation entre les deux sections des Viridiplantae a précédé nécessairement les plus anciennes "Prasinophycées".

3) Les Mamiellales ne sont pas représentatives de l'état le plus primitif des algues vertes. Ce sont des formes secondairement simplifiées (DAUGBJERG *et alii*, 1995).

4) Bien que les Pyramimonadales soient apparues tôt dans l'évolution, ce ne sont pas les plus anciens des Chlorophytes. Elles ont été précédées par les Prasinococcales.

5) *Mesostigma* n'appartient pas aux Pyramimonadales, comme MELKONIAN le croyait encore en 1990, c'est une forme primitive de Streptophyte. Les nombreux points communs de ce genre avec les Pyramimonadales donnent de précieuses indications sur ce qu'a pu être le stade flagellé de l'ancêtre commun des Chlorophytes et des Streptophytes.

Annexe n° 2. Phylogénie et paléontologie des "Néochlorophytes"

Les paléontologues appellent "acritarches" un ensemble de fossiles qu'EVITT (1963) a ainsi défini : "microfossiles d'affinités inconnues et probablement diverses, consistant en une vésicule centrale enclose dans une paroi uni- ou pluristratifiée de composition principalement organique". Il est clair que ce mot ne désigne pas un clade taxinomique mais un fourre-tout où on relègue les fossiles unicellulaires qu'on n'a pas su classer - une catégorie vouée, espérons-le, à une progressive extinction. Beaucoup d' "acritarches" sont probablement des algues vertes qu'on n'a pas su identifier.

Dans le dendrogramme des Chlorophytes un point nodal, que je désignerai par N, a une importance particulière. C'est celui qui correspond au point d'origine du clade que j'appellerai "Néochlorophytes" parce qu'il réunit les Chlorophytes de type "moderne", c'est-à-dire l'immense majorité de leurs espèces actuelles en dehors du micro- et du picoplancton. Je définis les Néochlorophytes comme l'ensemble monophylétique de tous les taxons qui ont divergé du tronc commun des Chlorophytes après le point de divergence de la plus récente lignée des "Prasinophycées". Cet ensemble réunit les Chlorophycées, les Trébouxiophycées (qui incluent les Prasiolales), les Ulvophycées, les Pédinophycées et quelques clades de position mal déterminée tels que les Trentepohliales et les Scourfieldiales.

Les relations à l'intérieur de certaines branches des Néochlorophytes ont été établies par la phylogénie moléculaire avec une extrême précision. On peut aujourd'hui dresser le dendrogramme d'une centaine d'espèces appartenant à la subdivision des Chlorophycées qui inclut *Chlamydomonas* et *Volvox*. Mais à mesure qu'on se rapproche du point d'origine commun la précision diminue et pour finir elle disparaît tout à fait. La phylogénie moléculaire, à l'heure actuelle, ne permet pas de déterminer avec certitude de quelle façon les classes de Néochlorophytes se branchent les unes par rapport aux autres. Souvent les Ulvophycées précèdent le point de divergence

entre les Trébouxiophycées et les Chlorophycées, mais plusieurs dendrogrammes récents font diverger les Trébouxiophycées avant le couple Ulvophycées + Chlorophycées (FRIEDL & O'KELLY, 2002 ; POMBERT *et alii*, 2004, 2005). Parfois les Ulvophycées apparaissent comme diphylétiques (ZECHMAN *et alii*, 1990). Il arrive que les Chlorodendrales, traditionnellement classées parmi les "Prasinophycées", s'insèrent entre les Ulvophycées et le couple Chlorophycées + Trébouxiophycées (WATANABE *et alii*, 2000).

TAPPAN (1980) attribue au "Précambrien" six genres de Chlorophycées qu'elle répartit entre trois familles : les Chlorellaceae (*Caryosphaeroides*, *Glenobotrydion* et *Globophycus*), les Chlorosarcinaceae (*Latisphaera* et *Maculosphaera*) et les Botryococcaceae (*Botryococcus*). Le terme vague de "Précambrien", qui recouvre indistinctement quatre milliards d'années, dissimule que plusieurs de ces attributions sont peu crédibles car il faudrait admettre que l'une des branches terminales de l'arbre phylétique des algues vertes, les Chlorophycées, remonte à 2000 Ma. Si on se reporte au répertoire de MENDELSON & SCHOPF (1992), il est clair qu'aucune des attributions de TAPPAN n'est fondée.

Les plus anciens des fossiles en question, *Caryosphaeroides*, *Globophycus* et *Glenobotrydion* de Belcher, au Canada, ca. 2150 Ma (HOFMANN, 1976), semblent être des Cyanobactéries solitaires plasmolysées. Quelques spécimens sont peut-être des Eucaryotes indéterminés contenant des résidus cytoplasmiques dégradés.

Botryococcus caca du Gabon, vers 2090 Ma (FEYS *et alii*, 1966) n'est qu'un pseudofossile à base de calcédoine.

La plupart des nombreuses "espèces" attribuées à *Glenobotrydion* et à *Globophycus* sont des Cyanobactéries coccoïdes solitaires ou coloniales. Quelques spécimens de *Glenobotrydion* à Min'yar (Russie, ca. 740 Ma), Gongolihat (Inde, ca. 735 Ma) et Deoban (Inde, ca. 900 Ma), de *Globophycus* à Billyakh (Sibérie, ca. 1325 Ma), Deoban (Inde, ca. 900 Ma) et Chichkan (Asie centrale, ca. 650 Ma), sont peut-être des Eucaryotes sphéromorphes indéterminés. Même incertitude pour *Caryosphaeroides pristina* et *C. tetras* de Bitter Springs (Australie, ca. 850 Ma).

Une partie des fossiles désignés sous le nom de *Gloeocapsomorpha prisca* peut être synonyme de *Botryococcus* (Chlorophycée), mais dans la plupart des cas, surtout pour les plus anciens (ce morphotype est très

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

abondant depuis 1800 Ma), il s'agit de Cyanobactéries coccoïdes coloniales.

Maculosphaera et *Latisphaera* proviennent de Beck Spring, en Californie, vers 850 Ma (LICARI, 1978). Selon SCHOPF (1992) le premier nom désigne un amas de Cyanobactéries coccoïdes coloniales et solitaires, le second probablement l'enveloppe d'une colonie de Cyanobactéries coccoïdes mais peut-être une algue unicellulaire indéterminée.

Des quatre genres d'Ulvophycées que TAPPAN (1980) fait remonter au "Précambrien", trois sont rapportés aux Dasycladales, *Papillomembrana*, *Templuma* et *Timanella*, le dernier aux Cladophorales, *Palaeosiphonella*.

Les Dasycladales sont caractérisées par un thalle coenocytique à disposition radiaire qui produit, avant la division du noyau primaire, des cellules "géantes". Un très gros acritarce acanthomorphe du conglomérat de Biskopås en Norvège, ca. 630 Ma, *Papillomembrana compta*, a été interprété par SPJELDNAES (1963) comme une Dasycladale et décrit avec plus de précision par VIDAL (1990). Une algue calcaire de très grande taille, *Timanella gigas*, du Cambrien inférieur de Timan, en Russie, a eu au Sinien des prédécesseurs tubulaires non calcifiés.

Templuma sinica (ZHANG, 1979) est un fossile tubulaire de taille modeste (0.2 x 1.2 m) qui surprend par son ancienneté : il a été trouvé à Wumishan, en Chine, à un niveau daté ca. 1320 Ma. Selon HOFMANN (1992) il s'agit vraiment d'une algue fossilisée et non d'un dubiofossile. Il la compare à *Papillomembrana*.

Palaeosiphonella cloudii (LICARI, 1978) de Beck Spring, en Californie, ca. 850 Ma, et *Palaeosiphonella* sp. (SCHOPF, 1977) de Skilloogalee, en Australie, ca. 770 Ma, sont des fossiles ambigus. Il peut s'agir soit de l'enveloppe faussement ramifiée d'une Cyanobactérie Scytonématacée, soit du thalle réellement ramifié d'une Ulvophycée qui serait, selon TAPPAN, une Cladophorale. Même incertitude pour la *Palaeosiphonella* sp. de Svanbergfjellet (BUTTERFIELD *et alii*, 1994), vers 750 Ma, qui a la particularité de se dresser en sens vertical.

COLBATH & GRENFELL (1995) sont beaucoup plus réservés que TAPPAN. Ils estiment que deux familles seulement de Chlorophycées sont représentées au Paléozoïque, les Hydrodyctyacées et les Botryococcacées. La première est représentée par *Deflandrastrum* au Siluro-Dévonien et peut-être par *Hydrodictyolites* au Permo-Carbonifère. La seconde se limite à *Botryococcus*, qui ne serait pas

attesté avant le Permo-Carbonifère. Aucune Ulvophycée n'est mentionnée. Aucun Chlorophyte, les "Prasinophycées" mises à part, n'est censé remonter au Précambrien.

Autant les attributions de TAPPAN sont aventureuses, autant la prudence de COLBATH & GRENFELL est excessive. Il n'est pas douteux que la radiation des Néochlorophytes a débuté avant le Cambrien puisqu'ils étaient déjà très divers dans l'édiacarien de Doushantuo, en Chine, et de Tanana, en Australie. Vers 750 Ma la Cladophorale *Proterocladus* et la Sphaeropléale *Palaeastrum* ont coexisté à Svanbergfjellet, au Spitzberg (BUTTERFIELD *et alii*, 1994). Une algue filamenteuse de Skillogalee, en Australie, vers 770 Ma, était peut-être une Ulotrichale (SCHOPF, 1977). La présence d'Ulvophycées qui n'ont pas encore été décrites en détail paraît à peu près certaine entre 800 et 900 Ma à Wynniatt, dans le Canada arctique (BUTTERFIELD & RAINBIRD, 1998), où tel morphotype fait penser à une Dasycladale proche d'*Acetabularia* et tel autre à une Ulotrichale proche d'*Eugomontia*.

Peut-on remonter plus haut encore ? HERMANN (1989) a donné le nom d'*Archaeoclada prima* à des filaments ramifiés de Lakhanda, en Sibérie, vers 1020 Ma, qu'il attribue à une Dasycladale. BUICK & KNOLL (1999) ont attribué à de grandes algues filamenteuses, sans les nommer, des empreintes de Bangemall, en Australie, plus anciennes que 1100 Ma. YIN *et alii* (2005) ont trouvé à Ruyang, en Chine, vers 1200 ma, quatre types au moins d'algues filamenteuses. L'un d'eux, qui ressemble à *Archaeoclada*, montre une tige axiale tubulaire dont l'extrémité apicale prend la forme d'un cône au bout arrondi. Plusieurs branches cylindriques, dont la face supérieure est dilatée, sortent asymétriquement des deux faces latérales de la tige et ces branches peuvent émettre des ramifications secondaires. On ne distingue pas d'unités cellulaires ni de septes ou de diaphragme à l'intérieur de la tige et des branches ni entre elles.

SCHOPF (1977) a rapporté aux Ulotrichales (avec point d'interrogation) les algues filamenteuses non ramifiées de Wumishan,

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

en Chine, ca. 1320 Ma, que ZHANG (1985) avait baptisées *Archaeoellipsoides conjunctivus*. Leurs filaments, larges de 16.8 à 18.0 μm , ont contenu des cellules en bâtonnet longues de 29 à 39 μm séparées par des septes.

Il est probable que la plupart des très anciens fossiles qu'on a attribués à des Ulvophycées multicellulaires, comme ceux de Wumishan ou ceux plus vieux encore de Greyson et d'Altyn en Montana, ca. 1440 Ma, ont été faussement interprétés. Sinon le point d'origine des Néochlorophytes serait reporté très haut sur l'arbre phylétique des Viridiplantae. Ce n'est pas absolument exclu puisque la paroi externe de la *Leiosphaera crassa* de Roper, ca. 1450 Ma, a déjà la structure trilaminée des Chlorophycées modernes (voir Annexe n° 11), mais cela devient de moins en moins vraisemblable à mesure qu'on remonte dans le temps.

Malgré tout la présence de très anciens filaments à septes demande à être expliquée. Il peut s'agir de l'enveloppe de Cyanobactéries filamenteuses comparables aux actuelles Scytonématacées. S'il s'agit d'Eucaryotes, comme leurs dimensions macroscopiques portent à le croire, ou peut penser soit à des Rhodophytes (Porphyridiales), soit à des Streptophytes (Klebsormidiales si le filament est linéaire, Coleochaetales s'il est ramifié). Dans le cas de filaments à septes aussi vieux que l'*Archaeonema* d'Epworth, ca. 1900 Ma, le choix se resserre entre les Cyanobactéries et les Rhodophytes.

Annexe n° 3. La position de deux Néochlorophytes de Svanbergfjellet (ca. 750 Ma) sur l'arbre phylétique des algues vertes

Les algues vertes sont plus anciennes que 750 Ma, ce point est acquis. Mais sont-elles un peu plus anciennes ? beaucoup plus anciennes ? La phylogénie moléculaire nous donne des indications à ce sujet.

Le principe de l'utilisation de cette discipline en tant que méthode heuristique pour la paléontologie est très simple. Si les espèces A et B ont coexisté à telle époque géologique et si l'espèce C a divergé du tronc commun avant le point nodal qui correspond à l'ancêtre commun des espèces A et B, alors la branche qui conduit à l'espèce C existait nécessairement avant l'époque géologique où les espèces A et B sont attestées, alors même que ce rameau n'aurait laissé aucune trace parmi les fossiles. Corrélativement, un rameau qui se serait détaché tout en haut de l'arbre phylogénétique a peu de chances d'être représenté dans les couches géologiques où on n'a trouvé jusqu'ici que des fossiles très proches de la base de cet arbre. Par exemple, la position des crocodiles parmi les Sauropsidés et celle des Sauropsidés parmi les Tétrapodes rendent hautement improbable, et même *a priori* impossible, la découverte d'un fossile de crocodile dans les couches du Dévonien supérieur qui contiennent les Tétrapodes les plus primitifs.

Étant donné que cet article porte sur l'ancienneté des algues vertes, il ne concerne pas directement les Néochlorophytes qui sont leur sous-ensemble le plus récent. Cependant, si on pouvait indiquer à quelle époque sont apparues les plus anciennes lignées de Néochlorophytes, la perspective d'ensemble serait éclairée.

Nous partirons de deux taxons bien caractérisés de Svanbergfjellet, vers 750 Ma, *Proterocladus* et *Palaeastrum* (BUTTERFIELD *et alii*, 1994). Le premier est une Ulvophycée de l'ordre des Cladophorales (= Siphonocladales) et le second une Chlorophycée de l'ordre des

Sphaeropléales (et non pas, comme l'ont écrit BUTTERFIELD *et alii*, des Chlorococcales, mot qui désigne un assemblage hautement polyphylétique, voir Annexe n° 11). Le problème est de déterminer le nombre approximatif d'étapes qu'il faut parcourir pour remonter de *Proterocladus*, d'une part, et de *Palaeastrum*, d'autre part, jusqu'au point nodal N (origine des Néochlorophytes), puis du point N au point C (origine des Chlorophytes) et au point V (origine des Plantae). Cette expérience ne peut avoir qu'une valeur indicative parce que beaucoup de lignées ne sont pas représentées sur les dendrogrammes du SSU rDNA et parce que la relation entre les clades n'est pas toujours fixée avec certitude. L'ordre de branchement entre les Chlorophycées, les Trébouxiouphycées et les Ulvophycées diffère selon les auteurs. Sur mes tableaux (Tableaux I-VI) j'ai laissé les trois classes à l'état de trichotomie irrésolue. Les ramifications internes des Ulvophycées et des Chlorophycées ne sont que partiellement fixées. La position de certains clades (Trentepohliales, Scourfieldiales) est si incertaine que je ne les ai pas fait figurer sur mon dendrogramme.

Le genre *Proterocladus* (voir Tableau I) est caractérisé par des filaments unisériés qui ont atteint un niveau élevé de complexité morphologique (ramifications latérales, septes, structures reproductives apparentes). Trois espèces ont été distinguées à Svanbergellet. *P. major* et *P. minor*, selon BUTTERFIELD *et alii*, seraient proches de l'actuelle *Cladophora* et *P. hermannae* proche de *Cladophoropsis*. La différence est que les filaments du premier type sont composés de nombreuses cellules individuelles séparées par des septes tandis que dans le second type un cytoplasme coenocytique (multinucléé) se clive à intervalles variés, émet un septa intermédiaire et initie à l'extrémité une branche latérale.

Les deux modèles semblent si différents que les algologues leur ont attribué deux familles distinctes. Ils ont classé *Cladophora* parmi les Cladophoracées et *Cladophoropsis* parmi les Siphonocladacées (FLOYD & O'KELLY, 1990). Les analyses moléculaires (TAKEAKI *et alii*, 2002) ont mis à mal ce scénario. Le "genre" *Cladophora* s'est avéré profondément polyphylétique. Il réunit artificiellement au moins neuf lignées distinctes, auxquelles deux lignées au moins de *Cladophoropsis* sont enchevêtrées.

Cladophoropsis fasciculatus s'insère entre *Cladophora pellucida* et *Cladophora pellucidoidea* tandis que *Cladophoropsis membranacea* se rapproche de *Valonia utricularis* et *Cladophoropsis vaucheriaeformis* de *Chamaedoris peniculum*. D'autres *Cladophora* se groupent avec *Microdictyon* ou avec *Aegagropila* et *Arnoldiella*, c'est-à-dire avec des taxons qu'on classait dans des familles éloignées. La taxinomie traditionnelle vole en éclats. Il est clair qu'un coenocyte du type *Cladophoropsis* s'est formé de façon indépendante à plusieurs reprises à partir d'un filament multicellulaire du type *Cladophora*. *Proterocladus hermannae* est devenu coenocytique à partir d'un ancêtre très proche de *P. major* et *P. minor*, sans la moindre relation avec les *Cladophoropsis* modernes. *Proterocladus* est apparenté non pas à des "genres" *Cladophora* et *Cladophoropsis* qui n'ont aucune unité réelle, mais à un buisson indifférencié de Cladophorales.

Palaeastrum (voir Tableau II) désigne un groupement monostromatique de cellules sphéroïdes ou ellipsoïdes qui sont reliées entre elles par un disque proéminent. En cela, selon BUTTERFIELD *et alii*, ce fossile ressemble à l'actuel *Pediastrum*, mais il fait plutôt penser à *Coelastrum* par la bordure renforcée de ses disques et il diffère des deux genres récents en ce que le nombre des cellules vivant en coenobie n'était pas fixe mais très variable (de quinze à plusieurs centaines). Les classifications fondées sur la morphologie réunissent dans la famille des Hydrodictyacées trois types principaux d'algues d'eau douce coenocytiques en forme de plateau (*Pediastrum*), de réseau tubulaire (*Hydrodictyon*) ou à disposition radiale (*Sorastrum*). *Coelastrum* est classé parmi les Scénédésmacées et les deux familles sont incorporées, avec une vingtaine d'autres, dans l'ordre des Chlorococcales.

Ici encore les analyses moléculaires (BUCHHEIM *et alii*, 2005) ont bouleversé les idées reçues. *Pediastrum* a été confondu avec quatre lignées qui ont reçu les noms de *Pseudopediastrum*, *Parapediastrum*, *Stauridium* et *Monactinus*. Les genres *Hydrodictyon* et *Sorastrum* sont au contraire monophylétiques, mais ils s'insèrent à l'intérieur du complexe des espèces de *Pediastrum*. Cet ensemble a pour proche parent *Tetraedron*, qui est unicellulaire et qui passait pour proche de *Chlorella* mais auquel appartient le spécimen UTEX 1372 de

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Pediastrum boryanum v. *longicorne*. *Coelastrella multistriata* (l'analyse moléculaire de *Coelastrum* fait défaut) est l'une des espèces du "genre" paraphylétique *Scenedesmus* auquel appartiennent plusieurs espèces du "genre" polyphylétique *Chlorella*. On peut en déduire que la ressemblance relevée par BUTTERFIELD *et alii* entre le disque de *Palaeastrum* et celui de *Coelastrum* résulte d'une convergence fortuite et qu'en réalité *Palaeastrum* est apparenté au complexe des Hydrodictyacées considéré de façon globale.

Palaeastrum est séparé par 9 points nodaux au moins du point d'origine N commun aux Chlorophycées et aux Ulvophycées. *Proterocladus* en est séparé par 5 points nodaux au moins. Pour remonter de N à C, point d'origine des Chlorophytes, il faut passer par 5 autres points nodaux. Il faut en ajouter 3 pour remonter de C à P, point d'origine de toutes les Plantae. Étant donné que *Palaeastrum* et *Proterocladus* sont datés de ca. 750 Ma, il est clair que le point N doit être très antérieur à 750 Ma, et cela est vrai *a fortiori* pour les points C et P.

Annexe n° 4. Taxinomie et phylogénie des Pyramimonadales actuelles. Leurs conséquences pour le paléontologue.

La connaissance des Pyramimonadales actuelles a progressé à partir de trois sources différentes qui n'ont conflué que récemment. D'un côté l'étude de leurs cellules motiles flagellées a été initiée en 1850 par SCHMARDA qui a décrit les *Pyramimonas* des étangs des Alpes autrichiennes. D'un autre côté les phycomes de *Pachysphaera* ont attiré l'attention d'OSTENFELD dès 1875, mais l'idée qu'une cellule flagellée et un phycome représentent deux stades dans le cycle vital du même organisme ne s'est imposée qu'en 1963, lorsque MANTON *et alii* ont décrit "le stade *Pyramimonas* de *Halosphaera*" dont le phycome était connu depuis longtemps. La troisième étape a été marquée par l'analyse comparative des séquences moléculaires (NAKAYAMA *et alii*, 1998 ; FAWLEY *et alii*, 2000 ; GUILLOU *et alii*, 2004 ; ŠLAPETA *et alii*, 2006).

Rappelons que les algologues avaient divisé l'ordre des Pyramimonadales en trois familles (MELKONIAN, 1990 ; voir Annexe n° 1). La première unissait les genres *Pyramimonas* et *Halosphaera*, la deuxième *Pterosperma* et *Pachysphaera*, la troisième était propre à *Mesostigma*.

La délimitation de l'ordre des Pyramimonadales ne va pas de soi. *Hafniomonas*, qu'on avait longtemps confondue avec *Pyramimonas*, a été réinterprétée d'après l'ultrastructure de son appareil flagellaire comme une Chlorophycée de l'ordre des Volvocales (ETTL & MOESTRUP, 1980). Plus récemment l'analyse comparative des séquences du SSU rDNA a révélé que *Mesostigma* n'appartient pas aux Pyramimonadales, ni même aux Chlorophytes : c'est un Streptophyte primitif. En revanche *Cymbomonas*, autrefois classée parmi les Chlorophycées de l'ordre des Dunaliellales, est apparentée (de loin) à *Halosphaera*.

La taxinomie des Pyramimonadales actuelles ne peut pas être

précisée en détail car la structure moléculaire de leur SSU rDNA n'a été analysée que pour un nombre restreint de taxons. Elle est connue d'une seule espèce de *Halosphaera*, de *Cymbomonas* et de *Pterosperma* et ne l'est pas du tout pour *Pachysphaera*. La majorité des échantillons (plus des deux tiers) proviennent de *Pyramimonas*. Or ce "genre" est assurément composite. MCFADDEN *et alii* (1986a-b) ont distribué les 64 espèces qu'ils lui attribuent entre trois sous-genres, *P. Vestigifera*, *P. Trichocystis* et *P. Pyramimonas*, outre plusieurs *incertae sedis* tels que *P. longicauda*. Les spécimens analysés s'accordent mal avec cette classification. Les données sur *Pterosperma* sont encore plus limitées. On rapporte à ce "genre" une trentaine d'espèces très dissemblables entre elles : certains phycomes sont caractérisés par une "aile" (*Pteron* en grec) unique, d'autres par diverses variantes d' "ailes" multiples dont l'intersection délimite des champs polygonaux. LOHMANN (1904) avait distingué quatre genres. PARKE *et alii* (1978) ont refusé cette division parce que le nombre et la forme des champs polygonaux peuvent varier à l'intérieur d'une même population. Cependant COLBATH (1983) a observé qu'il n'est pas démontré que les deux types principaux de phycome peuvent être produits par un même taxon. D'après son SSU rDNA, *Pterosperma cristatum* (la seule espèce analysée) se situe à côté, ou même à l'intérieur, de l'un des groupes d'espèces attribuées à *Pyramimonas*. Il paraît plus proche de *Pyramimonas disomata*, par exemple, que de *P. parkeae* ou *P. propulsa*, sans qu'on puisse indiquer comment les membres du cluster *Pyramimonas* + *Pterosperma* s'articulent entre eux, parce que sur ce point les arbres moléculaires de NAKAYAMA, de FAWLEY et de GUILLOU ne s'accordent pas. Une lignée qui a divergé avant toutes les autres, MBIC 10879, a reçu le nom de "*Prasinopapilla vacuolata*" mais on ne connaît d'elle que son SSU rDNA.

Même incomplètes, les indications de la phylogénie moléculaire sont instructives. Le clade des Pyramimonadales se subdivise en deux sous-clades dont l'un apparie *Halosphaera* et *Cymbomonas* tandis que l'autre relie *Pterosperma* à *Pyramimonas*. Cela contredit le groupement traditionnel de *Halosphaera* avec *Pyramimonas* par

opposition au groupe *Pterosperma* + *Pachysphaera*. On voit clairement les insuffisances d'une taxinomie fondée sur la seule morphologie. Le paléontologue doit en tirer la leçon. La position taxinomique d'un fossile peut être établie, dans le meilleur des cas, lorsqu'un caractère synapomorphe l'unit à tel clade particulier (par exemple les pores communs à *Tasmanites* et à *Pachysphaera*). Mais la ressemblance peut être trompeuse (d'autres organismes unicellulaires peuvent avoir des pores, ou les pores peuvent résulter de dégradations *post mortem*) et en l'absence de critère positif le statut du spécimen reste indéterminé. La place de *Hafniomonas* n'a pu être établie qu'à partir de détails de l'ultrastructure flagellaire qui auraient été inaccessibles sur un fossile. Les Pyramimonadales actuelles sont des fins de rameaux. Il a certainement existé d'autres branches qui ont disparu sans laisser de postérité. Il se peut que leurs fossiles n'aient de ressemblance avec aucune des lignées qui ont survécu. Si par exemple leur coque était épineuse, comment les distinguerons-nous d'un acritarche "acanthomorphe" ?

Annexe n° 5. Le phycome des Pyramimonadales actuelles

Le cycle de vie des Pyramimonadales a la propriété de comporter un stade motile, le plus souvent à quatre flagelles, qui se reproduit par fission, et un phycome non motile qui n'est pas à proprement parler un kyste parce qu'il reste métaboliquement actif. Il se développe directement à partir d'une cellule flagellée, il augmente peu à peu de volume jusqu'à maturité, puis son contenu se divise pour produire de nombreux individus motiles.

La notion de phycome s'est imposée tardivement. WALL (1962) se demandait si les spécimens de *Pachysphaera* qu'il étudiait étaient des cellules au stade végétatif ou des kystes. Il pensait que les spécimens à paroi très épaisse étaient plutôt des kystes.

La taille des cellules motiles des Pyramimonadales est constante pour une espèce donnée. Leur diamètre est toujours inférieur à celui du plus petit phycome de la même espèce. Par conséquent le phycome au stade initial a une taille constante dans une population donnée. Durant son développement il multiplie son volume plusieurs fois. Sa taille définitive varie beaucoup à l'intérieur d'une même population et, puisque les phycomes fossiles ont pu être ensevelis à des stades différents de leur développement, on observe d'amples variations de taille à l'intérieur d'une même espèce (COLBATH, 1983).

À la différence des kystes de beaucoup de Dinoflagellés planctoniques, les phycomes de Pyramimonadales ne sont pas restreints aux plates-formes continentales car leur haute teneur en lipides leur permet de flotter pendant de longues périodes dans la colonne supérieure de l'eau des océans. Leurs fossiles se trouvent à profusion dans les sédiments déposés en eau profonde (RICHARDSON, 1984).

Une information sur les phycomes des Pyramimonadales actuelles n'est disponible que pour trois genres, *Pachysphaera*, *Halosphaera* et *Pterosperma*. Encore les observations sont-elles déjà anciennes, car

elles remontent aux années 1960-1980, et il faudrait les reprendre en utilisant une technologie plus moderne, par exemple la dernière génération de microscopes TEM. L'examen de *Cymbomonas* est beaucoup plus récent (MOESTRUP *et alii*, 2003), mais a-t-on décrit de vrais phycomes ou des "kystes" ? Quant à *Pyramimonas*, les "kystes" qu'on lui attribue sont de dimensions très variables selon les espèces. Leur diamètre est parfois de 6 ou 7 μm seulement, mais dans le cas de *P. amyliifera* il atteint 24 μm . Un tel "kyste" est d'une taille comparable à celle de certains phycomes. S'agit-il d'un stade métaboliquement actif ?

5.1. *Pachysphaera*

Au cours de l'expédition océanographique Ingolf de 1875, OSTENFELD découvrit de petites algues vertes planctoniques de forme sphérique à paroi ponctuée de pores. En 1899 il en recueillit d'autres au large du Groenland et de l'Islande. Il leur donna le nom de *Pachysphaera pelagica*. LEMMERMANN (1903) publia plusieurs figures de cette espèce. PAULSEN (1918) montra qu'elle n'était nullement aussi rare qu'on l'avait cru. Dans les années 1960 BOALCH et WALL récoltèrent dans la Manche et dans la baie de Biscaye de nombreux spécimens de *Pachysphaera*. WALL (1962) a étudié ceux que le navire Sparsia avait collectés en janvier 1962 dans l'Atlantique par 48° 50' N et 05° 10' W à une profondeur de 10 m. PARKE (1966) les a répartis entre deux espèces, *P. pelagica* et *P. marshalliae* sp. nov.

PARKE (1966) a décrit avec précision le phycome de *Pachysphaera*. Il s'agit d'une sphère pélagique à double enveloppe. La paroi interne est à base de pectine et la paroi externe, beaucoup plus épaisse, est composée d'une "substance lipéidique complexe" que PARKE n'a pas identifiée (plus tard on l'a interprétée soit comme une sporopollinine, soit comme une algaenane, voir Annexe n° 12). Ce qui distingue *Pachysphaera* des autres Pyramimonadales actuelles, c'est que l'épaisse paroi externe de son phycome est régulièrement ponctuée de pores dont chacun est l'orifice d'un canal perpendiculaire à la surface. Pour les spécimens rapportés à *Pachysphaera marshalliae* ces pores

sont de deux calibres différents alors que ceux de *P. pelagica* sont tous du même calibre. C'est d'après ce critère que PARKE (1966) a distingué les deux espèces. Il faudrait s'assurer que la différence n'est pas due à des stades différents de maturation car *P. marshalliae* est de plus grande taille que *P. pelagica*. Sur les phycomes jeunes (diamètre < 80 µm) les orifices sont difficiles à détecter, et sur les phycomes récemment formés ils ne sont même pas visibles au microscope optique.

Un phycome de *Pachysphaera*, lorsqu'il s'est formé récemment (10 µm de diamètre), contient un seul noyau, un seul pyrénioïde enveloppé d'amidon et un seul chloroplaste. Très vite ce dernier se fragmente en de nombreux plastes discoïdes qui se placent en périphérie de la sphère dont la région centrale est occupée par un pyrénioïde considérablement agrandi. À mesure que la sphère grossit, le pyrénioïde se divise à son tour. Le phycome mûr est rempli de nombreux petits plastes discoïdes et de nombreux pyrénioïdes globuleux tous à peu près de la même taille et enrobés d'amidon, mais le noyau reste unique. En culture le diamètre des phycomes jeunes peut s'accroître de 5 µm par jour.

5.2. *Halosphaera*

En 1899 OSTENFELD a décrit sous le nom de *Halosphaera minor* des phycomes recueillis au large du Groenland et de l'Islande en même temps que ceux de *Pachysphaera pelagica* mais qui différaient d'eux par un diamètre un peu plus petit (de 0.08 à 0.10 mm), par une paroi beaucoup moins épaisse (1 µm) et par l'absence de pore.

PARKE & DEN HARTOG-ADAMS (1965) ont étudié les phycomes de trois espèces de *Halosphaera*, *H. viridis*, *H. russellii* et *H. minor*, et dégagé leurs caractères communs. L'enveloppe est faite d'une double paroi. La paroi interne est pectique, l'externe est résistante, très élastique, colorée en jaune vif par l'iode. Le phycome contient de nombreux chloroplastes dont chacun est accompagné d'un pyrénioïde enrobé d'amidon. Il contient aussi des vésicules qui, à mesure qu'il mûrit, deviennent par fission de plus en plus nombreuses et plus petites. Le

noyau est unique. Il ne commence à se diviser que lorsque le phycome a cessé de croître. La ségrégation du contenu cellulaire est beaucoup plus tardive que pour *Pachysphaera*. Il n'est pas rare qu'il reste indivis dans un phycome qui a déjà huit noyaux. Des motifs en rosette apparaissent, soit par fission des régions périphériques, soit par fragmentation du contenu en sphérules qui se regroupent ensuite (c'est sur les différences dans la formation de ces rosettes que se fonde la distinction entre trois espèces). Les cellules du stade motile se forment par scission ultérieure des rosettes. Elles demeurent à l'intérieur de la double paroi et continuent à se diviser jusqu'à leur libération dans l'eau environnante.

La première indication de la formation de phycomes dans une culture de *Halosphaera* en phase motile est l'apparition parmi les cellules flagellées de cellules arrondies aux flagelles raccourcis et aux mouvements ralentis. Elles sont encore couvertes de leurs "écailles" qui disparaissent peu après que les flagelles ont été rejetés, en même temps que la tache optique (*eyespot*) dégénère. Le phycome nouvellement formé a un diamètre de 14 à 18 μm . Très vite les plastes et les inclusions se portent vers sa périphérie, reliés par des cordons cytoplasmiques. Chacune des cellules motiles issues d'un phycome unique peut se transformer en phycome deux ou trois semaines après sa libération dans la mer. La progéniture d'un seul phycome peut ainsi produire 50 000 nouveaux phycomes. Aucune formation d'aplanospore, aucun indice de sexualité n'est apparu durant quatre ans d'observation en laboratoire.

5.3. *Pterosperma*

PARKE *et alii* (1978) ont cultivé les phycomes de sept espèces distinctes de *Pterosperma*. Dans tous les cas, immédiatement après que la cellule motile a rejeté ses flagelles et qu'elle s'est transformée en phycome en produisant sa paroi et ses membranes externes (ses "ailes"), son volume et son contenu lipidique s'accroissent rapidement. Le chloroplaste, unique au départ, se morcelle en d'innombrables plastes discoïdes qui entourent le gros globule central de lipides.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Tandis que le phycome grossit son contenu continue à se diviser, les plastes à partir de la périphérie et la masse de lipides dans la région centrale, à l'exception du noyau qui reste unique. Le processus se poursuit jusqu'à ce que la masse centrale soit divisée en très petits globules de même taille et que chaque globule soit entouré de plastes contenant un unique pyrénolide entouré d'amidon. Bien que les cellules motiles soient toutes de la même taille, les phycomes mûrs du même échantillon sont de tailles très différentes et le temps requis pour arriver à maturité varie beaucoup entre les individus d'une même espèce. En culture la plus rapide maturation a duré deux semaines et la plus lente trois mois et demi.

Le phycome mûr est sphéroïde ou ellipsoïde. Son diamètre varie de 14 à 230 μm . Sa couleur varie du jaune verdâtre au brun doré. Son enveloppe est double. La paroi interne est délicate, à base de pectines. La paroi externe peut être lisse, poreuse, d'aspect "moussu" ou ornée de papilles. Elle peut être uniforme ou comporter plusieurs zones d'aspect différent. Les membranes qui font saillie en forme d'anneau équatorial ou d' "ailes" sont perpendiculaires à la surface du phycome. L'anneau peut être issu ou non d'une "bande alaire" distincte. Les ailes que délimitent les "ailes" sont triangulaires, rectangulaires ou polygonales. Les espèces diffèrent aussi par la présence ou l'absence de pores et, lorsqu'il y en a, par leur distribution sur la paroi et par les détails de leur structure.

5.4. *Cymbomonas*

La cellule motile de *Cymbomonas* peut se transformer en une vésicule sans flagelle que MOESTRUP *et alii* (2003) ont présentée comme un kyste bien qu'ils la considèrent comme homologue d'un phycome. Sa paroi, épaisse d'environ 0.2 μm , porte des écailles comme celle du phycome de *Halosphaera*. Elle est pénétrée par des canaux comme pour le phycome de *Pachysphaera* et de certaines espèces (non pas toutes) de *Pterosperma*. Deux différences importantes distinguent cette vésicule d'un phycome. Son volume, au lieu de grossir considérablement, reste à peu près constant et la

cellule contient deux chloroplastes au lieu d'un. Ce second caractère a été interprété comme l'indice d'une reproduction sexuelle qu'on n'avait jamais observée chez aucune autre Pyramimonadale, mais qui a paru confirmée par la présence dans les mêmes cultures de petites cellules uniflagellées qui représentent peut-être des gamètes.

Les phycomes de *Pachysphaera* et de *Pterosperma* ont en commun le processus par lequel un chloroplaste unique au départ se morcelle en plastes innombrables qui entourent un gros globule central de lipides. Ce processus n'a aucun équivalent chez *Halosphaera* où ce globule même fait défaut. Cette différence corrobore les analyses moléculaires qui apparentent *Pachysphaera* et *Pterosperma* en les séparant de *Halosphaera*.

Annexe n° 6. Les fossiles de *Tasmanites*

6.1. HOOKER (1852) a été le premier à signaler que le Silurien d'Angleterre contenait de "petits corps sphéroïdes" fossiles. RALPH (1865) en a observé de semblables dans les *White Coals* (charbons blancs) du Permien de Tasmanie, puis DAWSON (1871) dans les *Black Shales* (schistes noirs) du Dévonien de Kettle Point, près du lac Huron. DAWSON leur donna le nom de *Sporangites huronensis* parce qu'il croyait avoir affaire à des spores ou sporanges d'une plante apparentée à *Lepidodendron*. NEWTON (1875) nomma *Tasmanites punctatus* les fossiles que RALPH avait trouvés dix ans plus tôt - le nom générique se réfère au pays d'origine, l'adjectif spécifique "ponctué" fait allusion aux pores de la coque. En 1938 EISENACK recueillit les mêmes sphérules dans le Silurien balte, il les interpréta comme une forme de phytoplancton et les inclut dans son genre *Leiosphaera*. En 1944 SCHOPF, WILSON & BANTALL ont montré que *Sporangites* et *Tasmanites* étaient synonymes. Ils ont recommandé d'adopter le second nom bien que le premier ait la priorité parce que l'interprétation du fossile comme une spore était erronée. SOMMER (1956) a classé *Tasmanites* parmi les "*Algae incertae sedis*". EISENACK (1958) a divisé son taxon *Leiosphaera* en deux genres, *Tasmanites* NEWTON 1875 pour les espèces dont la paroi est percée de pores et *Leiosphaeridia* gen. nov. pour les espèces à paroi lisse sans pore. Voici sa diagnose de *Tasmanites* : microfossiles de forme sphéroïde, biconvexe (un axe plus long que l'autre) ou discoïde (aplatie par compression) – diamètre variant de < 100 µm à > 600 µm – paroi composée d'une matière organique résistante – coque percée de pores dont certains la traversent complètement et d'autres y pénètrent sans la traverser.

En 1962 WALL remarqua que la description de *Tasmanites* par EISENACK s'appliquait à un organisme du plancton actuel qu'OSTENFELD (1899) avait découvert dans l'Océan Atlantique près du Groenland et décrit sous le nom de *Pachysphaera pelagica*. Il nota qu'une espèce voisine, récoltée en janvier 1962 au large des côtes anglaises, celle

que PARKE (1966) devait appeler *P. marshalliae*, est tout à fait semblable à un fossile du Lias, *Tasmanites* cf. *T. tardus*. Les deux espèces ont en commun la présence simultanée de deux types de pores dont les uns correspondent à de fines ponctuations radiales et les autres à des canaux de plus gros calibre et plus espacés (intervalles de 12 à 15 μm). Les spécimens fossiles ne diffèrent des actuels que par des détails : diamètre plus petit (63 à 77 μm au lieu de 93 à 185 μm), paroi plus épaisse (8 à 22 % du diamètre au lieu de 3 à 10 %), pores-canaux de plus petit calibre (0,5 μm au lieu de 1 μm) et dont certains ne traversent pas toute la paroi.

JUX (1968, 1969a-b) a confirmé la thèse de WALL par ses observations au microscope électronique. KJELLSTRÖM (1968) a retrouvé la dualité entre des pores radiaires et des ultrapores au calibre beaucoup plus petit dans *Tasmanites punctatus*, du Permien de Tasmanie, et *T. erraticus*, du Silurien d'Allemagne.

Les *Tasmanites* ont été très répandus au Paléozoïque où, dans certaines conditions, ils représentent jusqu'à 95 % des microfossiles. Le "charbon blanc" de Tasmanie est composé essentiellement de ces sphères comprimées sur plusieurs pieds d'épaisseur et sur une surface de plusieurs miles (NEWTON, 1875). Les accumulations de phycomes écrasés forment dans le Trias de l'Alaska des lits épais de quatre pieds, très riches en matière organique : jusqu'à 150 gallons de pétrole par tonne (TOURTELOT *et alii*, 1968).

COLBATH (1983) a distingué dans le genre *Tasmanites* plus de 40 espèces. FENSOME *et alii* (1990) en ont énuméré 88. Leur diversité culmine au Dévonien. Cependant beaucoup des prétendues "espèces" pourraient bien n'être que des morphotypes différents d'un même taxon à divers stades de son développement (GUY-OHLSON & BOALCH, 1992).

SOMMER (1956) a donné le nom de "Tasmanacées" (plus tard rectifié en "Tasmanitacées" pour le conformer aux normes de la nomenclature) aux acritarches à paroi épaisse perforée de canaux qui débouchent par des pores. *Tasmanites* a d'abord été l'unique

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

représentant de ce clade. NOREM (1955) a ajouté *Tythodiscus* pour des fossiles du Tertiaire de Californie. En quelques années les "genres" se sont multipliés : en 1967 leur nombre s'élevait à 21 ! Pour TAPPAN (1980) la "famille" des Tasmanitacées inclut 26 "genres" :

Annulodiscus, Arabisphaera, Concentricystes, Cooksonella, Crassosphaera, Discoidella, Haplocystia, Hungarodiscus, Inderites, Krimodiscus, Maculatasporites, Maranhites, Noremia, Ocridoligotriletes, Pseudolunulidia, Pseudoschizaea, Pseudotasmanites, Quisquillites, Schiropachus, Spongiocysta, Tapajonites, Tarsisphaeridium, Tasmanites, Perisaccus, Trematoligotriletem, Tythodiscus.

La plupart de ces "genres" sont très mal définis. Il peut s'agir soit de phénotypes propres à tel ou tel stade du développement de *Tasmanites*, soit d'acritarches indéterminés dont la paroi s'est trouvée apparemment "ponctuée" de pores par diagénèse *post mortem*. Quelques-uns n'ont rien avoir avec les Pyramimonadales. *Quisquillites* et *Pseudolunulidia* ne sont pas sphéromorphes, *Haplocystia* (= *Arabisphaera*) n'a qu'un seul "pore", *Tapajonites* porte de grosses pustules. D'autres appartiennent peut-être à des lignées de Pyramimonadales qui ne sont plus représentées aujourd'hui. TAPPAN a rapproché *Maranhites* de *Tasmanites* à cause de sa paroi épaisse peut-être percée de canaux, COLBATH l'apparente plutôt à *Pterospermella*. De toutes façons le seul genre de Tasmanitacée qui intéresse notre propos est *Tasmanites* lui-même, parce qu'il est seul plus ancien que 750 Ma.

6.2. Il est exceptionnel qu'on puisse suivre sur des fossiles le cycle de vie complet d'une Pyramimonadale, depuis la cellule motile à flagelles jusqu'à la maturation du phycome et à l'essaimage des nouvelles cellules motiles. C'est ce que GUY-OHLSON (1988) est parvenu à faire sur une population de *Tasmanites* du Toarcien-Aalénien (lisière du Jurassique inférieur et moyen) de Scanie, en Suède.

Comparaison entre le phycome des *Tasmanites* du Toarcien de Scanie (T) et ceux des genres actuels *Pachysphaera* (Pa), *Pterosperma* (Pt) et *Halosphaera* (H)

Forme

T. Originellement sphéroïde, souvent aplatie par compression.

Pa, H. Sphérique.

Pt. Globuleuse ou ellipsoïde, avec membrane(s) en anneau équatorial ou en "ailes" délimitant des aires polygonales.

Dimensions

T. État originel sphéroïde : 21-96 μm . Déformé par compression : 38-186 μm .

Pa. De 10 μm (phycome jeune) à 95-175 μm (phycome mûr).

Pt. 14-230 μm . Il n'y a pas de corrélation entre la taille de la cellule motile et celle du phycome mûr.

H. 190-800 μm (phycome mûr). La taille est influencée par l'environnement.

Pour comparaison, diamètre de la cellule en phase motile : **T** : 8-30 μm . **Pa** : 6-12 μm . **Pt** : 4-10 μm . **H** : 12-28 μm .

Épaisseur de la paroi

T : 2.5 – 5 μm . **Pa** : 2.5 – 5 μm . Une statistique globale sur les limites inférieure et supérieure de l'épaisseur de la paroi n'est pas disponible pour **Pt** et **H**, mais la paroi de **H** est nettement plus mince que celle de **T** et de **Pa**.

Ornementation

T. Une mosaïque de minuscules "écailles" en forme de corolle à six pétales (rarement conservée), recouverte d'une fine membrane (exceptionnellement conservée). Elle n'est visible qu'à certains moments du développement du phycome.

Pa, Pt, H. Leur cellule motile est couverte par plusieurs couches d'"écailles" (ordinairement trois). Il est probable que leur phycome est revêtu lui aussi d'"écailles" au stade initial de son développement, mais elles disparaissent très tôt du phycome de **H** (PARKE et DEN HARTOG-ADAMS, 1965) et elles sont restées inaperçues chez **Pa** et **Pt**.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Pores

T. La présence de pores et de canaux est caractéristique mais ils ne sont apparents qu'à partir d'un certain moment du développement.

Pa. Les pores et canaux peuvent être tous du même calibre (*P. pelagica*) ou de deux calibres différents (*P. marshalliae*).

Pt. Surface lisse ou granuleuse ou à papilles. Selon les espèces il n'y a pas de *punctae*, ou bien il y en a sur le corps cellulaire seulement, ou sur la bande alaire seulement, ou à la fois sur le corps cellulaire et sur la bande alaire.

H. Selon les espèces ou selon le moment du développement la surface peut être soit lisse, soit ponctuée

Contenu de la vésicule

T. Variable selon les moments du développement.

Pa. Le phycome immature contient un seul noyau, un seul chloroplaste, un pyrénôïde enrobé d'amidon. Le plaste se divise en de nombreux petits disques qui se portent d'abord à la périphérie et ensuite dans la vésicule entière.

Pt. Le phycome immature contient un seul noyau, de petits globules de lipides, de nombreux plastes discoïdes chacun avec son pyrénôïde enrobé d'amidon. À mesure que le phycome grossit son contenu continue à se diviser à l'exception du noyau.

H. Le phycome immature contient un seul noyau, un "réservoir", un chloroplaste avec deux pyrénôïdes. Le noyau se divise quand le phycome a cessé de grossir, le contenu se ségrège ensuite en produisant des "rosettes" dont la forme varie selon les espèces.

Fission

Dans tous les cas la déhiscence s'opère par une fente latérale de la paroi externe.

T. Le phycome à paroi épaisse contient des masses cellulaires groupées par 4, puis 8, puis 16 globules. À maturité la paroi externe se fend. De nombreuses cellules motiles, encore sans flagelle, emplissent la paroi interne mince et souple qui est sortie par la fente de la paroi externe. Quand elles sont libérées les cellules motiles acquièrent leurs flagelles et chacune se divise par fission en deux cellules-sœurs de même taille.

Pa. À l'intérieur du phycome mûr, pendant que le noyau se divise, le contenu de la vésicule se morcelle autour des noyaux en masses de plus en plus petites jusqu'à ce que des cellules motiles soient produites et que chacune émette des flagelles.

Pt. La division du contenu cellulaire se poursuit à l'intérieur de la paroi interne qui s'est dégagée de la fente de la paroi externe jusqu'à ce que la vésicule réduite à sa paroi interne soit remplie de cellules motiles flagellées. Les flagelles se forment après que la cellule est sortie de la paroi externe et avant qu'elle sorte de la paroi interne.

H. Le contenu du phycome se scinde rapidement. Les globules s'accumulent en périphérie sur la face interne de la paroi externe. Le noyau ne commence à se diviser que quand le phycome est mûr. Les flagelles se forment à l'intérieur des deux parois, avant que la paroi interne soit libérée. Celle-ci n'éclate qu'après de multiples divisions des cellules motiles qui se sont groupées en rosette dont elles sortent après une dernière scission.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

La section du phycome d'un *Tasmanites* de Scanie a montré que son contenu s'était divisé en quatre masses. La paroi interne de phycomes plus mûrs contenait des cellules motiles groupées en boules pyritisées (jusqu'à 16 boules - elles peuvent être plus nombreuses dans les phycomes actuels).

Fait tout à fait exceptionnel, des flagelles du stade motile ont été conservés, et même des cellules flagellées en train de se diviser. Ces flagelles sont longs, comme pour *Pachysphaera* et *Pterosperma*, beaucoup plus longs que ceux de *Halosphaera*. Aucun flagelle n'a été détecté avant que les cellules motiles ne se soient dégagées de la paroi interne dilatée : c'est un caractère commun avec *Pachysphaera* (les flagelles de *Halosphaera* se forment à l'intérieur du phycome avant que la paroi interne ne soit libérée ; ceux de *Pterosperma* se forment après que les cellules sont sorties de la paroi externe mais quand elles sont encore à l'intérieur de la paroi interne).

Selon GUY-OHLSON les *Tasmanites* du Toarcien de Scanie diffèrent de toutes les Pyramimonadales récentes en ce que leurs quatre flagelles, au lieu d'émerger séparément d'une même région de la surface, semblent sortir comme une entité unique qui se subdivise ensuite. Mais n'est-ce pas un artefact de conservation ?

GUY-OHLSON a observé parmi des milliers de spécimens, tous extraits d'un même niveau bien défini, des variations considérables en dimensions, en ornementation de surface et en état de conservation. Cependant GUY-OHLSON & BOALCH (1992) ont relevé entre les *Tasmanites* du Toarcien de Scanie, ceux du Carbonifère supérieur de Tasmanie et l'actuelle *Pachysphaera pelagica* des ressemblances si étroites qu'ils ont conclu que les trois espèces appartiennent à un genre unique pour lequel le nom de *Tasmanites* a la priorité. Les variations en dimensions et en ornementation dépendent de l'état de conservation du spécimen et du stade de développement qu'il avait atteint au moment du dépôt. Beaucoup de phycomes provenant d'un même plan de couche se trouvaient au même stade de développement. C'est l'indice qu'ils avaient mûri en même temps. On

peut supposer que leur cycle vital était régi, comme pour les Pyramimonadales d'aujourd'hui, par une périodicité lunaire.

6.3. Dans le répertoire de MENDELSON & SCHOPF (1992) cinq espèces de *Tasmanites*, *T. bobrowskii*, *T. piritaensis*, *T. tenellus*, *T. variabilis* et *T. volkovae*, sont attribuées au Cambrien inférieur et deux, *T. vindhyanensis* et *T. rifejicus*, au "Précambrien".

Prenons *T. tenellus* de Lükati, en Estonie (TALYZINA & MOCZYDLOWSKA, 2000), pour exemple d'un *Tasmanites* au début du Phanérozoïque. Vésicule sphérique. Diamètre de 83 à 130 µm. Paroi homogène, unistratifiée, opaque aux électrons, épaisse de 1.5 à 2.2 µm (elle est plutôt mince par comparaison avec d'autres espèces). Des canaux perpendiculaires à la cavité vésiculaire apparaissent à la surface en tant que pores d'un diamètre de 175 nm environ, distribués "*evenly but without determined pattern all over the wall*".

L'une des deux espèces du "Précambrien", *T. vindhyanensis*, a été décrite dans les Suket Shales du Groupe Semri, en Inde, dont la date reste contestée (ca. 1050 Ma ?). La seconde, *T. rifejicus*, a une large distribution et beaucoup de sites où on l'a trouvée sont antérieurs à 750 Ma : Vadsø (Norvège, ca. 810 Ma), Veteranen (Spitzberg, ca. 850 Ma), Kwagunt (USA, ca. 860 Ma ?), Podinzer (Russie, vers 925 Ma), Galeros (USA, ca. 930 Ma), Red Pine Shale, Uinta Mountains (USA, ca. 950 Ma). En 1999 SAMUELSSON *et alii* ont découvert dans le bassin de Thulé, au Nord-Ouest du Groenland, dans des couches datées de ca. 1200 Ma, trois exemplaires tout à fait caractérisés de *T. rifejicus*. La vésicule sphéroïde des deux spécimens qu'ils ont mesurés a un diamètre de 63 à 77 µm. Sa paroi est parsemée de pores arrondis ou légèrement elliptiques d'un diamètre de 0,5 µm, séparés par des intervalles de 0,5 à 4 µm. Il est vrai que ces pores ne sont ni aussi fins ni aussi régulièrement disposés que ceux des *T. rifejicus* de Podinzer (vers 925 Ma), mais ceux-ci sont beaucoup moins anciens. Il est vrai aussi qu'on n'a pas formellement démontré que les pores visibles en surface sont l'orifice de canaux, mais on pourrait en dire autant de beaucoup de fossiles dont l'attribution au genre *Tasmanites*

n'a pas été contestée.

Si le genre *Tasmanites* était représenté à Thulé, vers 1200 Ma, par des fossiles qui ne diffèrent par aucun caractère important de ceux qui ont abondé en Scanie un milliard d'années plus tard, il n'est pas invraisemblable que des Tasmanitacées plus primitives, plus grossières, soient plus anciennes encore. C'est peut-être le cas (je ne prétends en aucune façon que ce soit démontré) pour des acritarches de Zigazino-Komarovsk (ca. 1350 Ma) et de Bakal (ca. 1500 Ma) que YANKAUSKAS (1982) a rapportés à *Trematosphaeridium holtedahlii* mais qui se distinguent des spécimens habituels de cette espèce par leur coque épaisse "perforée de pores grossiers" (MENDELSON & SCHOPF, 1992). Il est certes possible que les prétendus pores soient des perforations secondaires dues à l'altération. Cependant il n'est pas exclu qu'il s'agisse de vrais pores et que ces fossiles soient des parents primitifs de *Tasmanites* puisque, comme nous allons le voir, il semble bien que des fossiles tout aussi anciens témoignent que d'autres types de Pyramimonadales existaient déjà à la même époque.

Annexe n° 7. Du côté de *Pterosperma*

7.1. étant donné que les flagelles du stade motile ne sont pas fossilisés sauf exceptions rarissimes, les seuls fossiles que les paléontologues aient pu rapporter aux "Prasinophycées" sont des phycomes. Par conséquent tous les fossiles qu'ils ont identifiés comme des "Prasinophycées" appartiennent à un seul des sept clades qu'on réunit sous ce nom, les Pyramimonadales. Et si nous mettons à part pour un moment le cas de *Leiosphaeridia* (voir Annexe n° 8), ils sont tous apparentés à deux seulement des genres présents dans le plancton actuel, *Pachysphaera* et *Pterosperma*.

TAPPAN (1980) inclut la famille des Tasmanitacées dans l'ordre des Pterospermatales (SCHILLER, 1925) et réunit *Pyramimonas*, *Halosphaera* et *Leiosphaeridia* dans l'ordre des Pyramimonadales. Cette classification ne peut être maintenue puisque les analyses moléculaires ont montré que la ligne de clivage passe, pour les formes actuelles, entre *Pyramimonas* + *Pterosperma* + *Pachysphaera* et *Halosphaera* + *Cymbomonas*.

On distingue parmi les phycomes de *Pterosperma* deux types principaux. L'un est caractérisé par une "aile" unique, qui est plutôt un anneau équatorial membraneux, l'autre par de multiples "ailes" dont l'intersection délimite des champs polygonaux. Les deux groupes d'espèces ont de nombreux parents présumés parmi les fossiles. TAPPAN (1980) les a classés comme suit :

Famille Pterospermellaceae (EISENACK, 1972), apparentée aux espèces de *Pterosperma* qui ont un anneau équatorial : *Duvernaysphaera*, *Heliospermopsis*, *Hidasia*, *Polyedryxium*, *Pterospermella*, *Pterospermopsimorpha*, *Savitrinia*, *Senzeillea*, *Staplinium*.

Famille Cymatiosphaeraceae (MÄDLER, 1963), apparentée aux espèces de *Pterosperma* dont la surface est divisée en champs polygonaux par un réseau de membranes ou de crêtes : *Apiroschadon*, *Cymatiosphaera*, *Cymatiosphaeropsis*, *Dasyhopsis*, *Dictyochroa*, *Dictyosphaeridium*, *Incurvatina*, *Lophodictyotidium*, *Melikeriopalla*, *Muraticavea*, *Ovnia*, *Pterotosphaerula*, *Ptilotoscolus*, *Retialetes*, *Romasphaera*, *Schizosporis*.

TAPPAN a cru bon d'ajouter une famille Pterosphaeridiaceae (MÄDLER,

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

1963), réservée à l'unique genre *Pterosphaeridia*, caractérisé par un gros pore au milieu de chacun des champs polygonaux du type précédent, dont la nouvelle "famille" n'est manifestement qu'une variante spécialisée.

Comme pour les Tasmanitaceae les synonymies ne sont pas rares et certaines attributions sont erronées. *Schizosporis*, par exemple, désigne en réalité la zygospore d'une Zygnématale (Streptophyte). Retenons pour le présent propos que les Ptérospermellacées et les Cymatiosphaeracées se sont beaucoup diversifiées au Paléozoïque, surtout au Dévonien, mais que les deux "familles" existaient déjà au "Précambrien".

7.2. La parenté entre les *Pterospermella* fossiles et les *Pterosperma* à membrane annulaire a été reconnue dès 1933 par WETZEL. *Pterospermella* est représentée au Cambrien inférieur par plusieurs espèces. La *P. simica* de Podinzer, en Russie, remonte à plus de 900 Ma (YANKAUSKAS, 1982) et les cinq spécimens de *Pterospermella* sp. que SAMUELSSON *et alii* (1999) ont récoltés à Thulé remontent à 1200 Ma. Quelques années plus tôt HOFMANN & JACKSON (1996) avaient rapporté un autre fossile de Thulé à la *Pterospermopsimorpha insolita* de TIMOFFEV. Les deux genres ne seraient-ils pas synonymes ? La vésicule, de contour ovale ou circulaire, est entourée d'une membrane équatoriale qui est large, transparente et légèrement ridée. La ratio du diamètre total à celui de la vésicule centrale varie de 1.3 à 1.8. Par ces caractères les *Pterospermella* de Thulé ne diffèrent en rien des spécimens du Phanéozoïque.

Les fossiles qu'EISENACK (1972) avait réunis sous le nom de *Pterospermella* ont été répartis par YANKAUSKAS *et alii* (1989) entre deux genres, *Pterospermopsimorpha* et *Simia*. Ils ont en commun une paroi double. La différence est que la membrane externe entoure entièrement la paroi interne de *Simia*, alors qu'elle n'est présente chez *Pterospermopsimorpha* (ou *Pterospermella*) qu'en position équatoriale. SAMUELSSON *et alii* (1999) ont rapporté à *Simia annulare* cinq spécimens de Thulé. La vésicule interne est lisse, le plus souvent

opaque aux électrons. La membrane externe est mince, transparente, elle peut être lisse ou finement granulée. Le diamètre total varie de 41 à 45 μm et celui de la vésicule de 32 à 41 μm (si on inclut les spécimens attribués à *Simia* sp. le diamètre total varie de 24 à 52 μm , celui de la vésicule de 20 à 45 μm).

L'origine des Ptérospermopsimorphides pourrait être très ancienne. YANKAUSKAS (1982) a rapporté à ce clade *Eomarginata striata* de Bakal, ca. 1500 Ma, et de Satka, ca. 1550. MENDELSON & SCHOPF (1992), souvent très sceptiques envers les interprétations de cet auteur, l'ont approuvé.

7.3. Bien que selon TAPPAN les Cymatiosphaeracées ne soient pas antérieures à l'Ordovicien, *Cymatiosphaera* est représentée par une demi-douzaine d'espèces dans le Cambrien inférieur de Pologne (*C. cristata*, *C. favosa*, *C. membranacea*, *C. minuta*, *C. neresica*) et de Sibérie (*C. labrovii*). Ce genre fait partie des "herkomorphes", caractérisés par les crêtes qui divisent la surface de la vésicule sphéroïde en champs polygonaux. Ce morphotype n'est pas commun au "Précambrien". On a pourtant trouvé une *Cymatiosphaera precambrica* à Hailituo, en Finlande, ca. 650 Ma (TYNNI & DONNER, 1980), des *Cymatiosphaera* et des *Dictyosphaeridium* à Kandyk, en Sibérie, ca. 700 Ma (TIMOFEEV, 1966, 1969). Les fossiles plus anciens de Miroedikha, ca. 850 Ma, d'Il'yushkana, ca. 1200 Ma, et de Strel'nye Gory, ca. 1300 Ma, qu'on a attribués à *Dictyosphaeridium* ne sont peut-être que des sphéromorphes déformés.

Le doyen des herkomorphes qu'on a identifiés de façon sûre a été recueilli à Visingsö, en Suède. Il s'appelle *Peteinosphaeridium reticulatum* (VIDAL, 1976) et il est daté de ca. 770 Ma. Un énigmatique fossile sans nom est presque deux fois plus vieux. Il provient du Supergroupe de Belt, en Montana, ca. 1430 Ma. D'après sa description par HORODYSKI (1980), cet acritarce "segmenté en polygones et à surface bosselée" pourrait passer pour un avant-coureur des herkomorphes. Ce n'est probablement qu'une convergence, mais ce fossile aberrant demande à être réexaminé de près.

Annexe n° 8. Certains acritarches précambriens représentent-ils des lignées de Pyramimonadales aujourd'hui disparues ?

La question peut être posée à partir d'un fossile de Svanbergfjellet, au Spitzberg, ca. 750 Ma, *Dictyotidium fullerene* (BUTTERFIELD *et alii*, 1994). Le genre *Dictyotidium* est représenté dans le Cambrien inférieur de Pologne par deux espèces, *D. birvetense* et *D. priscum*, qui sont clairement des herkomorphes, mais *D. fullerene* paraît faire transition entre les herkomorphes et les acanthomorphes. La surface de la vésicule, d'un diamètre de 30 à 60 µm, est réticulée par des crêtes qui délimitent des champs polygonaux larges de 1.5 à 4 µm. Les points d'intersection sont marqués par des épines courtes mais robustes qui supportaient une fine membrane tendue au-dessus du réseau primaire.

Un autre morphotype sans équivalent actuel, *Polyedryxium*, pourrait appartenir aussi aux Pyramimonadales (COLBATH & GRENFELL, 1995). Bien que la vésicule ait la forme d'un polyèdre et non d'une sphère, il a tout apparence d'un phycome : taille très variable, déhiscence par une ligne de rupture préformée, surface divisée en champs polygonaux. La paroi de plusieurs espèces est même perforée de pores. Ainsi *Polyedryxium* ressemble par certains caractères à *Cymatiosphaera*, par d'autres à *Tasmanites*. Ce genre est présent à Moty, en Sibérie, au début du Cambrien, et il l'était peut-être à Muhos, en Finlande, avant la glaciation de Varanger, ca. 650 Ma.

La relation entre les herkomorphes et certains acritarches dont la coque, au lieu d'être arrondie, dessine un polyèdre anguleux, n'est pas claire. Les prismatomorphes en forme d'octaèdre sont représentés par *Octoedryxium* à Derlo, en Podolie, ca. 600 Ma (TIMOFEEV, 1973), à Olkha, en Sibérie, ca. 700 Ma (AKUL'CHEVA *et alii*, 1981), à Båtsfjord, en Norvège, ca. 730 Ma (VIDAL & SIELDECKA, 1983), à Visingsö, en Suède, ca. 770 Ma (VIDAL, 1976), à Lakhandu (Sibérie) ca. 1020 Ma (TIMOFEEV & GERMAN, 1976). Le polygonomorphe *Podolina*, à contour polygonal, commun en Podolie ca. 600 Ma, est peut-être représenté

ca. 730 Ma à Båtsfjord, en Norvège, par la plus petite de ses espèces, *P. minuta* (VIDAL & SIELDECKA, 1983). La position taxinomique de ces genres est obscure mais ils ont quelque ressemblance, tout comme *Polyedryxium*, avec les herkomorphes.

Une partie des acritarches qu'on appelle "acanthomorphes" à cause de leurs épines, ou "hystrichosphères" parce que la boule paraît se hérissier comme un porc-épic, appartiennent aux Dinoflagellés (au sens large). Un biomarqueur, la dinostérane, que ces protistes sont seuls capables de synthétiser, a permis de leur rapporter trois acritarches épineux du Cambrien inférieur de Lükati, en Estonie, *Comasphaeridium*, *Globosphaeridium* et *Skiagia* (TALYZINA *et alii*, 2000).

Note. Par Dinoflagellé au sens large, j'entends tous les Alvéolates qui sont phylétiquement plus proches des Dinoflagellés actuels que des Ciliés. Ce phylum inclut non seulement les Dinocaryotes (ou Dinoflagellés au sens strict) mais les Syndinea, les Ellobiopsida, les Parkinsidea, les Colpodellida, les Apicomplexa et probablement d'autres lignées aujourd'hui disparues. Nous ne savons pas délimiter avec précision le clade que caractérisent la dinostérane d'une part et la dinosporine d'autre part. Ces molécules ont pu secondairement disparaître des lignées parasites. La plupart des fossiles qu'on a identifiés au Précambrien comme "Dinoflagellés" d'après ces biomarqueurs appartiennent probablement au groupe-souche dont les Dinocaryotes (entre autres) sont issus plutôt qu'aux Dinoflagellés au sens strict.

Cependant rien ne prouve que tous les acritarches épineux soient, en ce sens élargi, des Dinoflagellés. *Tanarium conoideum* de Kursov, en Yakoutie (KOLOSOVA, 1991), est lui aussi un acanthomorpe caractérisé : sphère d'un diamètre de 124-168 µm, épines longues de 24-50 µm, larges à la base de 9-22 µm, creuses, communiquant avec le centre de la vésicule (MOCZYDLOWSKA, 2005). Les spécimens de cette espèce qu'on a trouvés à Tanana, en Australie, ca. 580-565 Ma, ont fait l'objet d'analyses biochimiques. Leur paroi contient une algaenane. MARSHALL *et alii* (2005) ont conclu que *Tanarium* est une Chlorophycée. S'agit-il précisément de cette classe d'algues vertes plutôt que d'une autre, par exemple des Trébouxiophycées ? Je ne sais. En tout cas la preuve est faite qu'il existait au Précambrien des

Chlorophytes à coque épineuse.

Le partage entre les acanthomorphes qui s'apparentent soit aux Dinoflagellés, soit aux Chlorophytes, pose des problèmes qui ne sont aujourd'hui que très partiellement résolus. Les formations supérieures du Supergroupe de Thulé contiennent quelques acritarches non sphéromorphes extrêmement rares (un ou deux spécimens seulement de chaque type) qu'on ne trouvait pas dans les sédiments qui se sont déposés dans la même région à Baylot avant 1190 Ma. On peut dater ces fossiles entre 1100 et 1200 Ma. Ils ont été désignés comme *Lophosphaeridium*, ? *Comasphaeridium*, cf. *Vandalosphaeridium* et cf. *Trachyhystrichosphaera*.

Le ? *Comasphaeridium* de Thulé, couvert d'épines denses et courtes non ramifiées, est beaucoup plus simple que les spécimens plus récents à "chevelure" élaborée de Pertataka, en Australie, vers 590 Ma, ou de Lükati, en Estonie, vers 530 Ma. Ces derniers étaient associés à la dinostéranne qui est la signature des Dinoflagellés (TALYZINA *et alii*, 2000).

COLBATH & GRENFELL (1995) pensent que *Lophosphaeridium*, malgré l'aspect très particulier de sa surface ornée de granules ou de pustules, est une "Prasinophycée" : comme pour un phycome ses dimensions sont très variables et sa déhiscence s'opère par une ligne de rupture préformée le long d'un grand cercle. Mais non. D'après les spécimens de Lükati (TALYZINA *et alii*, 2000) il s'agit à nouveau d'une lignée aberrante de Dinoflagellés.

Le ? *Vandalosphaeridium* de Thulé porte de courtes épines qui soutenaient une fine membrane externe. Le diamètre du corps central est de 43 µm, le diamètre total est de 47 µm. Les épines sont plus épaisses, plus robustes sur les espèces plus récentes comme *V. walcottii* (Kwagunt, ca. 850 Ma) ou *V. varangerii* (Ekkeroy, ca. 700 Ma ; Tanafjord, ca. 675 Ma), ainsi nommé parce qu'il a persisté jusqu'à la glaciation de Varanger. Ce genre a des traits communs avec *Dictyotidium*. C'est peut-être une Pyramimonadale épineuse mais son statut est incertain.

Le cf. *Trachyhystrichosphaera* de Thulé porte des processus non pointus, creux, dont la cavité paraît déboucher à l'intérieur de la vésicule. Sur le vif cet acritarce était sphéroïde mais il est devenu ovale par compression. Longueur : 360 μm , largeur : 295 μm . L'espèce-type *T. aimikia* de Lakhanda, en Sibérie, ca. 1040 Ma, a été définie par HERMANN (1976). Ce genre est représenté autour de 750 Ma dans deux sites du Spitzberg, à Svanbergfjellet (BUTTERFIELD *et alii*, 1994) et dans la Formation sus-jacente de Draken (KNOLL *et alii*, 1991), par de nombreux spécimens excellemment conservés que KNOLL a interprétés comme des phycomes de "Prasinophycées".

La vésicule sphérique de *Trachyhystrichosphaera* porte des "épines" creuses larges de 4 à 8 μm , dont la longueur, la forme (conique, cylindrique, à bout renflé ou bifurqué) et la distribution sont hautement variables. Le fait que leur longueur varie sur un même individu suggère que de nouvelles "épines" continuent à pousser lorsque la sphère grossit, et que par conséquent celle-ci ne correspond pas à un kyste dormant mais à un phycome métaboliquement actif. Son diamètre est en général compris entre 250 et 700 μm mais il peut atteindre 2700 Ma : son volume a pu augmenter cinq cents fois ! Les "épines" communiquent avec la cavité de la vésicule. Celle-ci est souvent entourée d'une très fine enveloppe externe qui, sur les spécimens silicifiée, apparaît bistratifiée. Certaines vésicules ont des épines denses mais très courtes. Cela suggère que l'individu avait commencé la phase phycome de son cycle vital en tant que léiosphère et qu'il n'avait différencié qu'ensuite ses épines et son enveloppe externe (celle-ci ne se formant qu'après l'apparition des premières épines). Les individus qui ont le plus grand nombre d'épines sont en général ceux où elles sont les plus uniformes et les plus régulièrement implantées et dont l'enveloppe externe est la plus développée.

Cependant plusieurs particularités s'accordent mal avec les caractères qu'on attendrait d'une Pyramimonadale. Un spécimen de Svanbergfjellet a subi une fission binaire, quelques-uns montrent une constriction médiane, d'autres ont tendance à émettre des

excroissances qui aboutissent presque à former des vésicules secondaires. L'enveloppe externe était probablement adhésive, indice que l'organisme a pu temporairement cesser de flotter dans le plancton pour se fixer sur un substrat. BUTTERFIELD (2005) estime que *Trachyhystrichosphaera* était sans doute benthique et peut-être hétérotrophe. Il s'agirait, selon lui, d'un champignon. C'est une attribution hautement hasardeuse. On pourrait plutôt penser à une parenté avec *Cimatiosphaeroides* dont un spécimen de Wyniatt, ca. 850 Ma, porte le pylome polygonal qui est fréquent parmi les Dinoflagellés (BUTTERFIELD & RAINBIRD, 1998). Pour l'instant le statut de *Trachyhystrichosphaera* reste en suspens.

Le doyen des acanthomorphes actuellement connus provient du Groupe de Ruyang, en Chine du Nord, et remonte à ca. 1150-1250 Ma (sur cette date, voir Annexe n° 12). Il a reçu le nom rébarbatif de *Shuiyousphaeridium macroreticulatum* (YAN *et alii*, 1992). Son diamètre varie de 50 à 300 µm. Ses épines, longues de 10 à 15 µm, sont des tubes creux ramifiés dont l'extrémité distale sous-tendait une membrane externe. La vésicule est revêtue par un réseau de crêtes qui délimitent des champs polygonaux porteurs d'une mosaïque d'écailles jointives. C'est à ce réseau que le fossile doit l'adjectif spécifique de son nom, *macroreticulatum*. La face interne de la paroi montre le revers de la même ornementation : des plaques hexagonales étroitement apposées et taillées en biseau. Les images obtenues par TEM (JAVAUX *et alii*, 2004) ont révélé que la paroi est épaisse de 1.5 µm et composée de trois couches. La couche médiane, épaisse de 391-586 µm, opaque aux électrons, homogène, est composée de plaques organiques. Elle recouvre une couche interne plus fine, transparente aux électrons, et elle est elle-même recouverte par une couche externe composée par des débris mal définis et par la base des épines sectionnées.

BUTTERFIELD (2005) a cru reconnaître en *Shuiyousphaeridium* un champignon. Il a comparé sa mosaïque pariétale aux cellules polygonales épaissies qui composent les ascocarpes des Pyrénomycètes. Cette hypothèse se heurte à deux objections

majeures. L'une est que la ressemblance alléguée concerne uniquement les Pyrénomycètes qui sont des Ascomycètes très dérivés - si dérivés que leur présence à une aussi haute époque est, du point de vue de la phylogénie moléculaire, tout à fait improbable. L'autre est que le fossile de Ruyang est certainement unicellulaire et n'est donc pas comparable à ces organes muticellulaires que sont les ascocarpes.

La mosaïque pariétale de *Shuiyousphaeridium* a des équivalents dans deux acritarches sans épines de Ruyang, *Foliomorpha* et *Dictyosphaera*, et un précurseur dans un étrange fossile de Roper, en Australie (ca. 1450 Ma), *Satka favosa*. Elle fait penser au revêtement d' "écaïlles" des "Prasinophycées". Ce rapprochement intéresse directement notre propos, car il suggère que le doyen des acanthomorphes pourrait être un parent des Pyramimonadales. Bien entendu on ne peut évoquer cette idée qu'avec une extrême prudence car la ressemblance (à supposer qu'elle soit réelle) pourrait être fortuite et d'autres comparaisons seraient possibles (voir Annexe n° 9).

La prudence était de bon conseil. Une analyse récente (YIN *et alii*, 2005) d'échantillons des roches de Ruyang qui contenaient d'abondants fossiles de *Shuiyousphaeridium* et de *Dictyosphaera* a révélé la présence d'un biomarqueur, un dinostéroïde triaromatique (stéranes C27-29) qui est une "signature" des Dinoflagellés. Le mode d'exkystement s'accorde avec cette parenté. Les coques de *Shuiyousphaeridium* qui se sont scindées en deux hémisphères ont des équivalents à la fois parmi les Dinoflagellés et chez *Tasmanites*, mais plusieurs *Dictyosphaera* ont un pylome circulaire qui est fréquent parmi les Dinoflagellés mais étranger aux Pyramimonadales - à moins que le prétendu pylome ne soit en réalité le point d'insertion d'un flagelle, comme c'est le cas pour l'Euglène *Trachelomonas* (LINDGREN, 1981). En attendant que la mosaïque pariétale de *Shuiyousphaeridium* ait fait l'objet d'une comparaison détaillée avec celle des autres organismes qui partagent avec lui un caractère aussi singulier et aussi rare, au premier chef les "Prasinophycées" mais aussi les Cryptistes et

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

certains Glaucophytes, le problème de sa position taxinomique reste ouvert.

Annexe n° 9. L'ultrastructure de la paroi du pycome des Pyramimonadales actuelles et fossiles

9.1. Les études sur l'ultrastructure pariétale des microfossiles au moyen du microscope à balayage électronique (TEM) ont été initiées en 1968 par JUX. Les premiers résultats qu'il a publiés n'ont pas tous été probants. JUX avait tendance à voir trop souvent des canaux radiaires. MARTIN & KJELLSTRÖM (1973) l'ont réfuté pour *Baltisphaeridium*, COLBATH & GREENFELL (1995) pour *Peteinosphaeridium* (le spécimen qu'il avait attribué à *P. trifurcatum* appartenait en réalité à *Ordovicium*) et TALYZINA *et alii* (2000) pour *Chuarina* : tous leurs prétendus canaux, irréguliers par leur forme et par leur distribution, s'étaient formés par diagénèse secondaire.

TALYZINA & MOCZYDLOWSKA (2000) ont distingué parmi les fossiles du Cambrien inférieur de Lükati, en Estonie, quatre types de paroi vésiculaire :

- *Tasmanites tenellus* : paroi homogène, opaque aux électrons, ponctuée de pores.
- *Globosphaeridium*, *Comasphaeridium*, *Skiagia* (Dinoflagellés) : paroi homogène, opaque aux électrons.
- *Archaeodiscina* (acanthomorphe) : paroi homogène, transparente aux électrons.
- *Leiosphaeridia* : paroi pluristratifiée à couche externe trilaminaire, couche intermédiaire homogène claire, couche interne homogène opaque aux électrons.

Malgré les différences de leur ultrastructure *Leiosphaeridia pelucida* et *Archaeodiscina umbonulata* se ressemblent par la taille de leur vésicule, par l'épaisseur de sa paroi et surtout par leur faible luminescence, contrairement aux Dinoflagellés, à *Pterospermella* et à *Tasmanites* qui sont hautement fluorescents.

AROURI *et alii* (1999, 2000) ont distingué à Tanana, dans l'Ediacarien supérieur du Bassin Central d'Australie, trois types de

paroi.

- *Alicesphaeridium*, *Tanarium* et espèce C2 : paroi épaisse de ca. 300 nm à trois couches, l'externe opaque aux électrons, les couches interne et moyenne à texture fibrillaire avec de fines laminations.
- *Multifronsphaeridium* et espèce A : paroi à couche externe trilaminée semblable aux TLS de beaucoup de Néochlorophytes actuels.
- *Chuarina*, *Tasmanites*, *Leiosphaeridia* : paroi homogène opaque aux électrons.

Ces indications ne sont pas claires. *Tanarium*, qu'AROURI a pris pour un parent des Dinoflagellés, est plutôt un Néochlorophyte au même titre que *Multifronsphaeridium* bien qu'il ne semble pas avoir de TLS. Ses fibrilles sont peut-être un artefact.

Sur la paroi de l'ensemble hétéroclite des acritarches qu'on a rapportés à *Leiosphaeridia*, voir Annexe n° 12.

9.2. Le phycome de toutes les Pyramimonadales actuelles qui ont été décrites, qu'il s'agisse de *Pachysphaera*, de *Pterosperma* ou de *Halosphaera*, a invariablement une double enveloppe : une paroi interne à base de pectine soluble dans l'eau et une paroi externe beaucoup plus épaisse qui contient une INH, une substance hautement résistante à l'hydrolyse et à l'acétolyse.

La paroi de *Halosphaera* est beaucoup moins épaisse (1 μm) que celle de *Tasmanites* (toujours plus de 1.5 μm , d'ordinaire entre 2.5 et 5.0 μm). Ces différences existent aussi parmi les fossiles, en particulier parmi ceux qu'on a rapportés à "*Leiosphaeridia*". EISENACK (1956) avait cru que des acritarches à paroi épaisse tels que *Tasmanites* étaient incapables de vie pélagique et devaient être des kystes benthiques. *Pachysphaera* pourtant est pélagique, ses inclusions lipidiques l'aident à flotter. Les épaisissements de paroi de plusieurs léiosphères fossiles ont leur équivalent sur les spécimens de *Pachysphaera* qu'on a soumis à macération. Ils sont formés par extrusion de substances lipidiques.

Jux (1969a-b) a observé dans la paroi externe de *Halosphaera* et

de *Pachysphaera* des lamelles de croissance qui montrent que l'épaississement et l'agrandissement de cette paroi progressent depuis sa face interne vers sa face externe. Les canaux radiaires de *Pachysphaera* et les *pilae* de *Halosphaera* jouent un rôle important dans le transport de matériaux chimiques pour la croissance de l'enveloppe vésiculaire et pour les échanges osmotiques.

KJELLSTRÖM (1968) a comparé deux espèces de *Tasmanites*, *T. punctatus* du Permien de Tasmanie et *T. erraticus* du Silurien d'Allemagne. Il a observé dans *T. punctatus* des lignes concentriques marquant la sécrétion de matière organique durant la croissance et dans *T. erraticus* des couches concentriques à fines lamelles avec des aires d'alvéoles claires dispersées. Jux (1968, 1975, 1977) a réexaminé les deux espèces et n'a trouvé qu'une paroi homogène avec de nombreux canaux radiaires rectilignes de petit calibre.

9.3. Les "Prasinophycées" actuelles sont revêtues par des "écailles" organiques disposées en une, deux ou trois couches sur le plasmalemme du corps cellulaire et sur la membrane flagellaire.

Parmi l'assemblage paraphylétique des "Prasinophycées" les écailles caractérisent les Pyramimonadales, les Mamiellales, les Nephroselmiales, les Pseudoscourfieldiales et les Chlorodendrales. Elles sont inconnues des clades composés uniquement de formes coccoïdes, les Prasinococcales et les Picocystidiales. Si on met à part les Mamiellales dont les écailles ont été secondairement simplifiées et se réduisent à une seule couche de polygones en toile d'araignée (*spiderweb*), à moins qu'elles n'aient complètement disparu (*Micromonas pusilla*), le revêtement comporte trois couches. La couche interne, directement apposée au plasmalemme, consiste en un pavement de très petites écailles carrées ou pentagonales. Ce caractère se retrouve chez *Mesostigma*, il doit être plésiomorphe pour les Viridiplantae. Les écailles de la seconde couche prennent la forme soit de petites étoiles (*Nephroselmis*, Chlorodendrales), soit de bâtonnets (*Pseudoscourfieldia*), soit de toiles d'araignée (*Pterosperma*, *Pachysphaera*), soit de boîtes carrées (*Pyramimonas*, *Halosphaera*).

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Celles de *Mesostigma* ont la forme de fuseaux. Les écailles de la troisième couche sont en forme de couronne chez *Mesostigma*. Elles prennent chez les Pyramimonadales un aspect variable qui fait parfois penser à une corbeille ou à l'armature d'un chapeau. Dans le cas de *Cymbomonas*, les écailles des deux couches externes sont semblables et au début de leur développement elles ressemblent beaucoup aux écailles mûres en *spiderweb* de *Mamiella*.

La formation d'écailles a été observée dans les cellules motiles de *Halosphaera* (MANTON *et alii*, 1963 ; HORI *et alii*, 1985) et de *Cymbomonas* (MOESTRUP *et alii*, 2003). Elles sont élaborées à l'intérieur des citernes de l'appareil de Golgi et emmagasinées dans des vésicules. Lorsqu'elles ont achevé de prendre forme, elles migrent vers la surface cellulaire et la membrane qui borde les vésicules fusionne avec la membrane plasmique. Le phycome qui vient de se former conserve le revêtement écailleux de la cellule motile, mais ses écailles ne tardent pas à disparaître et la membrane qui les recouvrait se confond avec la paroi externe. Les écailles du kyste jeune de *Cymbomonas* sont enrobées dans du mucilage, leur disposition en couches séparées n'est plus discernable et, comme pour le phycome de *Halosphaera*, elles deviennent vite caduques.

Les écailles ont fusionné dans la thèque des Chlorodendrales. Elles ont en général disparu des Chlorophytes moins anciens (phylogénétiquement) que les "Prasinophycées". Elles subsistent dans quelques genres d'Ulvophycées et quelques espèces de *Pedinomonas*.

Du point de vue phylogénétique les "écailles des Prasinophycées" remontent certainement à l'ancêtre commun des Viridiplantae puisqu'on les trouve aussi sur des Streptophytes primitifs tels que *Mesostigma*. Elles ont peut-être leurs précurseurs parmi les Cryptistes dont la cellule motile est bordée par un ensemble de plaquettes organiques internes à la membrane plasmique qu'on appelle le périplaste (SANTORE, 1983 ; GILLOT, 1990). Ces plaquettes sont le plus souvent rectangulaires ou hexagonales (arrondies sur quelques espèces de *Cryptomonas*). Les flagelles des Cryptistes aussi peuvent

être couverts d'écailles (*Chroomonas*). Des plaques quadrangulaires renforcent la paroi creusée d'alvéoles du Glaucophyte *Cyanophora*. Ainsi ce type de revêtement pourrait remonter à l'ancêtre commun des Cryptistes et des Plantae (les deux phylums sont souvent associés sur les arbres phylétiques du SSU rRNA).

9.4. On a souvent écrit que la paroi du phycome des Pyramimonadales fossiles, en particulier de *Tasmanites*, est composée d'une couche unique et homogène. Sur l'organisme vivant, c'est presque certainement faux. Ce qui est vrai, c'est que cette couche est en général la seule qu'on ait pu observer sur les fossiles ; mais la paroi de la cellule vivante comportait probablement d'autres couches en dedans et au dehors de celle-ci, et certaines d'entre elles ont été parfois (quoique rarement) observées sur les fossiles. Cette assertion est inévitable si on admet la parenté de *Tasmanites* et *Pterospermella* avec des genres actuels dont la paroi comporte manifestement plusieurs couches.

L'étude par GUY-OHLSON (1988) des *Tasmanites* du Toarcien de Scanie, ca. 180 Ma, est exceptionnelle par les détails qu'elle fournit sur leur paroi. Au microscope optique les phycomes ont l'air de boules noires luisantes, toutes semblables, à la façon d'un tissu lustré par l'usage. Les canaux radiaires ne sont visibles que sur une partie des spécimens. Au microscope SEM on constate que ces *Tasmanites* étaient revêtues dans les deux stades de leur cycle vital (cellule motile flagellée et phycome) par des écailles en forme de fleur à six pétales, ou plus précisément d'un hexagone au pourtour arrondi et au centre bulbeux. L'ornementation est étonnamment variable et elle s'est développée de façon progressive. La membrane externe disparaît peu à peu de la surface et finit par ne plus laisser que des connexions cytoplasmiques en laissant mieux apparaître une mosaïque d'écailles dont la densité varie selon les stades de développement. Aux stades avancés on voit en surface non seulement des aires à ornementation dense, mais des aires où elle est plus clairsemée. La surface est parfois ornée dans la région équatoriale alors que les régions polaires sont complètement lisses. L'état de conservation joue aussi un rôle

important. Sur les spécimens mal conservés la mosaïque est par endroits érodée. Il n'y a pas de corrélation entre le développement de l'ornementation et la taille du spécimen.

Il est très probable que le phycome des Pyramimonadales fossiles était enveloppé, comme celui des espèces actuelles, par une double enveloppe mais que la paroi interne de pectine a été dissoute et que le fossile a conservé seulement sa paroi externe résistante à l'hydrolyse et à l'acétolyse. La couche externe devait être revêtue, au moins pour certaines espèces et à certains stades de leur développement, d'une mosaïque d'écailles qui a été très rarement observée sur les fossiles mais qui est nettement visible sur les *Tasmanites* de Scanie, et cette mosaïque elle-même était recouverte par une très fine pellicule dont ces spécimens n'ont gardé que des lambeaux. Le plus souvent cette membrane n'a laissé aucune trace du tout, soit parce qu'elle n'a pas été conservée à cause de sa fragilité, soit parce qu'elle a été détruite par le microscope SEM (si on n'a pas pris la précaution de la dessécher suffisamment), soit encore parce qu'on a enlevé délibérément ses débris pendant la préparation chimique du fossile afin de mieux voir la couche ornementée sous-jacente.

Le fait que la paroi de ces *Tasmanites* avait originairement trois couches (outre la pellicule externe) et non pas une seule, atténue la différence avec la paroi des actuelles Chlorophycées et celle des "*Leiosphaeridia*" de Roper qui ont trois couches. L'écart diminue encore si on considère que l'une des couches des Chlorophycées résulte peut-être phylétiquement d'une fusion entre les écailles ancestrales.

Annexe n° 10. Le mécanisme de déhiscence du phycome des Pyramimonadales actuelles et fossiles

On appelle "exkystement" ou "déenkystement" le processus par lequel une cellule végétative (ou plusieurs) sort (ou sortent) du kyste dormant où l'organisme avait vécu "en attendant" un environnement plus favorable avec une activité métabolique réduite au minimum. Dans le cas des Pyramimonadales j'emploierai de préférence le mot "déhiscence" pour désigner le processus par lequel les cellules motiles sortent du phycome, parce qu'un phycome n'est pas à proprement parler un kyste.

Lorsque le phycome d'une *Pachysphaera* a achevé de grossir, son noyau commence à se diviser et le contenu de la sphère, composé de multiples plastes et de multiples pyrénoides, se répartit autour de ces noyaux en sections dont la masse est de plus en plus petite à mesure que les noyaux se multiplient (PARKE, 1966). À la fin chacune de ces sections se transforme en une cellule flagellée, chacune avec un noyau, un chloroplaste et un pyrénouide. Alors la paroi interne du phycome s'enfle, une fissure apparaît sur sa paroi externe et les cellules-sœurs se libèrent de l'enveloppe à double paroi : la paroi interne, avec son contenu de cellules motiles, émerge à travers la fente de la paroi externe en continuant à grossir, puis elle se dégage de cette fente, enfin elle se brise en libérant ses cellules dans la mer. Le diamètre de l'enveloppe interne a pu devenir six fois plus grand que celui de l'enveloppe externe. En culture la durée totale de ce processus est de l'ordre de six heures.

Dans le cas de *Halosphaera* (PARKE & DEN HARTOG-ADAMS, 1965), lorsque le phycome est parvenu à maturité sa paroi interne se dilate et une fente apparaît dans sa paroi externe. La paroi interne s'insinue avec son contenu à travers cette fente, son contenu grossit peu à peu jusqu'à atteindre plusieurs fois le diamètre de la paroi externe et pour finir elle éclate, libérant dans la mer les cellules motiles qui n'avaient pas cessé de se scinder pendant qu'elle se dilatait.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

On avait trouvé depuis près d'un siècle des phycomes de *Pterosperma* fendus pour libérer leurs cellules motiles (HENSEN, 1887) mais on ne savait rien du processus de leur libération, lorsque PARKE *et alii* (1978) l'ont observé sur des spécimens de 17 espèces différentes de ce genre. Il a été préparé par un épaississement considérable de la paroi interne. Le contenu du phycome commence à se diviser en 2, 4 ou 8 masses uninucléées. Une région de la paroi externe qui a été prédéterminée par une ligne de fragilité ou par une suture de dehiscence (*release suture*) se fend et la paroi interne, avec son contenu, sort par cette fente. Peu après que la vésicule s'est évaginée elle grossit au point que son diamètre devient le double de celui de la paroi externe. Après la troisième division nucléaire les huit masses, chacune avec son noyau, développent des flagelles et chaque cellule flagellée séparément devient motile à l'intérieur de la paroi interne. Les scissions se poursuivent jusqu'à ce que chaque cellule motile contienne un seul globule de lipide. Le processus dure de 2 à 4 jours. À mesure qu'il progresse la paroi interne diminue d'épaisseur en devenant de plus en plus fragile, tandis que le volume de son contenu augmente jusqu'à ce que son diamètre dépasse 800 μm (16 fois celui de la paroi externe).

Selon WALL (1962) on n'a pas signalé de ligne préformée de rupture sur les phycomes de *Halosphaera*, bien que l'enveloppe de certains spécimens montre un épaississement localisé qui ressemble, en section oblique, à un pylome en formation. PARKE *et alii* (1978) n'en ont pas observé non plus sur les sections de la paroi des spécimens de *Pterosperma* qu'ils ont examinées au microscope électronique. Au contraire cette ligne a été observée par JUX (1969a-b) sur des phycomes mûrs de *Pachysphaera marshalliae* et sur des phycomes immatures de *Halosphaera russellii*.

L'idée que le dispositif de désenkystement (ou de dehiscence) doit être considéré comme un caractère stable et peut être utilisé pour la diagnose taxinomique a été énoncée par LOEBLICH (1970). COLBATH & GREENFELL (1995) en ont fait l'un des principaux critères distinctif des "Prasinophycées".

TAPPAN (1980) a dressé un inventaire des dispositifs de déhiscence. Je ne retiens que ceux qui existaient au Précambrien.

La rupture de la paroi peut être complète, si la vésicule se scinde en deux hémisphères dans le plan équatorial, ou partielle, si elle se fend le long du grand cercle sur moins d'une moitié de la circonférence. En ce cas elle peut être apicale ou latérale. Les bords de la fente peuvent n'être pas modifiés (*Solisphaeridium*), ou bien ils peuvent être ornementés (*Diexalloplasis*), ou encore ils sont lisses alors que le reste de la vésicule est ornementé (*Lophosphaeridium*).

La ligne de rupture n'est en général visible que peu de temps avant la déhiscence. Elle est cependant, jusqu'à un certain point, préformée. La paroi du phycome de l'actuelle *Pachysphaera* montre souvent une suture rectiligne ou faiblement arquée. Ses bords s'élargissent du côté externe quand on exerce sur la coque une pression modérée. C'est le long de cette ligne que la membrane externe se fendra pour évacuer le contenu du phycome.

Lorsqu'une ouverture circulaire est préformée et bouchée par un opercule qui se détache lors de la déhiscence, on a affaire à un "pylome". Si la largeur du pylome est inférieure à 25 % du diamètre de la vésicule on parle de "micropylome", et de "macropylome" si elle lui est supérieure. Lorsque la position du pylome n'est pas apparente avant l'exkystement parce que l'opercule a fusionné avec la vésicule (elle peut être cependant indiquée par des rides), on parle de "cryptopylome". Une ouverture polygonale, non pas circulaire, caractérise l' "archéopyle" de beaucoup de Dinoflagellés, mais d'autres s'exkystent par un cryptopylome (*Globosphaeridium*) ou par scission médiane (*Lophosphaeridium*, *Skagia*). D'autre part une ouverture polygonale se trouve aussi chez les Mélanocyrrillides qui sont des amibes à thèque.

Le mode de désenkystement le plus commun est la rupture latérale partielle à bordures simples. À moins que la fente ne soit très régulière on peut la confondre avec une rupture accidentelle due à une médiocre conservation.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Mis à part quelques prédécesseurs douteux (Formation McMinn en Australie, vers 1340 Ma, selon PEAT *et alii*, 1978), les plus anciens pylomes circulaires sont attestés en Russie ca. 1000 Ma à Zil'merdak et ca. 920 Ma à Podinzer pour *Leiosphaeridia kulgunica* (YANKAUSKAS, 1980), en Amérique du Nord ca. 950 dans Uinta Mountain et ca. 930 à Galeros. Les pylomes de *Leiosphaeridia* sp. A et de *Trachysphaeridium laufeldii* à Kwagunt, dans le Groupe Chuar, ca. 860 Ma (VIDAL & FORD, 1985), et ceux de *T. laufeldii* à Visingsö, en Suède, vers 770 Ma (VIDAL, 1976), ont conservé leur opercule. Le plus ancien archéopyle polygonal est celui d'un *Cymatiosphaeroides* de Wynniatt, au Canada arctique ; il est daté entre 800 et 900 Ma (BUTTERFIELD & RAINBIRD, 1998).

EISENACK (1968) a décrit un pylome circulaire dans plusieurs espèces de *Tasmanites* et de *Leiosphaeridia*. Il peut s'agir d'une ouverture simple (*L. oelandica*), le cercle peut avoir une bordure différenciée (*T. martinsoni*), cette bordure peut être épaissie (*L. voighti*), l'ouverture peut au contraire être étroite et s'élargir vers le dedans (*T. verrucosus*). Des auteurs plus récents ont nié que *Tasmanites* ait jamais formé des pylomes. COLBATH (1983) n'en a trouvé aucun sur les innombrables spécimens du Silurien du Missouri, ni Jux (1977) sur ceux du Dévonien de l'Ohio.

La rupture complète de la coque en deux moitiés égales au niveau de l'équateur est la norme pour certains acritarches (*Riculusphaera fissa* et *Leiofusa parvitus* au Dévonien) et pour les zygospores des Zynématales. Ce mode de déhiscence est fort ancien. On l'a signalé vers 1200 Ma à Ruyang en Chine (*Shuiyousphaeridium* YIN, 1997), vers 1350 Ma à Zigazino-Komarovsk dans l'Oural (*Leiosphaeridia bicrura* YANKAUSKAS, 1982) et dans la Formation McMinn en Australie (PEAT *et alii*, 1978). Il est particulièrement net sur une *Kildinosphaera chagrinata* de Båtsfjord, vers 730 Ma (VIDAL & SIEDLECKA, 1983).

Selon SARJEANT (1984) "le contenu cellulaire de *Pterospermopsis* est libéré à travers une grande ouverture latérale de forme ovale ou presque carrée". COLBATH & GRENFELL (1995) l'ont nié. Selon eux, chez

les fossiles apparentés à *Pterosperma*, la déhiscence s'opère toujours à travers une fente qui est apparue sur la paroi externe de la vésicule le long d'une ligne de rupture, ligne qui est un segment du grand cercle dans les cas où la coque est sphéroïde et une fissure latérale sur l'une des faces de la vésicule dans les cas où celle-ci est discoïde et porte un anneau équatorial.

LE HERISSE (1984) a décrit les structures de déhiscence du plancton de Gotland, en Suède, au Silurien, dans une étude comparative qui est un modèle d'analyse ultrastructurale. Il considère comme des "Prasinophycées", par opposition aux acritarches *incertae sedis*, les genres *Cymatiosphaera* (2 espèces), *Dictyotidium*, *Pterospermella*, *Leiosphaeridia* (2 sp.) et ? *Saharidia*. Aucun spécimen de *Tasmanites* n'est mentionné.

Cymatiosphaera heloderma peut servir d'exemple. L'ouverture, du type "rupture latérale avec bordures ornementées", est située sur le plancher de l'un des champs polygonaux. Sa forme est allongée, elliptique ou naviforme. La bordure externe forme un bourrelet membraneux. La bordure interne consiste en deux lèvres minces, de part et d'autre de la ligne de suture, ornementées de côtes perpendiculaires à l'axe de l'ouverture. À un stade précoce, avant la maturité, les lèvres sont accolées en forme de carène et la face interne est marquée à leur niveau par un amincissement, une zone de faiblesse qui favorisera la déhiscence.

Le même modèle reparait chez *Dictyotidium stenodictyum*. L'ouverture suit la courbure de la coque sur une moitié de la longueur du diamètre. La bordure interne s'amincit, passant de 1.5 µm à < 1.0 µm.

Tous les spécimens que LE HERISSE a figurés de *Pterospermella martinii*, *Leiosphaeridia wenlockia* et *Leiosphaeridia* sp. représentent un stade précoce qui précède la déhiscence. La fente potentielle est prétracée par une ligne en relief, un bourrelet qui correspond à la ligne de suture entre les futures lèvres.

Le modèle de ? *Saharidia* sp. est tout différent. À l'un des pôles un pylome circulaire (diamètre de 11 µm) est bordé par une collerette membraneuse (haute de 3 µm) formée de couches concentriques. On voit au pôle opposé un pseudopylome (à moins qu'il ne s'agisse d'une structure de fixation pour une espèce coloniale ?). Si on en juge d'après son mode de

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

déhiscence, ce spécimen, en dépit de sa coque réticulée qui fait penser à *Cymatiosphaera*, n'appartient pas aux Pyramimonadales.

Parmi les acritarches de Gotland on peut distinguer plusieurs cas.

- *Gracilisphaeridium* : cryptopylome circulaire à opercule épineux, semblable à celui de *Cymbosphaeridium*.
- *Visbysphaera* : rupture latérale simple sans ornementation en bordure.
- *Schismatosphaeridium* : id., mais en outre un pseudopylome circulaire au pôle opposé.
- *Pulvinosphaeridium* : rupture latérale, ornementation des bordures réduite à de fines lèvres.
- *Dixallophasis*, *Polygonium*, *Multiplisphaeridium* : rupture latérale avec bordure ornementée comme pour les Pyramimonadales du type *Cymatiosphaera*. Une observation plus fine les distinguerait peut-être ; par exemple le bourrelet externe de *Dixallophasis* dessine un feston, alors qu'il est lisse sur *Leiosphaeridia* et crénelé sur *Pterospermella*.

La déhiscence des *Leiosphaeridia* de Bainbridge, au Silurien (COLBATH, 1983), s'opérait au moyen d'une simple fente le long d'un grand cercle. La fente s'étendait en général sur une moitié de la circonférence. Cet état a été observé sur 54 des 769 spécimens examinés. Aucun n'avait de pylome circulaire. Mais la fente était-elle du type simple ou ornementé ? Ce n'est pas clair, car COLBATH (1983) avait décrit la déhiscence des *Cymatiosphaera* du même site comme simple rupture et dès l'année suivante LE HERISSE a montré qu'elle était d'un type beaucoup plus complexe.

Beaucoup de *Tasmanites* du Silurien de Bainbridge (COLBATH, 1983) montrent une ligne de rupture le long d'un grand cercle. GUY-OHLSON (1988) a observé parmi les *Tasmanites* de Scanie des hémisphères creux : la sphère s'était divisée en deux.

Le dispositif de déhiscence de beaucoup de Pyramimonadales est donc complexe. Il ne se réduit pas à une simple fente comme l'avaient cru LOEBLICH & WICANDER (1976) ou PLAYFORD (1977). Le modèle de rupture latérale avec bordures ornementées ne fournit pourtant pas un critère absolu pour plusieurs raisons. Il ne semble pas qu'il soit

commun à l'ensemble du clade puisque certains de ses membres paraissent subir une rupture partielle à bords simples et d'autre une rupture équatoriale complète. D'autres acritarches ont un dispositif analogue dont il peut être difficile de le distinguer. L'ornementation des bordures échappe aux observations classiques par le microscope optique, elle n'est décelable que par le microscope à balayage électronique, ainsi les descriptions anciennes qui n'en ont pas fait état ne prouvent pas qu'elle était absente. Ajoutons que ces structures ne sont en général visibles que peu avant ou peu après la déhiscence, qu'elles le sont seulement si l'état de conservation du fossile est optimal et qu'enfin on les a rarement étudiées avec toute l'attention que LE HERISSE (1984) leur a portée.

Annexe n° 11. Le problème des acritarches qu'on a réunis sous le nom de "*Leiosphaeridia*".

En 1938 EISENACK avait incorporé les "Léiosphères" dans le même ordre que les "Hystricosphères". Il a plus tard séparé des fossiles épineux les sphéroïdes à coque lisse. Pour finir il a divisé sa *Leiosphaera* en deux genres, *Tasmanites* et *Leiosphaeridia*, mais il n'a défini le second que par l'absence des caractères distinctifs du premier : sa paroi n'est pas très épaisse et elle n'est pas percée de pores. Lorsque WALL (1962) a reconnu la parenté entre les *Tasmanites* fossiles et l'actuelle *Pachysphaera*, il a voulu lui donner pour pendant une parenté entre les *Leiosphaeridia* fossiles et *Halosphaera* sans produire à l'appui aucun argument positif : *Leiosphaeridia* ne ressemble à *Halosphaera* que parce qu'elle ne possède pas les caractères distinctifs de *Tasmanites*. WALL ne contestait pas que cet appariement n'était garanti par aucun critère et que *Leiosphaeridia* pouvait inclure des fossiles sans relation avec les algues vertes.

Jux (1969a) a prétendu qu'une *Leiosphaeridia* fossile ne ressemble pas à un phycome de *Halosphaera* par l'ultrastructure de sa paroi. Mais il a fondé sa comparaison sur *H. russellii*, une espèce dont le phycome est si singulier par sa paroi poreuse couverte de papilles qu'il s'écarte beaucoup non seulement des *Leiosphaeridia* mais des autres espèces du genre *Halosphaera* lui-même. COLBATH (1979) a admis la parenté postulée par WALL (1962). Au contraire TAPPAN (1980) l'a récusée en arguant que la paroi de *Leiosphaeridia* est dépourvue de la structure lamellaire qui caractérise à la fois *Pachysphaera* et *Halosphaera* (JUX, 1969a-b). L'argument n'est pas bon pour deux raisons : la structure en question n'est pas générale dans les deux genres actuels et son absence sur les fossiles peut être due à leur conservation imparfaite.

Il n'est pas douteux qu'on peut aisément confondre les phycomes de *Leiosphaeridia* avec beaucoup d'acritarches sphéromorphes à paroi lisse, ou même avec des spores comme celles de *Parka*, au Dévonien, qu'on attribuait autrefois à une plante terrestre et plus récemment à

un Streptophyte parent de *Coleochaete*. On les a même pris autrefois pour des œufs de Trilobites. Mais on ne peut exclure *a priori* que certains de ces fossiles soient effectivement des Pyramimonadales – la difficulté est de déterminer lesquels.

Les léiosphères sont extrêmement abondantes dans certaines formations géologiques, par exemple à Thulé. Leur absence de spécialisation a fait d'elles, comme l'a écrit TAPPAN, des "fossiles de désastre" qui prédominent après qu'une extinction de masse a éliminé la plupart des acritarches, par exemple au lendemain de la glaciation marinoenne en Australie, vers 620 Ma, ou de la crise finale du Trias, vers 200 Ma. Un picoplancton composé de "Prasinophycées" coccoïdes est aujourd'hui très abondant dans des eaux où on ne trouve aucune espèce de Néochlorophyte. On peut penser que dans les océans précambriens les algues productrices de phycomes étaient plus répandues que dans les océans actuels où la plupart des algues vertes, sauf celles qui sont de très petite taille, ont été supplantées par la concurrence des Dinoflagellés et des Diatomées.

TAPPAN (1980) réunit dans la "famille" fossile des *Leiosphaeridiaceae*, "probablement équivalente aux Halosphaeraceae actuelles", une douzaine de genres. La liste est surprenante car elle amalgame des fossiles tout à fait hétérogènes.

Chuar n'est probablement pas une algue (TEYSSÈDRE, 2002). *Protosphaeridium* est un microsphéromorphe indéterminé parmi les plus anciens. Les autres "genres" sont des acritarches mal définis : *Campenia*, *Graniodiscus*, *Halosphaeropsis*, *Orygmatosphaeridium*, *Pseudozonosphaeridium*, *Trachysphaeridium*, *Zonaletes*, *Zonosphaeridium*. Le "genre" *Leiosphaeridia*, lui-même polyphylétique, reçoit pour synonymes *Kildinella*, *Lancettopsis*, *Polyedrosphaeridium*, *Protoleiosphaeridium*, *Synsphaeridium*, *Wendiella*... Tout cela compose un fouillis où l'on se perd.

Le problème des "*Leiosphaeridia*" a été posé par LINDGREN (1981) avec beaucoup de lucidité. Leur classification est nécessairement artificielle puisqu'aucun des critères qui servent à la classification des algues modernes n'est observable sur les léiosphères. Il reste cependant permis d'appliquer la notion d'espèce à une population

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

donnée. COLBATH & GRENFELL (1995) ont repris cette position en ajoutant que si "*Leiosphaeridia*" est polyphylétique, "les affinités avec les Prasinophytes sont plausibles au moins pour quelques espèces". C'est la sagesse même. On aimerait pourtant plus de précision.

La situation a été encore embrouillée du fait que deux systèmes de dénomination sont en concurrence.

D'une part certains spécimens restent désignés par le nom qui leur avait été assigné avant les années 1990 au moment de leur découverte. La plus ancienne des "espèces" ainsi dénommées est *L. bituminosa* TIMOFEEV 1966 de divers sites sibériens : Vtorokamensk ca. 1200 Ma, Sukhuya Tunguska ca. 1000 Ma, Miroedikha ca. 850 Ma (les deux "espèces" de Zigazino-Komarovsk, ca. 1350 Ma, selon YANKAUSKAS, 1982, sont de fausses attributions : *L. bicrura* est un sphéromorphe brisé, *L. minuta* une Cyanobactérie coccoïde solitaire). Un groupe d' "espèces" provient de sites du Supergroupe Vindhyan de l'Inde rapportés à 1050 Ma mais de datation mal assurée, *L. densum*, *L. microgranulosa*, *L. porcellanitensis*, *L. sarjeantii*. Au Néoprotérozoïque on trouve, par ordre d'ancienneté, *L. kanshiensis*, *L. kulganica*, *L. asperata*, *L. eisenackia*, *L. incrassatula*, *L. undulata*, *L. ochroleuca* et au début du Cambrien *L. dehisca*, *L. pylomifera*, *L. subgranulata*.

D'autre part YANKAUSKAS *et alii* (1987, 1989) ont proposé de répartir les spécimens de *Leiosphaeridia* entre quatre morphes d'après le diamètre de la sphère et l'épaisseur de sa paroi.

<i>L. minutissima</i>	< 70 µm	paroi mince
<i>L. crassa</i>	< 70 µm	paroi épaisse
<i>L. tenuissima</i>	70-200 µm	paroi mince
<i>L. jacutica</i>	70-800 µm	paroi épaisse

BUTTERFIELD *et alii* (1994) ont écrit prudemment que cette classification "n'est pas tout à fait artificielle". Il ne faut pas oublier

que ses critères s'appliquent à des morphes et non à des espèces. Postuler que les mêmes espèces ont traversé 700 millions d'années de Roper à Svanbergfjellet en passant par Thulé est un non-sens. Pour parler de façon rigoureuse il faudrait éviter de leur donner le même nom sous prétexte qu'ils ont une ressemblance superficielle avec les spécimens de Russie que YANKAUSKAS a appelés ainsi. On devrait dire : le "leiosphéride" Roper sp. 1 au lieu de *L. crassa*, Roper sp. 2 au lieu de *L. jacutica*, Roper sp. 3 au lieu de *L. tenuissima*. Il est vrai qu'en parlant ainsi on se priverait des connotations que *L. crassa*, par exemple, fait venir à l'esprit. En revanche on ne risquerait pas de s'imaginer que ce nom désigne une espèce réelle et que la description de la *L. crassa* de Svandergfjellet soit automatiquement applicable à la *L. crassa* de Roper.

Les deux critères les plus pertinents sont le mode de déhiscence et l'ultrastructure de la paroi. TURNER (1984) a réparti les fossiles attribués à *Leiosphaeridia* entre deux catégories, ceux qui ont un pylome avec opercule et ceux qui n'ont qu'une fente de rupture. L'espèce-type d'EISENACK, *L. baltica*, n'a pas de pylome. Les observations anciennes au microscope TEM des *Leiosphaeridia* de l'Ordovicien (KJELLSTRÖM, 1968) et du Silurien (JUX, 1969a-b) avaient montré une paroi homogène, comparable à celle de *Tasmanites* sauf par l'absence de pores. Les analyses plus récentes ont mis en évidence une diversité inattendue. Voici quelques exemples.

Exemple 1. *Leiosphaeridia ferquensis* (ABADIE & TAUGOURDEAU-LANTZ, 1982). Dévonien supérieur (Frasnien) de Ferques, dans le Boulonnais, ca. 380 Ma. Au microscope optique la surface du fossile semblait ponctuée de très légères dépressions et la masse striée de lignes obliques. Au microscope électronique il est apparu que les ponctuations étaient l'orifice de canaux espacés de 1.5 à 3.5 μm , dont certains perforent de part en part la paroi. À son débouché externe chaque canal s'évase puis s'étrécit, le pore étant ourlé d'un bourrelet qui pourtant ne fait pas saillie au dehors. La paroi comporte sur sa surface externe une couche marginale différenciée nettement épaissie mais on n'aperçoit dans son épaisseur aucune lamelle de croissance,

contrairement à *Halosphaera* selon Jux (1969a). En conclusion *Leiosphaeridia ferquensis* n'est nullement apparentée à *Halosphaera*, c'est un *Tasmanites*.

Exemple 2. *Leiosphaeridia wenlockia* et *L. sp. A* (LE HERISSE, 1984). Silurien moyen (Wenlock) de Gotland, en Suède, ca. 426 Ma. Les deux espèces diffèrent par leurs dimensions (*L.w.* : 30-50 μm ; *L. sp.* : 30-40 μm), par l'épaisseur de leur paroi (*L.w.* < 1 μm ; *L. sp.* : 1,5 μm), par leur surface (*L.w.* : lisse, plissée ; *L. sp.* : vermiculée, ornée de côtes sinueuses anastomosées) et par la longueur de la fente de déhiscence (*L.w.* : 1/5 du diamètre ; *L. sp.* : 1/2 diamètre).

D'après leur mode de déhiscence (voir Annexe n° 9) les deux espèces semblent être toutes deux des Pyramimonadales. Les spécimens que LE HERISSE a figurés se trouvaient à un stade précoce où la fente est préparée par une structure linéaire en relief qui ressemble à celle des *Pterospermella* du même site. Si elle venait à maturité, elle ressemblerait à la fente latérale à bords ornementés de *Cymatiosphaera*. Dans le cas de *L. wenlockia* cette structure est d'une longueur égale à 1/5 du diamètre de la coque, elle est composée d'un épais bourrelet à l'extérieur et à l'intérieur d'une dépression portant un bourrelet plus fin. *Leiosphaeridia sp.* est du même type à quelques variantes près : la longueur de la ligne égale la moitié du diamètre de la vésicule, le bourrelet externe s'épaissit (passant de 1.5 à 2.5 μm) mais au-dessous de lui les lèvres de suture sont peu visibles.

Une autre *Leiosphaeridia sp.*, extrêmement abondante dans le Silurien terminal (Pridoli) de Bainbridge, en Missouri, ca. 418 Ma (COLBATH, 1979), a un diamètre de 5 à 39 μm (plus petit que pour les spécimens de Gotland), une paroi mince (< 1 μm), une surface lisse, parfois un peu rugueuse. La ligne de déhiscence s'étend sur une moitié de la circonférence.

Exemple 3. *Leiosphaeridia sp.* Cambrien inférieur de Lükati, en Estonie, ca. 530 Ma (TALYZINA & MOCZYDLOWSKA, 2000). Diamètre de 24 à 38 μm . Paroi mince : 90 à 200 nm. Surface lisse, sauf les rides irrégulièrement distribuées qui résultent de la compression. Le

microscope électronique a révélé que la paroi comporte trois strates qui sont solidaires car elles répondent de la même façon aux déformations mécaniques et aux plissements. La couche interne est opaque aux électrons, d'une épaisseur à peu près constante (ca. 50 nm), homogène, élastique (la preuve en est qu'elle est restée intacte en dépit des déformations et des plis). La couche intermédiaire est transparente, de moindre densité, d'épaisseur variable (20 et 50 nm) et mécaniquement moins résistante. La couche externe, dont l'épaisseur varie de 20 à 100 nm selon l'état de conservation, est laminée, faite de fines bandes parallèles alternativement claires et sombres. Elle a la même structure que l'enveloppe trilaminaire (TLS) de beaucoup de Chlorophycées, par exemple *Tetraedron minimum*, *Gloeocapsamorpha prisca* ou les genres coccoïdes *Coccomyxa* et *Elliptochloris* qu'on classait autrefois dans l'ordre polyphylétique des "Chlorococcales" (BRUNNER & HONEGGER, 1985).

Exemple 4. *Leiosphaeridia* spp. édiacarien de Tanana, en Australie centrale, ca. 570 Ma. Je laisse ce paragraphe en attente jusqu'à ce que GREY ait publié ses recherches en cours sur leur analyse ultrastructurale. Selon AROURI *et alii* (2000) leur paroi serait homogène, comparable à celle d'un *Tasmanites* qui serait dépourvu de pores, et elle contiendrait un biopolymère aromatique apparenté à la dinosporine. MARSHALL *et alii* (2005) ont vivement critiqué ce second point (voir Annexe n° 13).

Exemple 5. *Leiosphaeridia* de Svanderbjellet, Spitzberg, ca. 750 Ma (BUTTERFIELD *et alii*, 1994). Quatre espèces ont été nommées *L. crassa*, *L. jacutica*, *L. tenuissima*, *L. wimanii*. Deux autres n'ont pas reçu de nom.

L. crassa. Paroi rigide, opaque. Distribution unimodale des diamètres autour de 17 µm. Individus tantôt séparés, tantôt groupés en populations qui couvrent un plan de couche entier.

L. jacutica. Paroi épaisse. Diamètre variant de 71 à 796 µm, avec distribution centrée sur 150 µm.

L. tenuissima diffère de *L. jacutica* par sa paroi moins opaque et originairement plus flexible. Diamètre de 92 à 624 µm, distribution

centrée comme pour *L. jacutica* sur 150 µm.

L. wimanii. Très grosses sphères qu'on avait confondues avec *Chuararia* : diamètre de 760 à 2480 µm. Paroi très mince (1 µm), transparente, élastique.

Deux espèces non dénommées : a) paroi opaque perforée par de nombreux trous reliés par des ponts, diamètre de 181 à 488 µm ; b) paroi chagrinée ou veloutée, diamètre de 344 à 1325 µm.

Quelques spécimens de *L. crassa* ont, nous dit-on, des structures de déhiscence qui font penser à un kyste du "genre" hautement polyphylétique "*Chlorella*". *L. wimanii* a en général une fente de déhiscence médiane aux bords lisses et arrondis.

Exemple 6. *Leiosphaeridia asperata* du "Riphéen supérieur" de Mirojedikha, en Sibérie orientale (LINDGREN, 1982). Sphéromorphes de taille moyenne (10-48 µm), à paroi lisse et souple, en général comprimée et plissée, très résistante aux acides, sans dispositif apparent de déhiscence. Cette espèce regroupe les spécimens désignés comme *Trachytriletes asperatus* (NAUMOVA, 1950), *Kildinella hyperborica* (TIMOFEEV, 1966) et *Polyedrosphaeridium bullatum* (TIMOFEEV, 1966). Une remarque importante de LINDGREN est que ces cellules sont parfois groupées en coenocytes semblables à ceux qu'on a dénommés *Symplassosphaeridium* ou *Synsphaeridium*, et dont chaque membre est indiscernable des individus solitaires. LINDGREN a recueilli 15 de ces coenocytes pour plus de 5000 spécimens solitaires.

Exemple 7. *Leiosphaeridia* spp. de Thulé, au Groenland, ca. 1200 Ma (SAMUELSSON *et alii*, 1999). Les spécimens se comptent par centaines dans chaque échantillon de sédiments à tous les niveaux. HOFMANN & JACKSON (1996) les ont répartis entre cinq espèces, *L. minutissima*, *L. tenuissima*, *L. crassa*, *L. jacutica* et *L. ternata*. Il faut ajouter une sixième espèce qu'on avait confondue avec *Chuararia* et deux genres, *Symplassosphaeridium* et *Stictosphaeridium*, qui sont des colonies d'individus indiscernables de *Leiosphaeridia*. L'éventail des dimensions est très ouvert : diamètre de 12 à 186 µm. Dire que "le diamètre moyen est de 46 µm" n'a pas de sens puisqu'une demi-

douzaine d'espèces ont été mélangées.

Exemple 8. *Leiosphaeridia* de Roper, en Australie, ca. 1450 Ma (JAVAUX *et alii*, 2004). Trois espèces ont été distinguées, *L. jacutica*, *L. crassa* et *L. tenuissima*. Les noms sont les mêmes que pour des spécimens de Thulé et de Svandergfjellett, non sans raison puisque la terminologie est empruntée au même ouvrage (YANKAUSKAS *et alii*, 1989), mais bien sûr le même nom ne désigne probablement pas la même espèce. Les trois types sont strictement synchrones et sympatriques, tous extraits du même forage U6 230.8m. L'ultrastructure de leur paroi a été analysée avec précision mais n'a pas été comparée à celle des spécimens homonymes des autres sites.

L. jacutica. Diamètre > 70 µm. Paroi épaisse : 1.6 à 2.5 µm. Surface lisse ou granuleuse, plis grossiers. Deux couches homogènes opaques aux électrons, chacune de 0.2 à 0.4 µm, entourent une couche centrale moins opaque de texture poreuse, épaisse de 1.2 à 1.7 µm. Une fine couche superficielle presque transparente a été rarement conservée.

L. tenuissima. Diamètre : 30 à 80 µm. Paroi mince (177 à 414 nm), non rigide, finement plissée, pluristratifiée : une fine couche superficielle opaque coiffe une couche externe poreuse moins opaque, épaisse de ca. 60 nm ; couche interne amorphe, opaque ; couche intermédiaire fibreuse, opaque, épaisse de ca. 355 nm, les fibres étant parallèles à la surface de la vésicule (cette disposition ne se confond pas avec celle des Cyanobactéries Pseudocapsales qui sont les seuls Procaryotes à paroi fibreuse).

L. crassa. Diamètre < 70 µm. Surface lisse. Paroi fine : 80 à 150 nm. Deux couches amorphes presque transparentes entourent une couche opaque homogène. Les couches externe et interne sont par endroits accolées. Revêtement par une structure trilaminaire (TLS) composée de deux strates opaques entourant une strate transparente plus épaisse. Les plis grossiers sont dus à la rigidité de la paroi plutôt qu'à son épaisseur.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Une structure trilaminaire (TLS) caractérise, nous l'avons dit, le revêtement de beaucoup de Chlorophycées (GELIN *et alii*, 1999 ; VERSTEEGH & BLOKKER, 2004). Du point de vue phylogénétique on est tenté de conclure que la TLS de *L. crassa* indique une lignée de "Prasinophycées" qui serait ancestrale pour les Néochlorophytes. Il faudrait s'interroger sur l'éventuelle distribution des TLS parmi les Ulvophycées et les "Prasinophycées" les plus "évoluées". En tout cas il est difficile de les attribuer à un organisme autre qu'un Chlorophyte. Cela suffirait à démontrer que les algues vertes existaient déjà vers 1450 Ma.

Notons cependant que la structure trilaminaire de la "*Leiosphaeridia crassa*" de Roper n'a pas été retrouvée dans les nombreux fossiles de Ruyang rapportés à la même "espèce" (YIN *et alii*, 2005) et que sa présence à Roper n'est suggérée que par un nombre restreint de spécimens.

L'analyse ultrastructurale de la paroi des trois "*Leiosphaeridia*" de Roper (JAVAUX *et alii*, 2004) est un apport très important. Il va de soi qu'il ne prendra son plein sens que lorsque l'analyse aura été étendue à d'autres "*Leiosphaeridia*", en particulier à celles auxquelles on a attribué les mêmes adjectifs spécifiques de *L. jacutica*, *L. crassa* et *L. tenuissima* dans l'Oural, au Spitzberg et au Groenland. C'est une précaution indispensable avant qu'on ait le droit de postuler que ces termes désignent les mêmes taxons.

L'analyse microchimique n'a pas confirmé l'affinité de *L. crassa* avec les Chlorophytes (MARSHALL *et alii*, 2005). Elle a au contraire abouti à ce résultat surprenant que les trois types de *Leiosphaeridia*, si différents par leur ultrastructure, possédaient un même type d'INH qui est aussi celui de *Shuiyousphaeridium* à Ruyang. Nous examinerons plus loin (voir Annexe n° 14) les explications possibles de ce paradoxe.

Le modèle représenté par *Halosphaera* est plésiomorphe par rapport aux spécialisations de *Pterosperma*, de *Tasmanites* et de *Pyramimonas*. Par conséquent, même si on trouvait un fossile en tout

point semblable à *Halosphaera*, on n'aurait pas démontré qu'il est son proche parent. Il pourrait être apparenté à l'ancêtre commun de *Halosphaera* et de *Cymbomonas*, ou à celui de toutes les Pyramimonadales actuelles. Le mot "*Leiosphaeridia*" a été appliqué à des espèces très différentes d'algues unicellulaires ou même à des organismes sphéroïdes qui ne sont pas des algues, par exemple à de petites *Chuarina*. D'un autre côté, si rien ne garantit qu'une *Leiosphaeridia* est une Pyramimonadale, rien n'interdit non plus qu'elle en soit une, par exemple que *L. ferquensis* s'apparente à *Tasmanites* et *L. wenlockia* à *Cymatiosphaera*. Un indice que certaines *Leiosphaeridia* pourraient être des Pyramimonadales même en l'absence de tout critère morphologique distinctif, ce serait que leurs coques auraient dans un même gisement des dimensions très variables : c'est en effet plus probable pour des phycomes que pour des cellules végétatives ou pour des kystes dormants. Mais bien sûr il faudra pour en décider mettre en œuvre des critères d'analyse plus fine.

Annexe n° 12. La découverte de *Spiromorpha*, un Streptophyte du Mésoprotérozoïque de Ruyang, en Chine du Nord

Le Groupe de Ruyang, dans le Jixian, en Chine du Nord, a d'abord attiré l'attention parce qu'on y avait découvert le doyen des acanthomorphes, *Shuiyousphaeridium* (YAN *et alii*, 1992 ; voir Annexe n° 8). Récemment, YIN *et alii* (2005) ont fait là une découverte non moins sensationnelle, celle du plus ancien Streptophyte actuellement connu, la Zygnématophycée *Spiromorpha segmentata*.

La date des fossiles est mal déterminée mais on peut la resserrer entre deux points-limites. Le Groupe de Ruyang comprend quatre Formations qui sont, de bas en haut, celles de Xiaogoubei, Yunmengshan, Baicaoping et Beidajian. Il est surmonté sans intermédiaire par la Formation de Cuizhuang. Les fossiles proviennent de Beidajian (principalement de sa partie médiane) et de la partie supérieure de Baicaoping. Une glauconite de Ruyang a été datée par K-Ar entre 1100 et 1200 Ma (GUAN *et alii*, 1980, 1988). Plus récemment une illite de Cuizhuang a été datée par Rb-Sr de 1125 ± 3 Ma (LIU *et alii*, 1999). Cela fixe la limite supérieure entre 1150 et 1200 Ma. Une date RB-SR de 1394 ± 42 Ma a été obtenue pour une roche proche de la base de la Formation de Gaoshanne, qui contient aussi *Shuiyousphaeridium* (Li *et alii*, 1985). Cela indique la limite inférieure. On peut estimer que la datation des fossiles doit être comprise entre 1150 et 1300 Ma, plus précisément peut-être entre 1180 et 1250 Ma.

Les Zygnématophycées se distinguent par leur mode particulier de reproduction, une conjugaison sexuelle au moyen d'un tube qui met en communication deux cellules adjacentes (ou deux filaments), ce qui aboutit à la formation d'une zygospore diploïde. Cette propriété leur a valu le nom de Conjugaphycées. La haute ancienneté du clade n'est apparue que récemment. En 1995 COLBATH & GRENFELL pensaient qu'il remontait au Carbonifère et ils voyaient dans la découverte de leurs spores à une époque aussi reculée "sans aucun doute le plus

grand progrès dans notre compréhension des algues paléozoïques depuis le traité de TAPPAN (1980)". Les Zygnématophycées que GREY (1998) a décrites de la Formation Tanana, en Australie centrale, ont fait remonter le clade à l'Édiacarien supérieur, ca 575-567 Ma. La trouvaille de YIN *et alii* (2005) à Ruyang a doublé son âge.

Une zygospore de *Spiromorpha* prend la forme d'une vésicule ovale ou en fuseau, rectiligne ou faiblement incurvée, aux deux bouts arrondis. Sa paroi organique est très résistante à l'acétolyse. La surface ne porte pas d'épine mais elle est sillonnée par 8 à 12 raies larges d'environ 1 μm , enroulées en spirale d'une extrémité à l'autre et séparées par intervalles irréguliers de 5 à 18 μm . L'espace intermédiaire entre les sillons porte de nombreuses taches ou mouchetures. Ces zygospores avaient été appelées *Navifusa segmentatus* d'après le nom d'un fossile découvert par PRASAD & ASHER (2001) dans les formations mésoprotérozoïques de Sarda et Avadh du bassin du Gange, en Inde. Une espèce voisine, *N. majensis*, avait été trouvée à Thulé (SAMUELSSON *et alii*, 1999). On croyait avoir affaire à un acritarce aberrant. Étant donné que les raies enroulées en spirale sont nombreuses et presque parallèles, PRASAD & ASHER les avaient prises pour des septes ou des diaphragmes transversaux qui auraient séparé des chambres cellulaires. En réalité la morphologie de *Spiromorpha* est semblable à celle des espèces actuelles *Spirotaenia condensata* et *Spirotaenia obscura*, qui ont la même forme ovale aux deux bouts arrondis et les mêmes stries en spirale. La seule différence notable concerne la ratio longueur / largeur, qui est de 3 / 1 ou 2 / 1 pour *Spiromorpha* alors que *Spirotaenia* est nettement plus allongée. Les stries de *Spirotaenia* prennent l'aspect de crêtes parce qu'il s'agit de chromatophores cycliques enroulés en spirale autour de la paroi interne (WEI, 2003). Ces crêtes en relief sont remplacées sur *Spiromorpha* par des sillons parce que les chromatophores ont marqué de leur empreinte la paroi cellulosique et que l'enveloppe mucilagineuse a disparu (ce qui arrive aussi aux *Spirotaenia* actuelles). Certains spécimens de *Spiromorpha* montrent la conjugaison entre deux individus (YIN *et alii*, 2005 : p. 58, fig. 5.3 ;

PRASAD & ASHER, 2001 : pl. 5, fig. 15).

TAPPAN (1980, p. 884) croyait que "les Zygnématacées fossiles sont rares parce que leur paroi n'est pas très résistante". Au contraire la paroi des genres actuels *Spirogyra*, *Sirogonium* et *Mychonastes*, ainsi que celle de l'espèce *Mougeotia laevis*, est des plus résistantes à l'acétolyse (VERSTEEGH & BLOKKER, 2004)). Leur INH est une algaenane d'un type un peu particulier car elle contient, outre les chaînes aliphatiques, des composants aromatiques (BLOKKER, 2000). *Spirotaenia* fait partie du même clade à INH hautement résistant que *Spirogyra* et *Sirogonium*.

Peut-on préciser la position de *Spiromorpha* sur l'arbre phylogénétique des Streptophytes ? Selon YIN *et alii* (2005) il s'agirait d'une Mésotaeniaceé. La taxinomie fondée sur la morphologie divise l'ordre des Zygnématales en trois "familles", les Mésotaeniaceés (ou "Desmides saccodermes"), les Desmidiaceés (ou "Desmides placodermes") et les Zygnématacées. La phylogénie moléculaire a montré que cette classification est arbitraire (BESANDEHL & BHATTACHARYA, 1999 ; MCCOURT *et alii*, 2000 ; DENBOH *et alii*, 2001). Les Mésotaeniaceés n'ont aucune unité réelle. Ce nom désigne un assemblage polyphylétique de taxons apparentés à des genres différents de Zygnématacées, *Cylindrocystis* à *Zygnemopsis*, *Mesotaenium* à *Mougeotia*. Les Zygnématales réunissent deux clades distincts. L'un inclut *Zygnema*, *Zygogonium* et les quatre genres précédemment nommés. L'autre est composé de *Spirotaenia*, *Sirogonium* et *Spirogyra*. L'ordre des Desmidiales est un clade holophylétique très diversifié qui a pris naissance près de *Netrium* et qui aboutit à des genres multicellulaires tels que *Desmidium*. La place de *Spiromorpha* sur l'arbre phylétique se précise : ce fossile appartient, avec l'actuelle *Spirotaenia*, au sous-ensemble des Zygnématales qui s'est différencié le premier, et il s'insère sur cette branche même en amont de *Spirogyra* et de *Sirogonium*. La position qu'il occupe est proche du point d'origine de l'ensemble de la classe des Zygnématophycées (voir Tableau III).

Parmi les Streptophytes cette classe n'est nullement primitive. L'analyse moléculaire la situe en amont du point de divergence entre les Coleochaetales, les Charales et les Embryophytes, mais en aval du point d'origine des Mésostigmales, des Chlorokybales et des Klebsormidiales. Cette position phylogénétique s'accorde avec l'ontogénèse, puisque le premier des deux groupes est caractérisé par le "phragmoplaste" (un système de vésicules qui fusionnent à télophase perpendiculairement à l'axe du fuseau mitotique, guidées par des microtubules) qui fait défaut au second groupe et dont quelques Zygnematales ont une ébauche.

La présence de *Spiromorpha* à Ruyang, ca. 1180-1250 Ma, implique qu'à cette époque les clades plus primitifs de Streptophytes existaient aussi. On n'en a pas signalé parmi les fossiles, mais les a-t-on vraiment cherchés ? Je prendrai deux exemples. *Archaeoellipsoides conjunctivus*, de Wumishan (ca. 1320 Ma), désigne des filaments larges de 16.8 à 18.0 µm qui contiennent des cellules en bâtonnet longues de 29 à 39 µm séparées par des septes. SCHOPF (1992) les a attribués, avec un point d'interrogation, aux Ulotrichales. Leur description ne s'appliquerait-elle pas tout aussi bien aux filaments unisériés à septes d'une Klebsormidiale ? Un énigmatique "tétraèdre" des dolomites d'Amelia, en Australie, ca. 1600 Ma, a été interprété par COHEN *et alii* (1976) comme une cellule d'Eucaryote en train de se diviser, puis par MENDELSON & SCHOPF (1992) comme un groupe de quatre Cyanobactéries coccoïdes dans une enveloppe commune. On pourrait aussi penser à un groupe sarcinoïde d'algues eucaryotes. Plusieurs Chlorophycées actuelles, comme *Tetracystis* ou *Chlorosarcina*, en donnent des exemples. Il est improbable que les Chlorophycées aient été déjà différenciées en 1600 Ma, mais l'arbre phylétique des Streptophytes montre qu'à cette date les Chlorokybales l'étaient certainement. Or elles vivent aujourd'hui sous forme de groupes sarcinoïdes de quatre cellules accolées...

Je ne prétends pas que le fossile de Wumishan soit une Klebsormidiale ni celui d'Amelia une Chlorokybale. Je dis seulement que personne n'a envisagé ces hypothèses qui pourtant n'auraient

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

rien eu d'absurde. Pour nous en tenir à ce qui est démontrable, nous concluons qu'il existait à Thulé, vers 1200 Ma, au moins trois lignées distinctes de Pyramimonadales (*Tasmanites*, *Pterospermella*, *Simia*), sans compter *Vandalosphaeridium* dont le statut est incertain ni plusieurs genres qui pourraient se cacher parmi les six types de "*Leiosphaeridia*" et qu'il existait à Royang entre 1150 et 1250 Ma des zygospores de *Spiromorpha* qui appartient à un clade déjà évolué des Streptophytes, les Zygnématales. Par conséquent les plus anciens fossiles d'algues vertes ne datent pas de 750 Ma, mais remontent au moins à 1200 Ma, et le point de convergence entre les deux divisions actuelles des Viridiplantae, les Chlorophytes et les Streptophytes, a nécessairement été très antérieur à 1200 Ma.

Annexe n° 13. Les mésosphéromorphes de Chuanlinggou

Comment distinguer une algue sphéromorphe d'une bactérie coccoïde ? SCHOPF (1992) a proposé un critère tout simple : qu'on commence par la mesurer. De nos jours 97% des bactéries coccoïdes solitaires (Cyanobactéries exceptées) ont un diamètre inférieur à 5 μm . 95% des Cyanobactéries coccoïdes solitaires ont un diamètre inférieur à 25 μm et aucune n'a plus de 58 μm . Un fossile sphéroïde dont le diamètre dépasse 25 μm a 95 % de chances d'être un Eucaryote, et 100 % s'il dépasse 58 μm .

La règle de SCHOPF n'a pas de valeur absolue. On a découvert en 1999 une bactérie sulfurique géante, *Thiomargarita*, dont le diamètre atteint 750 μm – elle est aussi grosse qu'une amibe ! D'autre part le picoplancton actuel contient plusieurs types d'algues vertes (Prasinococcales, Picocystidales, Mamiellales) dont le diamètre est de l'ordre de 1 ou 2 μm , comme pour de petites bactéries. On est loin du diamètre moyen d'une algue unicellulaire qui selon SCHOPF serait de 21 μm ! Malgré cela ses statistiques gardent une valeur indicative, à condition bien sûr que les Procaryotes du Précambrien n'aient pas été beaucoup plus gros que ceux d'aujourd'hui – ce dont à vrai dire nous n'avons aucune preuve.

De très anciens acritarches proviennent de la Formation Chuanlinggou du Groupe de Changcheng, dans le Jixian, en Chine du Nord (ZHANG, 1986). Des échantillons rocheux proches de la base et du milieu de cette Formation ont été datés respectivement de 1730 et 1700 Ma (LI *et alii*, 2003). Ainsi la date de 1850 Ma qu'on lui attribuait autrefois (STRAUSS *et alii* in SCHOPF & KLEIN, 1992, p. 98 et p. 120 ; MOORE & SCHOPF, *ibid.*, p. 688) est probablement trop haute.

MENDELSON & SCHOPF (1992) ont dressé une liste des fossiles trouvés à Chuanlinggou. Lorsqu'on l'a complétée (*cf.* YAN, 1982, 1995 ; ZHANG, 1986, 1997) on aboutit à cet inventaire :

Enveloppes de bactéries filamenteuses : *Archaeotrichion* sp.,

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Eomycetopsis sp., *Siphonophycus* spp.

Colonies de Cyanobactéries coccoïdes : "*Dictyosphaera* *macroreticulata*, *Gloeocapsomorpha hebeica*, *G. makrocysta*, *G. prisca*, *G. sp.*, *Leiominuscula orientalis*, *Margominuscula antiqua*, ? "*Symplastosphaeridium* sp.".

Cyanobactéries coccoïdes solitaires : *Leiominuscula* aff. *minuta*, *L. pelucidus*, *Margominuscula rugosa*, *M. aff. tennela*.

Compressions carbonées de taille mégascopique : *Chuar* et *Tawuia* qui à mon avis ne sont pas des algues (TEYSSÉDRE, 2002) ; *Tyrasotaenia*, probablement une algue rouge apparentée aux Vendotaeniides (HOFFMAN, 1994).

Les autres fossiles sont des acritarches.

Protosphaeridium acis, *P. densum*. Ce genre est le plus répandu et l'un des plus anciens de tous les acritarches microsphéromorphes. Il remonte au moins à 2000 Ma (Formation Ladoga).

Stictosphaeridium implexum provient surtout de sites russes dont certains sont très anciens : Ovruch ca. 1700, Pechenga ca. 1600 Ma, Strel'nye Gory ca. 1300 Ma, Kil'din et Vtorokamensk ca. 1200 Ma, Kachergat ca. 1100 Ma. Il a été signalé encore plus tôt, vers 2000 Ma ou auparavant, à Ayan et à Ikabijsk, mais ces attributions et ces dates demandent à être confirmées.

Les "genres" *Trachysphaeridium* et *Leiopsophosphaera* sont endémiques en Chine. Ils ne reparaissent que dans des sites nettement plus récents : à Xiamaling ca. 950 Ma, ca. 800-780 Ma à Jingdingshan, Kangjia, Nanfen, Qiaotou.

Dictyosphaera sinica n'a été signalée qu'à Chuanlinggou. Est-elle apparentée à la *D. delicata* qu'on trouve ca. 1200 Ma à Ruyang et à Gaoshanne ?

Le "genre" *Kildinosphaera*, au contraire, n'est pas chinois. Il est surtout commun entre 950 et 850 Ma : Red Pine Shale des monts Uinta, Formation Galeros et F. Kwagunt du Groupe Chuar en Arizona, Deoban Limestone en Inde, Atar en Mauritanie, Veteranen au Spitzberg.

"*Leiosphaeridia* sp." Ce morphe très hétérogène reparait à Roper (Australie, ca. 1450 Ma) mais ne devient fréquent qu'à partir de 1250 Ma, de Ruyang (Chine) à Vtorokamensk (Sibérie) et à Thulé (Groenland).

"*Pterospermopsimorpha binata*" et "*P. pileiformis*" ne sont pas des Ptérospermatacées mais des sphéromorphes indéterminés dans une enveloppe contenant des résidus cytoplasmiques dégradés.

Nucellosphaeridium magnum désigne une vésicule (coloniale ?) entourant des corps internes mal définis.

Plusieurs spécimens du sphéromorphe *Schizofusa sinica* montrent une fente médiale qui a dû servir de structure d'exkystement.

La surface de *Thecatovalvia* et de *Valviforma* est ornée de stries concentriques.

Nous n'oublions pas que les dénominations ne se rapportent pas à des espèces au sens strict, mais seulement à des morphes qui peuvent relever de clades très différents. D'autre part la disparité entre les taxons nommés est faible et plusieurs d'entre eux peuvent être synonymes (HUNTLEY *et alii*, 2006). Ainsi cet inventaire est à la fois surabondant et déficient.

Quelques morphotypes très anciens tels que *Protosphaeridium* ont persisté à Chuanlinggou, cependant la plupart de ses acritarches sont apparus ici pour la première fois. Ce qui donne à ce site son importance, ce n'est pas que tel sphéromorphe mal déterminé ait été baptisé "*Leiosphaeridia*" (et son nom ne doit pas faire présumer la moindre affinité avec l'actuelle *Halosphaera*). C'est que plusieurs de ses acritarches, qu'on les appelle ou non "*Leiosphaeridia*" (d'autres ont été appelés "*Kildinosphaera*" ou "*Stictosphaeridium*" de façon tout aussi arbitraire), sont de taille nettement plus grande que ceux qu'on recueillait dans les sédiments plus anciens. Ce sont des "mésosphéromorphes". Aucun n'est "très gros", n'est un "mégasphéromorphe", pourtant ils sont suffisamment gros (diamètre > 60 µm) pour que leur attribution à des Eucaryotes devienne hautement probable.

La diversité des acritarches de Chuanlinggou indique que la radiation des Eucaryotes n'en était pas à ses débuts. L'ornementation concentrique de *Thecatovalvia annularia* et de *Valviforma annularia* (YAN, 1995) peut être comparée à celle de *Valeria lophostriata*, dont on a récemment découvert un précurseur dans les schistes de la Formation Mallapunyah, en Australie, ca. 1650 Ma (JAVAUX *et alii*, 2004). Plusieurs caractères font penser à des algues vertes

primitives :

1) La fissure médiane régulière de la coque de *Schizofusa sinica* (YAN, 1982) est analogue à la fente de désenkystement ou de déhiscence de beaucoup de Chlorophytes unicellulaires.

2) L'enveloppe membraneuse de "*Pterospermopsimorpha*" *pileiformis* est souple mais très résistante à la façon d'un phycome.

3) La grande variabilité de taille entre les spécimens d'un même morphotype dans un même site est, comme l'ont écrit KNOLL *et alii* (1991), un critère de leur activité métabolique et l'indice qu'il peut s'agir de phycomes de Pyramimonadales. Le diamètre de *Stictophaeridium implexum* varie de 26 à 103 µm. Cette taille et cette variabilité dépassent de beaucoup celles des phycomes des *Tasmanites* du Jurassique de Scanie (8 à 30 µm). Elles sont comparables à celles des phycomes de l'actuelle *Pachysphaera* (10 à 175 µm). Cela ne laisse de choix qu'entre deux possibilités : ou bien il s'agit d'algues coccoïdes appartenant à un clade aujourd'hui disparu de "Prasinophycées" qui auraient été considérablement plus volumineuses que leurs coccoïdes actuels, qui sont presque tous de taille petite ou très petite (Prasinococcales, Mamiellales, *Pycnococcus*, Picocystidales), ou bien ce sont des phycomes de Pyramimonadales.

Il existait sûrement à Chuanlinggou d'autres Eucaryotes que les algues vertes. Quelques-uns, comme *Chuarina*, *Tawuia* ou *Tyrasotaenia*, étaient de taille macroscopique et ont laissé des vestiges sous forme de compressions carbonées. Quant aux acritarches sphéromorphes, à en juger d'après leur mode de conservation qui implique une paroi résistante à l'hydrolyse et à l'acétolyse (voir Annexe n° 12), ils comptaient probablement parmi eux beaucoup de Chlorophytes. Par leur taille ils étaient comparable à des Chlorophycées coccoïdes actuelles comme *Spongiochloris* ou *Eremosphaera*, mais l'arbre phylogénétique des Viridiplantae nous montre qu'à une date aussi haute il n'existait certainement pas de Néochlorophyte. Il doit s'agir de clades plus primitifs. Le phycome des Pyramimonadales n'a de strict équivalent dans aucun autre clade des "Prasinophycées", ni de façon générale dans aucun autre clade des

Viridiplantae. Par conséquent, si un fossile présente les caractères d'un phycome, on est en droit de supposer qu'il s'agit d'une Pyramimonadale - à condition encore une fois de rester prudent, car d'autres organismes sont capables d'accroître considérablement leur volume tout en gardant la même forme extérieure et on pourrait les confondre avec eux. Le consensus n'est pas acquis sur le statut de *Chuaría*, de *Shuiyousphaeridium* ou de *Trachyhystrichosphaera*.

Rappelons (*cf.* Discussion § 8) ce que signifie la présence simultanée à Chuanlinggou de deux types d'algues qui ne sont déjà plus primitives, des mésosphéromorphes qui sont peut-être des Pyramimonadales et *Tyrasotaenia* qui est peut-être un Rhodophyte filamenteux : elle montre, si les attributions sont exactes, que les algues vertes et les algues rouges avaient divergé longtemps avant 1730 Ma.

Annexe n° 14. Les biopolymères résistants à l'acétolyse, en particulier les sporopollinines et les algaenanes

14.1. Dire qu'une paroi cellulaire est fossilisable parce qu'elle contient des biopolymères qui résistent à l'hydrolyse et à l'acétolyse (INH) paraît beaucoup moins rigoureux, du point de vue de la méthodologie scientifique, que de parler de macromolécules dont la composition biochimique serait mieux définie, par exemple d'algaenanes et de sporopollinines. En dépit des apparences c'est, je crois, le contraire qui est vrai.

Au tournant des années 1980 et 1990 la situation paraissait simple. Les INH portaient tous un nom, sporopollinine (HORODYSKI, 1992). Le terme avait été forgé par ZETZSCHE & KÄLIN (1931) pour indiquer la grande ressemblance entre deux substances trouvées dans les parois des spores, la sporonine, et du pollen, la pollinine. Il désignait une classe de biopolymères d'un poids moléculaire élevé qui contient des groupes hydroxyls phénols et des acides gras. BROOKS *et alii* (1971) lui ont consacré un volume entier de 718 pages. C'est à la sporopollinine qu'on attribue la conservation des spores fossiles (COOPER-DRIVER, 2001 ; EDWARDS, 2001). La plupart des spécimens analysés (mais beaucoup de variétés ne l'ont jamais été) ont pour formule approximative $C_{90} H_{140} O_{18}$ (GUILFORD *et alii*, 1988).

La sporopollinine a été décelée par BROOKS & SHAW (1978) et par ATKINSON *et alii* (1972) dans la paroi de diverses algues vertes, Chlorophycées (*Pediastrum*, *Scenedesmus*), Trébouxiophycées (*Prototheca*, *Chlorella*) ou Charophycées (*Chara*). On l'a retrouvée dans le kyste dormant de quelques Dinoflagellés (EWITT, 1985) et parfois dans leur cellule végétative (MORILL & LOEBLICH, 1981), dans les zygotes de Charophycées telles que *Chara* et *Nitella* (BLACKMORE & BARNES, 1987) ou *Coleochaete* (DELWICHE *et alii*, 1989), dans les zygospores des Zygnématales (SIMONS *et alii*, 1982 ; DE VRIES *et alii*, 1983).

La cohérence de cet assemblage n'était qu'apparente. Il s'est avéré que le mot de sporopollinine désignait plusieurs classes de biopolymères et non pas une entité unique (BURCZYK & DWORZANSKI, 1988 ; GUILFORD *et alii*, 1988 ; HEMSLEY *et alii*, 1992). On a isolé sous le nom de dinosporine l'INH des Dinoflagellés, qui diffère de la sporopollinine par sa réponse aux colorants et par son degré de fluorescence (SARJEANT, 1986 ; FENSOME *et alii*, 1990 ; KOKINOS *et alii*, 1998). On a opposé à ces deux substances aromatiques la biomolécule très aliphatique de beaucoup d'algues vertes actuelles qui consiste en chaînes linéaires de carbone, non cycliques et non ramifiées mais entrecroisées (BERKALOFF *et alii*, 1983) qu'on appelle algaenanes (BRUNNER & HONEGGER, 1985 ; TAGELAAR *et alii*, 1989).

Selon VERSTEEGH & BLOKKER (2004) les biopolymères fossilisables des Viridiplantae sont tous synthétisés, en l'état actuel des connaissances, par deux processus : l'un est le *pathway* acetate-malate, qui aboutit par la synthèse d'acides gras aux algaenanes, à la cutine et la cutane, l'autre est le *pathway* phénylpropanoïde qui produit les sporopollinines.

14.2. On a d'abord découvert les algaenanes dans deux algues marines, une Chlorophycée, *Dunaliella tertialecta* (ZELIBOR *et alii*, 1988), et une Trébouxiophycée, *Nanochlorum eucaryotum* (DERENNE *et alii*, 1992), puis dans plusieurs algues d'eau douce (DERENNE *et alii*, 1992 ; LARGEAU & DE LEEUW, 1995). Leur présence est aujourd'hui établie dans de nombreux taxa, notamment (VERSTEEGH & BLOKKER, 2004) :

Chlorophycées, cellule végétative : *Coelastrum*, *Dunaliella*, *Nanochlorum*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Sorastrum*, *Tetraedron* (outre quelques espèces de "*Chlorella*", voir ci-dessous).

Chlorophycées, kystes dormants ou spores : *Chlamydomonas*, *Dunaliella*, *Hematococcus*.

Zygnématales, zygosporos : *Spirogyra*.

Dinoflagellés : *Gymnodinium catenatum*.

Eustigmatophycées : *Nannochloropsis*.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

La possession d'une algaenane est une indication que l'organisme examiné peut être une algue verte mais n'en apporte pas la preuve. On en a trouvé dans une espèce de Dinoflagellé qui normalement aurait dû contenir de la dinosporine, *Gymnodinium catenatum*. Étant donné que les algaenanes font défaut aux autres genres de Dinoflagellés, et même aux autres espèces du même genre, le gène qui code pour elles a dû être acquis par transfert latéral. De tels transferts sont fréquents parmi les Dinoflagellés car ils se sont souvent approprié les gènes d'organismes qu'ils avaient phagocytés (Rhodophytes, Chlorophytes, Haptophytes, Cryptistes, Diatomées). Le problème se pose différemment pour les Eustigmatophycées (voir Annexe n° 15).

La distribution des algaenanes parmi les algues vertes est déconcertante car cette macromolécule peut être tantôt présente tantôt absente selon les espèces qu'on rapporte à un même genre. Voici la répartition des PRB parmi quelques espèces de *Chlorella* (VERSTEEGH & BLOKKER, 2004) :

1	2	3	4
<i>Chlorella emersonii</i>	<i>C. minutissima</i>	<i>C. fusca</i>	<i>C. ellipsoidea</i>
<i>C. vacuolata</i>	<i>C. sorokiniana</i>	<i>C. nana</i>	<i>C. marina</i>
			<i>C. pyrenoidea</i>
			<i>C. saccharophila</i>
			<i>C. spaerckii</i>
			<i>C. vulgaris</i>

1. Algaenane - 2. Algaenane tantôt présente tantôt absente - 3. Autre INH - 4. Ni algaenane ni autre INH

Cela s'explique, dira-t-on, parce que le prétendu "genre" est foncièrement polyphétiq ue : le nom de *Chlorella* recouvre au moins neuf lignées dispersées parmi les Trébouxiophycées et les Chlorophycées (Huss *et alii*, 1999). L'explication ne suffit pas dans le cas d'espèces phylétiquement voisines. On pourra alors se demander

si la synthèse de l'algaenane ne dépend pas d'un stade particulier dans le cycle vital de l'algue considérée ou de conditions particulières de son environnement. Une conséquence inévitable, et plutôt embarrassante, du tableau ci-dessus, est que certaines espèces de *Chlorella* sont capables de se fossiliser et d'autres non, sans que rien ne permette de le prévoir d'après leur morphologie (or un paléontologue ne dispose souvent que de ce type de critères).

14.3. L'application des méthodes d'analyse biochimique aux fossiles est limitée par le risque de la transformation d'une biomacromolécule en géomacromolécule, c'est-à-dire de l'altération de la composition chimique initiale par la diagenèse ou tout simplement par un séjour prolongé dans les sédiments. Dès 1985 BRUNNER & HONEGGER en ont averti : l'acétylation de la cellule entière, si on n'a pas pris la précaution d'extraire son enveloppe avec soin, peut polymériser artificiellement dans sa paroi des composés qui imitent la sporopollinine par leur spectre infrarouge. La même mise en garde s'applique aux INH en général, et en particulier aux algaenanes.

Exemple 1. L'analyse des *Pediastrum* (Chlorophycées) contenus dans les schistes lacustres du Miocène, où ils composent jusqu'à 80 % de la matière sédimentée, a fait conclure que leur paroi contenait des composés aromatiques (SINNINGHE DAMSTE *et alii*, 1993). Or l'analyse directe des *Pediastrum* actuellement vivants montre que leur paroi est aliphatique, à base d'acides gras C₃₀ et C₃₂ ω-hydroxyl (BLOKKER *et alii*, 2000). Il faut conclure que les composants aromatiques ont envahi *post mortem* une biomacromolécule originellement aliphatique.

Exemple 2. AROURI *et alii* (1999, 2000) ont trouvé dans les parois des fossiles édiacariens de Tanana, en Australie, ca. 575-567 Ma, deux types d'INH. Celui de *Multifronsphaeridium* et de l'espèce A, considérés comme des Chlorophycées, est à prédominance aliphatique tout en contenant aussi des groupes aromatiques et amides. Un assemblage hétérogène qui inclut *Chuarina*, *Tanarium*, *Hocosphaeridium*, *Alicesphaeridium*, *Leiosphaeridia* et l'espèce C2 aurait un INH polyaromatique qui suggère une parenté avec les

Dinoflagellés (on n'a pourtant trouvé nulle part de dinostérane). MARSHALL *et alii* (2005) ont contesté ces analyses. Le spectre FTIR (*micro-Fourier transform infrared*) de *Tanarium conoideum* "contain[s] intense aliphatic C-H stretching bands in the 2900 cm^{-1} region relative to the C = C aromatic ring stretching band at 1600 cm^{-1} ". Ce spectre correspond à celui des isolats d'algaenane extraits de Chlorophycées actuelles. Celui des *Leiosphaeridia* sp. "contain[s] a less intense aliphatic C-H stretching band relative to the C = C aromatic ring stretching band". L'INH de *Tanarium* est une algaenane, celui des *Leiosphaeridia* sp. appartient à une famille nouvelle de biopolymères qui diffère à la fois de l'algaenane, la sporopollinine, la lignine et la dinosporine.

Il est clair que l'unité du second groupe d'AROURI *et alii* (2000) est artificielle. Selon VERSTEEGH & BLOKKER (2004) les composants aliphatiques ont été secondairement enlevés aux parois organiques et remplacés par des composants aromatiques. Un degré élevé de température et de pression a transformé *post mortem* la composition chimique de la paroi.

Exemple 3. On peut se demander si un processus du même ordre n'a pas réuni artificiellement *Shuiyousphaeridium* de Ruyang et les trois *Leiosphaeridia* de Roper. L'analyse microchimique a révélé que ces quatre fossiles, si différents par l'ultrastructure de leur paroi, possédaient un même type d'INH : un biopolymère à prédominance aromatique avec faible contribution de chaînes aliphatiques hautement ramifiées (MARSHALL *et alii*, 2005). Leur spectre au laser micro-Raman est identique : bande G centrée autour de 1600-1605 cm^{-1} et bande D autour de 1345-1335 cm^{-1} . La ratio $\text{CH}_2 / \text{CH}_3$ de leur matière organique diffère peu de celle des "*Leiosphaeridia*" beaucoup moins anciennes de Tanana mais diffère beaucoup de celle des *Tanarium* de Tanana. Cependant d'après leur TAI (index d'altération thermique) les acritarches de Tanana ("*Leiosphaeridia*" et *Tanarium*) sont immatures, alors que les "*Leiosphaeridia*" de Roper ont un début de maturation et *Shuiyousphaeridium* une maturation plus avancée.

Je vois à tout cela deux explications possibles. Ou bien le biopolymère initial des trois "*Leiosphaeridia*" et de *Shuiyousphaeridium* a été transformé de la même façon pendant la longue durée du séjour des fossiles dans les couches géologiques. En ce cas il ne donne aucun indice sur la taxinomie des spécimens examinés. Ou bien les biopolymères sont semblables parce que leurs possesseurs étaient réellement apparentés entre eux. En ce cas, compte tenu du TLS de *L. crassa*, le clade qui leur est commun ne pourrait être autre que les Chlorophytes. La vérité est peut-être un mélange de ces deux idées, mais dans quelle proportion ? S'il est vrai que *Shuiyousphaeridium* est apparenté aux Dinoflagellés et non aux Chlorophytes (YIN *et alii*, 2005), c'est la première hypothèse qui est vraie.

VERSTEEGH & BLOKKER (2004) concluent sur un rappel à la vigilance. Il faut prendre soin d'éviter la condensation artificielle et la polymérisation oxydante du cytoplasme. Il faut être en garde contre la contamination des fossiles par des débris organiques d'autre origine qui pourraient contribuer au signal aliphatique ou aromatique et contre la migration *post mortem* de composés aliphatiques dans la molécule. On ne sait pas encore dans quelle mesure la migration de composants aromatiques ou leur formation *in situ* peut modifier les macromolécules résistantes de la paroi, surtout dans des conditions de température et de pression élevées. En revanche il ne faut pas oublier que dans la paroi d'une algue les biopolymères aliphatiques que sont les algaenanes ont pu être associés à des isoprénoïdes (*Botryococcus braunii*) ou à des sucres (*Coelastrum sphaericum*) dont le fossile ne gardera aucune trace parce qu'ils sont enlevés par hydrolyse (TRAGELAAR *et alii*, 1989).

14.4. Qu'en est-il pour les "Prasinophycées" ?

La seule "Prasinophycée" dont on ait analysé la paroi au stade motile est *Tetraselmis* (GELIN *et alii*, 1999). Elle ne contient ni algaenane ni aucun autre INH. Le kyste du genre voisin (ou synonyme) *Prasinocladus* n'en contient pas non plus. Ainsi ce clade

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

est incapable de laisser la moindre trace parmi les fossiles. Cette information nous met en garde contre les pièges d'une taxinomie qui ne serait pas fondée sur la phylogénie moléculaire. Car bien que l'ordre des Chlorodendrales, auquel appartient *Tetraselmis*, soit classé parmi les "Prasinophycées", il est plus proche phylétiquement d'une Chlorophycée ou d'une Trébouxiophycée que de *Pyramimonas*.

La nature chimique de la substance qui rend résistante la paroi externe des Pyramimonadales actuelles est longtemps restée mystérieuse. À l'époque (1962) où WALL a étudié l'enveloppe de *Pachysphaera*, on savait qu'elle contient dans sa partie interne des composés pectiques mais la composition chimique de sa partie externe n'avait pas été déterminée. WALL a établi qu'elle n'est pas faite de cellulose (aucune réaction au chlorure de zinc), qu'elle est extrêmement résistante à un bain d'acide chlorhydrique et à la macération dans la solution de SHULZE (aucune altération après 13 heures de traitement). Il concluait qu'elle contient une substance lipéidique complexe non identifiée. PARKE & DEN HARTOG-ADAMS (1965) ont été les premiers à parler, à propos de *Halosphaera*, de la sporopollinine. Encore l'ont-ils fait de façon indirecte, en se référant à une communication privée de deux professeurs de l'Université de LEEDS, Preston et Frei, qu'ils avaient priés d'examiner la paroi de *Halosphaera* et qui y avaient décelé "*something like sporopollenin*".

L'INH des *Leiosphaeridia* de l'Ordovicien et du Silurien analysées par KJELLSTRÖM (1968) serait aliphatique. Au contraire l'INH du kyste de *Pyramimonas pseudoparkeae* serait selon AKEN & PIENAAR (1985) une sporopollinine. Selon GELIN *et alii* (1999) celui des phycomes de *Halosphaera* et de *Pachysphaera* est peut-être une algaénane, mais il n'est pas exclu qu'il s'agisse de sporopollinine.

La seule Pyramimonadale fossile dont on ait étudié la composition chimique est *Tasmanites*. BROOKS (1971) avait parlé de sporopollinine à une époque où ce mot avait un sens générique, synonyme d'INH. Les examens par FTIR (*micro-Fourier transform infrared*, PHILIP *et alii*, 1982), par pyrolyse (COLLINSON *et alii*, 1994) et par NMR (*nuclear*

magnetic resonance, HEMSLEY *et alii*, 1993) ont confirmé l'étude déjà ancienne de KJELLSTRÖM (1968) qui avait diagnostiqué les longues chaînes d'hydrocarbones aliphatiques saturés qu'on appelle aujourd'hui algaenanes. Cependant, alors que REVILL *et alii* (1994) ont mis en évidence les algaenanes dans des *Tasmanites* du Permien, au contraire GREENWOOD *et alii* (2000) ont trouvé dans leurs parois les mêmes composants que dans les lipides des sédiments qui les contenaient : "*ubiquitous n alkane / alkene parent and alkyl aromatics, and tricyclic terpenoids*". Cette opinion discordante s'explique, selon VERSTEEGH & BLOKKER (2004), par deux raisons. L'une est que les composants aromatiques et isoprénoïdes ont un pouvoir d'ionisation plus élevé que les composants aliphatiques, ce qui s'est traduit par une sous-représentation de ceux-ci dans la spectroscopie. L'autre est la formation, depuis l'époque où les sédiments se sont déposés, de composants aromatiques à partir d'isoprénoïdes qui ne participaient pas originellement aux macromolécules de la paroi mais qui se sont attachés à elles *post mortem* par des liens ester.

Annexe n° 15. La phylogénie moléculaire en tant que méthode de contrôle des assertions des paléontologues

Dans l'introduction du présent livre j'ai parlé de la nécessité de confronter les données de la paléontologie avec les analyses de la phylogénie moléculaire.

COLBATH & GRENFELL (1995, p. 303) ont discuté la possibilité que certains acritarches soient des spores d'Oomycètes (*spores of oomycete fungi*) et qu'il s'agisse "par conséquent" de champignons. Or les Oomycètes, du point de vue phylogénétique, n'ont rien à voir avec les Fungi. Ce sont des Hétérokontes apparentés aux algues Chromistes. Ils sont plus éloignés des champignons que les animaux et même les amibes !

En pareil cas l'erreur commise par le paléontologue est si grossière qu'elle n'est pas vraiment dangereuse, car personne à la réflexion ne risque de s'y laisser tromper. Mais elle peut être moins flagrante, donc plus insidieuse. Voici un exemple pour illustrer cette idée.

MARSHALL *et alii* (2005, p. 221) affirment que la présence de l'algaenane caractérise "beaucoup d'algues vertes actuelles Chlorococcales et Eustigmatophycées" (*several extant chlorococcalean and eustigmatophycean green algae*). Cette seule proposition, si on la met en regard de la phylogénie moléculaire, accumule en sept mots trois erreurs – deux fautes de taxinomie qui débouchent sur une interprétation erronée.

a) Les Eustigmatophycées ne sont pas des algues vertes. Ce sont des Hétérokontes Chromistes. Ce clade est encore plus éloigné des algues vertes (Viridiplantae) que les algues rouges (Rhodophyta) puisqu'il n'appartient pas au superphylum des Plantae.

b) Les Chlorococcales ne sont pas un clade taxinomiquement valable. Ce n'est nullement, comme on l'avait cru jadis d'après leur aspect superficiel, un ordre des Chlorophycées. C'est l'assemblage

polyphylétique d'un grand nombre de lignées séparées (plus d'une vingtaine) qui appartiennent à trois classes différentes de Chlorophytes et qui ont pour seul point commun de produire des kystes dormants à coque dure (des coccoïdes). On trouve ce polyphylétisme à l'intérieur d'un même "genre". Par exemple le "genre" *Neochloris* a été classé par MELKONIAN (1990) parmi les Chlorococceae, l'une des 16 "familles" groupées dans son "ordre" des Chlorococcales. L'analyse moléculaire (WATANABE *et alii*, 2000) a démontré que les espèces réunies sous ce nom relèvent en réalité de quatre genres : *Neochloris* au sens strict (une lignée de Chlorophycées proche de *Pediastrum* et *Hydrodictyon*) – *Ettia* (autre lignée de Chlorophycées, très éloignée de la précédente, proche de *Chlamydomodium* et *Dunaliella*) – *Parietochloris* (Trébouxiophycée) – et *Pseudochloris* (Ulvophycée). Un même "genre" de Chlorococcale, *Neochloris*, a été réparti entre trois classes de Chlorophytes (voir Tableau VI) !

c) MARSHALL *et alii* (2005) raisonnent comme s'il était acquis que les biopolymères qu'on appelle "algaenanes" chez les Eustigmatophycées et les Chlorophytes sont monophylétiques. Or les analyses récentes donnent à penser qu'en fait ils ne sont pas strictement homologues :

- o Pour tous les Chlorophytes qu'ont analysés VERSTEEGH & BLOKKER (2004), à l'exception de *Botryococcus braunii*, "the building blocks consist of linear C₂₂ to C₃₄ even numbered carbon chains with fonctional groups at the α , ω , ω^9 and sometimes ω^{18} positions".
- o Pour les Eustigmatophycées, "the building blocks are probably mid-chains (ω^{15} to ω^{18}) C₂₈ to C₃₆ diols and C₃₀ to C₃₂ alkenol, as well as C₂₅, C₂₇ and C₂₉ (poly) unsaturated free hydrocarbons which in the algaenan are cross-linked with mid-chain ether bonds".

Par conséquent

1) Lorsqu'on dit que les algaenanes caractérisent les

Chlorococcales, on donne l'impression erronée que ce caractère s'applique à un ordre particulier de Chlorophycées, les Chlorococcales, à l'exclusion des autres ordres de Chlorophycées, alors que sa distribution montre clairement que les gènes qui codent pour la synthèse des algaenanes étaient déjà présents dans l'ancêtre commun des Chlorophycées et des Trébouxiophycées.

2) La présence d'algaenanes vraisemblablement homologues dans la paroi de beaucoup de Néochlorophytes (Chlorophycées, Trébouxiophycées), de beaucoup de Streptophytes (Zygnématacées, Coelochaetales, Charales) et de certaines Pyramimonadales fossiles (*Tasmanites*) suggère que les gènes qui codent pour leur synthèse étaient déjà présents dans le dernier ancêtre commun des Viridiplantae.

3) Lorsqu'on dit, sans préciser les différences, que les algaenanes caractérisent à la fois les Eustigmatophycées et certains Chlorophytes, on provoque une grave confusion parce qu'on laisse croire qu'elles pourraient remonter à l'ancêtre commun des Plantae et des Heterokonta. Cette hypothèse serait difficilement soutenable car il faudrait admettre que toutes les lignées qui sont issues du même ancêtre et qui en sont dépourvues, les Rhodophytes par exemple, les ont secondairement perdues. Elle n'a plus aucune raison d'être si l'algaenane des Eustigmatophycées et celle des Viridiplantae ne sont pas strictement homologues.

4) Le fait que l'INH des Zygnématophycées contient, outre les chaînes aliphatiques, des composants aromatiques (BLOKKER, 2000), s'explique si on tient compte de la position phylogénétique de ce clade : l'algaenane qu'il a hérité de l'ancêtre commun des Viridiplantae a acquis des caractères qui le rapprochent de la sporopollinine des Charales et des plantes terrestres.

Annexe n° 16. La phylogénie moléculaire en tant que méthode heuristique appliquée aux acritarches sphéromorphes du Précambrien

Comment peut-on savoir la position taxinomique d'un sphéromorphe à coque lisse qui ne se distingue par aucun caractère particulier ?

Si la question est posée en général, hors contexte, pour un fossile du Phanérozoïque ou même de l'Édiacarien, la réponse est simple : on ne le peut pas. Supposons, pour limiter le champ des recherches, qu'il soit établi que le fossile en question est bien une algue planctonique et non pas un protiste hétérotrophe. Ce peut être le kyste de l'une des multiples lignées d'algues coccoïdes. Ou la spore alète d'une Coleochaetale ou d'une plante terrestre archaïque (CHALONER & ORBELL, 1971). Ou même la cellule végétative d'un Chlorophyte non spécialisé. Beaucoup d'espèces rapportées au "genre" polyphylétique *Chlorella* ont une paroi susceptible d'être conservée parce qu'elle contient une INH (ATKINSON *et alii*, 1972 ; VERSTEEGH & BLOKKER, 2004). Si un spécimen de l'une de ces espèces était fossilisé, on le prendrait pour une *Leiosphaeridia* (PICKETT-HEAPS, 1975). Rien ne permettrait même de distinguer cette algue récente des innombrables coccoïdes du Précambrien dont certains remontent à deux milliards d'années.

L'insuffisance des critères morphologiques pour établir la phylogénie lorsqu'il s'agit d'Eucaryotes marins de très petite taille a été récemment mise en évidence par l'exemple de *Micromonas pusilla*, une "Prasinophycée" de l'ordre des Mamiellales. Cette algue solitaire, pyriforme, d'un diamètre inférieur à 2 µm, porte un seul flagelle, contient un seul chloroplaste et une seule mitochondrie. Elle est abondante dans les océans du monde entier et bien représentée dans les collections de cultures des laboratoires. Pour explorer la diversité génétique de cette espèce, ŠLAPETA *et alii* (2006) ont prélevé des isolats de génotypes en provenance de l'Atlantique, du Pacifique, de l'Océan indien et de la Méditerranée et ils ont séquencé cinq *loci* majeurs des trois génomes (nucléaire, mitochondrial et

chloroplastique). Voici leurs conclusions :

- a) pluralité d'espèces cryptiques qui se différencient par leurs séquences mais qui seraient indiscernables d'après leur morphologie ;
- b) ubiquité des lignées principales qui coexistent dans tous les océans ;
- c) ancienneté de la séparation entre ces lignées, dont le plus ancien point de divergence a été évalué à 66 ± 10 Ma. Cela signifie que deux souches morphologiquement indiscernables de la même "espèce" *Micromonas pusilla* ont pu évoluer séparément depuis plus longtemps que les ancêtres d'une baleine et ceux d'une vache...

Étant donné que les Chlorophycées s'étaient certainement différenciées avant 750 Ma, la position taxinomique d'un fossile coccoïde plus récent ne peut être déterminée à moins de recourir à des méthodes très fines d'analyse ultrastructurale et microbiologique. Même si on lui applique ces méthodes, sa position a beaucoup de chances de rester indéterminée à moins qu'on n'ait décelé la présence d'un caractère vraiment distinctif (la proposition converse n'est pas vraie : l'absence dudit caractère ne permet pas d'exclure ce fossile du clade où il a été généralement observé). Sauf indication supplémentaire, un coccoïde plus récent que 750 Ma pourrait provenir indifféremment

- a) de l'une des multiples lignées de Néochlorophytes coccoïdes qui se répartissent entre les classes des Chlorophycées, Pédinophycées, Ulvophycées et Trébouxiophycées ("l'ordre" polyphylétique qu'on appelait autrefois "les Chlorococcales" en contient à lui seul une bonne vingtaine) ;
- b) de quatre clades parmi ceux que réunit l'assemblage paraphylétique des "Prasinophycées" : les Prasinococcales, les Picocystidales, les Mamiellales du

groupe *Ostreococcus* + *Bathycoccus* et un très proche parent de *Pseudoscourfieldia*, *Pycnococcus*.

- c) de divers types de Streptophytes primitifs, comme le seraient un *Chlorokybus* non sarcinoïde, un *Chaetosphaeridium* sans épine ou un *Mesostigma* capable de s'enkyster.

Il pourrait aussi, bien sûr, provenir d'un organisme qui n'appartiendrait nullement aux Viridiplantae mais qui serait apparenté, par exemple, aux Glaucophytes ou aux Euglènes.

Le champ des possibilités se resserre si nous faisons intervenir des contraintes stratigraphiques. À mesure que nous reculons dans le temps pour nous rapprocher de la souche de l'arbre phylogénétique, le nombre des branches qui avaient eu le temps de se différencier se réduit.

Prenons le cas de coccoïdes plus anciens que 1800 Ma et mettons les indications de la phylogénie moléculaire en regard des données de la paléontologie. Une partie de ces fossiles peut provenir de Procaryotes. Cependant cela ne peut être vrai pour la totalité ni même la majorité d'entre eux. La plupart des Procaryotes coccoïdes, les Cyanobactéries mises à part, ne synthétisent pas d'INH (JAVAUX *et alii*, 2003). Beaucoup de bactéries dont l'enveloppe résiste à l'acétolyse vivent sous forme de filaments et beaucoup de Cyanobactéries coccoïdes sont coloniales. Il existait sans aucun doute avant 2000 Ma des Cyanobactéries coccoïdes solitaires, par exemple dans la Formation Gamohaana du Transvaal vers 2450 Ma. Un fossile de ce type peut être pris pour un Eucaryote sphéromorphe. L'attribution de certains coccoïdes à l'un ou l'autre "domaine" est douteuse. C'est le cas à Gunflint, ca. 1900 Ma, pour *Leptoteichos*, *Huroniospora* et *Chlamydomonopsis*. Il est cependant très improbable que tous les fossiles qu'on a rapportés à des Eucaryotes dans les sites datés entre 2000 et 1800 Ma soient de fausses attributions. Voici pourquoi.

Quand on compare les sites fossilifères de Russie et ceux du reste

du monde durant cette période, une différence saute aux yeux. Le répertoire de MENDELSON & SCHOPF mentionne en Russie 23 morphotypes d'acritarches sphéromorphes contre 5 de Cyanobactéries coccoïdes coloniales (aucune bactérie filamenteuse n'est signalée). Hors de Russie, au contraire, on trouve 15 morphotypes de bactéries filamenteuses contre 4 d'acritarches seulement. Cette anomalie s'explique par la différence de méthode entre "l'école américaine" et "l'école russe" (VIDAL, 1984). La première, inaugurée par BARGHOORN et TYLER à Gunflint, pratique dans les roches de fines sections sériées afin de reconstituer le biotope. La seconde, initiée par TIMOFEEV, extrait les fossiles de leur matrice en leur appliquant la technique plutôt brutale qu'EISENACK avait mise au point en palynologie. Les Américains récoltent surtout des espèces benthiques et les Russes des espèces planctoniques. Parmi le plancton, les seuls organismes qui ont chance d'être conservés sont ceux qui ont résisté à l'acétolyse : quelques Cyanobactéries coloniales grâce à leur enveloppe collective de mucilage et les acritarches dont la coque contient un INH. C'est exactement la composition des sites fossilifères de Russie entre 1800 et 2000 Ma (voir Tableau VII). Ce qui rend vraisemblable que la plupart des fossiles qu'on a trouvés là sont réellement des Eucaryotes sphéromorphes, c'est que beaucoup d'autres fossiles de la même époque ont été reconnus sans hésitation comme des Procaryotes coccoïdes par les mêmes auteurs.

Ne nous hâtons pas de conclure. Il faut auparavant énoncer deux *caveat* : il n'est pas exclu que la date attribuée à certains de ces sites russes soit un peu trop haute (la plupart des datations admises par MENDELSON & SCHOPF en 1992 ne sont pas plus récentes que 1976) et il n'est pas impossible que certaines bactéries coccoïdes du Protérozoïque aient synthétisé des INH, ce dont aucune n'est capable aujourd'hui.

S'il s'agit d'Eucaryotes plus anciens que 1800 Ma, l'éventail des choix possibles n'est pas aussi ouvert qu'on pourrait le croire. "Il est clair que la plupart des taxa aujourd'hui vivants ne sont pas capables de produire des parois fossilisables" (VERSTEEGH & BLOKKER, 2004). Les

Dinoflagellés, nous l'avons vu, possèdent des INH, mais il est douteux quoique non impossible que leurs ancêtres aient été différenciés des autres Alvéolates à une aussi haute époque. On n'a pas trouvé d'INH chez les Diatomées ni chez aucune autre algue Hétérokonte (à l'unique exception des Eustigmatophycées). On n'en a pas trouvé non plus parmi les Rhodophytes ni les Haptophytes. On n'en a pas signalé (mais les a-t-on réellement cherchées ?) dans des clades moins souvent examinés tels que les Chlorarachniotes (Cercozoaires), les Glaucophytes et les Cryptophytes. Cependant la *lorica* (tunique) de l'Euglène *Trachelomonas* contient une INH de nature inconnue (LINDGREN, 1981). Bref, en dehors des Viridiplantae, très peu d'Eucaryotes unicellulaires sont capables de synthétiser un INH. Cela ne veut pas dire que ceux qui en sont dépourvus n'aient laissé aucune trace. Mais ils n'ont pas été conservés en tant que microfossiles, ils l'ont été sous forme de compressions carbonées. C'est peut-être le cas avant 1800 Ma pour *Morania* ou *Grypania* et certainement, un peu plus tard, pour *Tyrasotaenia*, *Longfengshania*, *Chuarua* et *Tawuia*.

Si on admet qu'une partie au moins des Eucaryotes sphéromorphes plus vieux que 1800 Ma étaient des Viridiplantae, à quels clades de ce phylum peut-on les attribuer ? La phylogénie moléculaire ne laisse pas beaucoup de choix. En effet aucun fossile ne montre les caractères d'un phycome de Pyramimonadale avant les mésosphéromorphes de Chuanlinggou, vers 1730 Ma. On peut en déduire que les Pyramimonadales, telles que nous les connaissons, ne s'étaient pas différenciées à une date beaucoup plus ancienne. Par conséquent les Viridiplantae qui seraient datées entre 2000 et 1800 Ma (s'il y en a) ne peuvent appartenir qu'à l'une des trois catégories suivantes :

- ou bien une lignée très proche de l'origine des Chlorophytes, à savoir les Prasinococcales (ou quelque clade plus primitif encore qui n'aurait pas laissé de postérité aujourd'hui), ou un groupe-souche de Pyramimonadales qui n'aurait pas encore acquis la faculté de former des phycomes, ou à la rigueur le groupe-souche des Mamiellales.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

- ou bien une lignée très proche de l'origine des Streptophytes, à savoir un ancêtre non sarcinoïde des Chlorokybales, un parent de *Mesostigma* qui aurait eu dans son cycle vital un stade coccoïde ou quelque clade plus primitif encore qui n'a pas survécu jusqu'aujourd'hui.
- ou la souche des Viridiplantae dont s'est détaché l'ancêtre commun aux Chlorophytes et aux Streptophytes, souche qui a nécessairement existé mais qui n'a pas aujourd'hui de survivant reconnu comme tel.

Plus on remonte dans le temps, plus la troisième hypothèse devient probable. Elle est peut-être seule plausible pour un *Protosphaeridium* de la Formation de Ladoga qui serait daté de ca. 2000 Ma.

Bibliographie

Introduction générale à la paléontologie du Précambrien

- BENGSTON S. (ed.) (1994).- Early life on Earth.- Nobel Symposium n° 84, Columbia University Press, New York, 630 p.
- HUNTLEY J.W., XIAO S. & KAWALEWSKI M. (2006).- 1.3 billion years of acritarch history: An empirical morphospace approach.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 144, n° 1-2, p. 52-68.
- KNOLL A.H. (2003).- Life on a young planet. The first three billion years of evolution on Earth.- Princeton University Press, third edition, 277 p.
- SCHOPF J.W. & KLEIN C. (eds.) (1992).- The Proterozoic biosphere. A multidisciplinary study.- Cambridge University Press, 1348 p.
- TAPPAN H. (1980).- The Paleobiology of Plant Protists.- W.H. Freeman and Co, San Francisco, 1028 p.
- TEYSSÈDRE B. (2002).- La vie invisible. Les trois premiers milliards d'années de l'histoire de la vie sur terre.- L'Harmattan, Paris, 482 p.

Quelques études sur les acritarches du Précambrien

- BABCOCK J.A. (1986).- The puzzle of alga-like problematica, or rummaging around in the algal wastebasket. *In* : HOFFMAN A. & NITECKI M.H. (eds.), *Problematic fossil taxa*.- Oxford University Press, New York, p. 12-26.
- BARTLEY J.K. (1996).- Actualistic taphonomy of Cyanobacteria: implications for the Precambrian fossil record.- *Palaios*, Tulsa, vol. 11, n° 6, p. 571-586.
- BUICK R. & KNOLL A.H. (1999).- Acritarchs and Microfossils from the Mesoproterozoic Bangemall Group, Northwestern Australia.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 73, n° 5, p. 744-764.
- BUTTERFIELD N.J., KNOLL A.H. & SWETT K. (1988).- Exceptional preservation of fossils in an Upper Proterozoic shale.- *Nature*, London, vol. 334, n° 6181, p. 424-427.
- BUTTERFIELD N.J., KNOLL A.H. & SWETT K. (1994).- Paleobiology of the Neoproterozoic Svanbergfjellet Formation, Spitsbergen.- *Fossils and Strata*, Oslo, n° 34, 84 p.
- BUTTERFIELD N.J. & RAINBIRD R.H. (1998).- Diverse organic-walled fossils, including "possible dinoflagellates", from the early Neoproterozoic of arctic Canada.- *Geology*, Boulder, vol. 26, n° 11, p. 963-966.
- COLBATH G.C. (1985).- Devonian (Givetian-Frasnian) organic-walled phytoplankton from the Limestone Billy Hills complex, Canning Basin, Western Australia.- *Palaeontographica Abteilung B*, Stuttgart, vol. 217, p. 87-145.
- COLBATH G.K. & GRENFELL H.R. (1995).- Review of biological affinities of Paleozoic acid-resistant, organic-walled eukaryotic algal microfossils (including "acritarchs").- *Review of Palaeobotany and Palynology*, Amsterdam, vol. 86, n° 3-4, p. 287-314.
- GRAY J. & BOUCOT A.J. (1989).- Is *Moyeria* a Euglenoid?.- *Lethaia*, Oslo, vol. 22, p. 447-456.
- GREY K. (1998).- Ediacarian acritarchs of Australia.- Ph.D. thesis, Macquarie University, Sydney (unpublished).
- HOFMANN H.J. (1985).- The mid-Proterozoic Little Dal macrobiota, Mackenzie Mountains, north-west Canada.- *Palaeontology*, London, vol. 28, part 2, p. 331-354.
- HOFMANN H.J. (1994).- Proterozoic carbonaceous compressions ("metaphytes" and "worms"). *In* : BENGSTON S. (ed.), *Early life on Earth*.- Nobel Symposium n° 84, Columbia University Press, New York, p. 342-357.

- HOFMANN H.J. & AIKEN J.D. (1979).- Precambrian biota from the Little Dal Group, Mackenzie Mountains, north-western Canada.- *Canadian Journal of Earth Sciences*, Ottawa, vol. 16, p. 150-166.
- HOFMANN H.J. & JACKSON G.D. (1994).- Shale-facies microfossils from the Proterozoic Bylot Supergroup, Baffin Island, Canada.- *Paleontological Society Memoir*, 37 ; *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 68 (suppl. to n° 3), 39 p.
- HOFMANN H.J. & JACKSON G.D. (1996).- Notes on the geology and paleontology of the Thule Group, Ellesmere Islands, Canada and North-West Greenland.- *Geological Survey of Canada, Bulletin*, Calgary, vol. 495, p. 1-26.
- HORODYSKI R.J. (1980).- Middle Proterozoic shale-facies microbiota from the lower Belt Supergroup, Little Belt Mountains, Montana.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 54, n° 4, p. 649-663.
- JAVAUX E.J., KNOLL A.H. & WALTER M.R. (2001).- Morphological and ecological complexity in early eukaryotic ecosystems.- *Nature*, London, vol. 412, n° 6842, p. 66-69.
- JAVAUX E.J., KNOLL A.H. & WALTER M.R. (2003).- Recognizing and interpreting the fossils of early eukaryotes.- *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, Amsterdam, vol. 33, n° 1, p. 75-94.
- KNOLL A.H. (1984).- Microbiotas of the Precambrian Hunnberg Formation, Nordaustlandet, Svalbard.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 58, n° 1, p. 131-162.
- KNOLL A.H. (1992).- The early evolution of eukaryotes – a geological perspective.- *Science*, Washington, vol. 256, n° 5057, p. 622-627.
- KNOLL A.H. (1992).- Vendian microfossils in metasedimentary cherts of the Scotia Group, Prinz Karls Forland, Svalbard.- *Palaeontology*, London, vol. 35, part 4, p. 751-774.
- KNOLL A.H. (1994).- Proterozoic and early Cambrian protists – evidence for accelerating evolutionary tempo.- *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)*, Washington, vol. 91, n° 15, p. 6743-6750.
- KNOLL A.H. (1996).- Archaeal and Proterozoic palaeontology. In : JANSONIUS J. & MCGREGOR D.C. (eds.), *Palynology: Principles and Applications*, vol. I.- American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Tulsa, p. 51-80.
- KNOLL A.H. & CALDER S. (1983).- Microbiota of the Late Precambrian Ryssö Formation, Nordaustlandet, Svalbard.- *Palaeontology*, London, vol. 26, part 3, p. 447-496.
- KNOLL A.H., SWETT K. & MARK J. (1991).- Paleobiology of a Neoproterozoic tidal flat / lagoonal complex: the Draken

- Conglomerate Formation, Spitsbergen.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 65, n° 4, p. 531-570.
- LINDGREN S. (1981).- Remarks on the taxonomy, botanical affinities, and distribution of leiospheres.- *Stockholm Contributions in Geology*, vol. 38, n° 1, p. 1-20.
- LINDGREN S. (1982).- Algal coenobia and leiospheres from the Upper Riphean of the Turukhansk region, eastern Siberia.- *Stockholm Contributions in Geology*, vol. 38, n° 3, p. 35-45.
- LOEBLICH A.R. Jr (1970).- Morphology, ultrastructure and distribution of Paleozoic acritarchs.- *Proceedings of the North American Paleontological Convention*, Chicago (1969), part G, p. 705-788.
- LOEBLICH A.R. Jr (1974).- Protistan phylogeny as indicated by the fossil record.- *Taxon*, Wien, vol. 23, p. 277-290.
- MARTIN F. (1993).- Acritarchs: a review.- *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, vol. 68, n° 4, p. 475-538.
- MATTOX K.R. & STEWART K.D. (1984).- 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*.- Academic Press, London, p. 29-72.
- MENDELSON C.V. & SCHOPF J.W. (1992).- Proterozoic and selected Early Cambrian microfossils and microfossil-like objects. In : SCHOPF J.W. & KLEIN C. (eds.), *The Proterozoic biosphere. A multidisciplinary study*.- Cambridge University Press, p. 867-951.
- MOCZYDLOWSKA M. (2005).- Taxonomic review of some Ediacarian acritarchs from the Siberian Platform.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 136, n° 3-4, p. 283-307.
- MOCZYDLOWSKA M., VIDAL G. & RUDAVSKAYAALII V.A. (1995).- Neoproterozoic (Vendian) phytoplankton from the Siberian Platform, Yakoutia.- *Palaeontology*, London, vol. 36, part 3, p. 495-521.
- SAMUELSSON J. & BUTTERFIELD N.J. (2001).- Neoproterozoic fossils from the Franklin Mountains, northwestern Canada: stratigraphic and palaeobiological implications.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 107, n° 3-4, p. 235-251.
- SAMUELSSON J., DAWES P.R. & VIDAL G. (1999).- Organic-walled microfossils from Proterozoic Thule Supergroup, Northwest Greenland.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 96, n° 1, p. 1-23.
- SCHOPF J.W. (1968).- Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, central Australia.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 42, n° 3, p. 651-688.

- SCHOPF J.W. (1977).- Biostratigraphic usefulness of stromatolitic Precambrian microbiotas: A preliminary analysis.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 5, n° 2, p. 143-173.
- SCHOPF J.W. & BLACIC J.M. (1971).- New microorganismes from the Bitter Springs Formation (Late Precambrian) of the north-central Amadeus Basin, Australia.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 45, n° 6, p. 925-960.
- SERGEEV V.N. (2001).- Paleobiology of the Neoproterozoic (Upper Riphean) Shorika and Burovaya silicified microbiotas, Turukhansk Uplift, Siberia.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 75, n° 2, p. 427-448.
- SERGEEV V.N., KNOLL A.H. & GROTZINGER J.P. (1995).- Paleobiology of the Mesoproterozoic Billyakh Group, Anabar Uplift, northern Siberia.- *Paleontological Society Memoir*, Tulsa, 39, 37 p.
- SERGEEV V.N. KNOLL A.H. & PETROV P.Y. (1997).- Paleobiology of the Mesoproterozoic-Neoproterozoic transition: the Sukhaya Tunguska Formation, Turukhansk Uplift, Siberia.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 85, n° 3, p. 201-239.
- SOKOLOV B.S. (ed.) (1979).- Paleontologiya Dokembriya i Rannego Kembriya [Paléontologie du Précambrien et du Cambrien inférieur].- Akademiya Nauk SSSR, Institut Geologii i Geokhronologii Dokembriya, Izdatel'stvo "Nauka", Leningrad, 304 p. (en russe)
- SOKOLOV B.S. & FEDONKIN M.A. (eds.) (1990).- The Vendian System.- Springer, Berlin, 320 p.
- STEWART K.D. & MATTOX K.R. (1980).- Phylogeny of phytoflagellates. In: COX E.R. (ed.), *Developments in marine biology*, Vol. 2, *Phytoflagellates*.- Elsevier, Amsterdam, p. 433-462.
- TAPPAN H. & LOEBLICH R. Jr (1972).- Surface sculpture of the wall in Lower Paleozoic acritarchs.- *Micropaleontology*, New York, vol. 17, n° 4, p. 385-410.
- TIMOFEEV B.V. (1969).- Sferomorfidy Proterozoya (Proterozoic Sphaeromorphida).- Akademiya Nauk SSSR, Institut Geologii i Geokhronologii Dokembriya, Izdatel'stvo "Nauka", Leningrad, 146 p. (en russe)
- VIDAL G. (1976).- Late Precambrian microfossils from Visingsö Beds in southern Sweden.- *Fossils and Strata*, Oslo, n° 9, 57 p.
- VIDAL G. (1981).- Aspects of problematic acid-resistant, organic-walled microfossils (acritarchs) in the upper Proterozoic of the North Atlantic region.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 15, n° 1, p. 9-23.

- VIDAL G. (1984).- The oldest eucaryotic cells.- *Scientific American*, New York, vol. 250, n° 2, p. 48-57.
- VIDAL G. (1990).- Giant acanthomorph acritarchs from the upper Proterozoic in southern Norway.- *Palaeontology*, London, vol. 33, part 2, p. 287-298.
- VIDAL G. & FORD T.D. (1985).- Microbiotas from the Late Proterozoic Chuar Group (Northern Arizona) and Uinta Mountain Group (Utah) and their chronostratigraphic implications.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 28, n° 3-4, p. 349-489.
- VIDAL G. & MOCZYDLOWSKA-VIDAL M. (1997).- Biodiversity, speciation, and extinction trends of Proterozoic and Cambrian phytoplankton.- *Palaeobiology*, Lawrence, vol. 23, n° 2, p. 230-246.
- VIDAL G. & NYSTUEN J.P. (1990).- Micropaleontology, depositional environment and biostratigraphy of the Upper Proterozoic Hedmark Group, Southern Norway. In : KNOLL A.H. & OSTROM J.H. (eds.), Proterozoic evolution and environments. CLOUD volume.- *American Journal of Science*, New Haven, vol. 290-A, p. 170-211.
- YANKAUSKAS T.V. (1982).- Microfossili rifeya Yuzhnogo Urala [Microfossils of the Riphean of the South Urals]. In : KELLER B.M. (ed.), Stratotip Rifeya. Paleontologiya. Paleomagnetism [The Riphean stratotype, palaeontology, palaeomagnetism].- *Ordna Trudovogo Krasnogo Znamenii Geologicheskii Institut, Trudy*, Akademiya Nauk SSSR, Moscow, n° 368, p. 84-120. (en russe)
- YANKAUSKAS T.V., KIKHAILOVA N.S. & HERMANN T.N. (eds.) (1989).- Microfossili Dokembriya SSSR [Precambrian microfossils of the U.S.S.R.].- Akademiya Nauk SSSR, Institut Geologii i Geokhologii Dokembriya, "Nauka", Leningrad, 191 p. + LVI pl. (en russe)
- YUAN X. & HOFMANN H.J. (1998).- New microfossils from the Neoproterozoic (Sinian) Doushantuo Formation, Wengan, Guizhou Province, southwestern China.- *Alcheringia*, Sydney, vol. 22, n° 3, p. 189-222.
- ZANG W.L. & WALTER M.R. (1992).- Late Proterozoic and Early Cambrian microfossils and biostratigraphy, northern Anhui and Jiangsu, central-eastern China.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 57, n° 3-4, p. 243-342.
- ZHANG Y., YIN L., XIAO S. & KNOLL A.H. (1998).- Permineralized fossils from the terminal Proterozoic Doushantuo Formation, South China.- *Paleontological Society Memoir*, 50 ; *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 72 (suppl. to n° 4), 52 p.

Les "Prasinophycées" actuelles

- ACKMAN R.G., ADDISON R.F. & HOOPER S.N. (1970).- *Halosphaera viridis*: Fatty acid composition and taxonomical relationships.- *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, Ottawa, vol. 27, p. 251-255.
- ARCHIBALD J.M. (2006).- Genome complexity in a lean, mean photosynthetic machine.- *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA)*, Washington, vol. 103, n° 31, p. 11433-11434.
- BELCHER J.H. (1966).- *Prasinochloris sessilis* gen. et sp. nov., a coccoid member of the Prasinophyceae, with some remarks upon cyst formation in *Pyramimonas*.- *British phycological Bulletin*, London, vol. 3, n° 1, p. 43-51.
- BOALCH G.T. & MOMMAERTS J.P. (1969).- A new punctate species of *Halosphaera*.- *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, Cambridge, vol. 49, p. 129-139.
- CHADEFAUD M. (1941).- Sur l'organisation et la position systématique des flagelles du genre *Pyramidomonas*.- *La Revue scientifique*, Paris, vol. 79, p. 113-114.
- CHADEFAUD M. (1977).- Les Prasinophycées. Remarques historiques, critiques et phylogénétiques.- *Bulletin de la Société phycologique de France*, Paris, vol. 22, p. 1-18.
- CHIHARA M. (1963).- The life history of *Prasinocladus ascus* as found in Japan, with special reference to the systematic position of the genus.- *Phycologia*, Lawrence, vol. 3, p. 19-28.
- CHRÉTIENNOT-DINET M.J., COURTIES C., VAQUER A., NEVEUX J., CLAUSTRE H., LAUTIER J. & MACHADO M.C. (1995).- A new marine picoeucaryote: *Ostreococcus tauri* gen. et sp. nov. (Chlorophyta, Prasinophyceae).- *Phycologia*, Lawrence, vol. 34, p. 285-292.
- COURTIES C., VAQUER A., TROUSSELLIER M., LAUTIER J., CHRÉTIENNOT-DINET M.J., NEVEUX J., MACHADO C. & CLAUSTRE H. (1994).- Smallest eukaryotic organisms.- *Nature*, London, vol. 370, n° 6487, p. 255.
- DAUGBJERG N. (2000).- *Pyramimonas tychotreta* sp. nov. (Prasinophyceae), a new marine species from Antarctica: light and electron microscopy of the motile stage and notes on growth rates.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 36, n° 1, p. 160-171.
- DAUGBJERG N., MOESTRUP Ø. & ARCTANDER P. (1994).- Phylogeny of the genus *Pyramimonas* (Prasinophyceae, Chlorophyta) inferred from the *rbcl* gene.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 30, n° 6, p. 991-

999.

- DERELLE E., FERRAZ C., ROMBAUTS S., ROUZÉ P., WORDEN A.Z., ROBBENS S., PARTENSKY F., DEGROEVE S., ECHEYNIÉ S., COOKE R., SAEYS Y., WUYTS J., JABBARIL K., BOWLER C., PANAUD O., PIÉGU B., BALL S.G., RAL J.P., BOUGET F.Y., PIGANEAU G., DE BAETS B., PICARD A., DELSENY M., DEMAILLE J., VAN DE PEER Y. & MOREAU H. (2006).- Genome analysis of the smallest free-living Eukaryote *Ostreococcus tauri* unveils many unique features.- *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA)*, Washington, vol. 103, n° 31, p. 11647-11652.
- DÍEZ B., PEDRÓS-ALIÓ C. & MASSANA R. (2001).- Study of genetic diversity of eukaryotic picoplankton in different oceanic regions by small-subunit rRNA gene cloning and sequencing.- *Applied and environmental Microbiology*, Washington, vol. 67, n° 7, p. 2932-2941.
- EIKREM W. & THRONDSSEN J. (1990).- The ultrastructure of *Bathycoccus* gen. nov. and *B. prasinus* sp. nov., a non-motile picoplanktonic alga (Chlorophyta, Prasinophyceae) from the Mediterranean and Atlantic.- *Phycologia*, Lawrence, vol. 29, p. 334-350.
- ETTL H. & MOESTRUP Ø. (1980).- Light and electron microscopical studies on *Hafniomonas* gen. nov. (Chlorophyceae, Volvocales), a genus resembling *Pyramimonas* (Prasinophyceae).- *Plant Systematics and Evolution*, Wien, vol. 135, p. 177-210.
- FAWLEY M.W., YUN Y. & QIN M. (2000).- Phylogenetic analyses of 18S rDNA sequences reveal a new coccoid lineage of the Prasinophyceae (Chlorophyta).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 36, n° 2, p. 387-393.
- GUILLARD R.R.L., KELLER M.D., O'KELLY C.J. & FLOYD G.L. (1991).- *Pycnococcus provasolii* gen. et sp. nov., a coccoid prasinococcal phytoplankton from the western North Atlantic and Gulf of Mexico.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 27, n° 1, p. 39-47.
- GUILLOU L., EIKREM W., CHRÉTIENNOT-DINET M.-J., LE GALL F., MASSANA R., ROMARI K., PEDRÓS-ALIÓ C. & VAULOT D. (2004).- Diversity of picoplanktonic prasinophytes assessed by direct nuclear SSU rDNA sequencing of environmental samples and novel isolates retrieved from oceanic and coastal marine ecosystems.- *Protist*, Jena, vol. 155, n° 2, p. 193-214.
- HASEGAWA T., MIYASHITA H., KAWACHI M., IKEMOTO H., KURANO N., MIYACHI S. & CHIHARA M. (1996).- *Prasinoderma coloniale* gen. et sp. nov., a new pelagic coccoid prasinophyte from the western Pacific Ocean.- *Phycologia*, Lawrence, vol. 35, p. 170-176.

- HERTH W., SCHNEPF E. & SUREK B. (1982).- The composition of the spikes of *Acanthosphaera zachariasii* (Chlorococcales): Investigations with fluorescent lectins and with X-ray diffraction.- *Protoplasma*, Wien, vol. 110, p. 196-202.
- HORI T., INOUE I., HORIGUCHI T. & BOALCH G.T. (1985).- Observations on the motile stage of *Halosphaera minor* OSTENFELD (Prasinophyceae) with special reference to the cell structure.- *Botanica Marina*, Berlin, vol. 28, p. 529-537.
- INOUE I., HORI T. & CHIHARA M. (1990).- Absolute configuration analysis of the flagellar apparatus of *Pterosperma cristatum* (Prasinophyceae) and consideration of its phylogenetic position.- *Journal of Phycology*, n° 2, Oxford, vol. 26, p. 329-344.
- JOHNSON P.W. & SIEBURTH J.McN. (1982).- In-situ morphology and occurrence of eucaryotic phototrophs of bacterial size in the picoplankton of estuarine and oceanic waters.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 18, n° 3, p. 318-327.
- JUX U. (1969).- Über den Feinbau der Zystenwandung von *Pachysphaera marshalliae* PARKE 1966.- *Palaeontographica Abteilung B*, Stuttgart, vol. 125, p. 104-111.
- LEADBEATER B.S.C. (1974).- Ultrastructural observations on nanoplankton collected from the coast of Yugoslavia and the Bay of Algiers.- *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, Cambridge, vol. 54, p. 179-196.
- MANTON I. (1977).- *Dolichomastix* (Prasinophyceae) from Arctic Canada, Alaska and South Africa: A new genus of flagellates with scaly flagella.- *Phycologia*, Lawrence, vol. 16, p. 427-438.
- MANTON I., OATES K. & PARKE M. (1963).- Observations on the fine structure of the *Pyramimonas* stage of *Halosphaera* and preliminary observations on three species of *Pyramimonas*.- *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, Cambridge, vol. 43, p. 225-238.
- MANTON I. & PARKE M. (1965).- Observations on the fine structure of two species of *Platymonas* with special reference to flagellar scales and the mode of origin of the theca.- *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, Cambridge, vol. 45, p. 743-754.
- McFADDEN G.I., HILL D.R.A. & WETHERBEE R. (1986).- A study of the genus *Pyramimonas* (Prasinophyceae, Chlorophyta) from southeastern Australia.- *Nordic Journal of Botany*, Copenhagen, vol. 6, p. 209-234.
- McFADDEN G.I., PREISIG H.R. & MELKONIAN M. (1986).- Golgi apparatus

- activity and membrane flow during scale biogenesis in the green flagellate *Scherffelia dubia* (Prasinophyceae), II: Cell wall secretion and assembly.- *Protoplasma*, Wien, n° 131, p. 174-184.
- MELKONIAN M. (1980).- Ultrastructural aspects of basal body associated fibrous structure in green algae: A critical review.- *BioSystems*, Amsterdam, vol. 12, n° 1-2, p. 85-104.
- MELKONIAN M. (1984).- Flagellar apparatus ultrastructure in relation to green algal classification. In : IRVINE D.E.G. & JOHN D.M. (eds.), Systematics of green algae.- Academic Press, London, p. 73-120.
- MELKONIAN M. (1990).- Phylum Chlorophyta. Class Prasinophyceae. In : MARGULIS L., CORLISS J.O., MELKONIAN M. & CHAPMAN D.J. (eds.), Handbook of Protoctista.- Jones & Bartlett Pub., Boston, p. 600-607.
- MELKONIAN M. & PREISIG H.R. (1986).- A light and electron microscopic study of *Scherffelia dubia*, a new member of the scaly green flagellates (Prasinophyceae).- *Nordic Journal of Botany*, Copenhagen, vol. 6, p. 235-256.
- MELKONIAN M. & ROBENEK H. (1981).- Comparative ultrastructure of underlayer scales in four species of the green flagellate *Pyramimonas*: A freeze-fracture and thin section study.- *Phycologia*, Lawrence, vol. 20, p. 365-376.
- MELKONIAN M. & ROBENEK H. (1984).- The eyespot apparatus of flagellates green algae: A critical review. In : ROUND F.E. & CHAPMAN D.J. (eds.), *Progress in Phycological Research*, vol. 3.- Biopress, London, p. 193-268.
- MENDELSON C.V. (1993).- Acritarchs and prasinophytes. In : LIPPS J.H. (ed.), Fossil prokaryotes and protists.- Blackwell, Boston, p. 77-104.
- MIYASHITA H., IKEMOTO H., KURANO N., MIYACHI S. & CHIHARA M. (1993).- *Prasinococcus capsulatus* gen. et sp. nov., a new marine coccoid prasinophyte.- *Journal of general and applied Microbiology*, Tokyo, vol. 39, p. 571-582.
- MOESTRUP Ø. (1979).- Identification by electron microscopy of marine nanoplankton from New Zealand, including the description of four new species.- *New Zealand Journal of Botany*, Wellington, vol. 17, p. 61-95.
- MOESTRUP Ø. (1984).- Further studies on *Nephroselmis* and its allies (Prasinophyceae).- II. *Mamiella* gen. nov. (Mamiellales ord. nov.).- *Nordic Journal of Botany*, Copenhagen, vol. 4, p. 109-121.
- MOESTRUP Ø. & Ettl H. (1979).- A light and electron microscopical study of the flagellate *Nephroselmis olivacea* (Prasinophyceae).-

- Opera Botanica*, Copenhagen, vol. 49, p. 1-39.
- MOESTRUP Ø. & THRONDSSEN J. (1988).- Light and electron microscopical studies on *Pseudoscourfieldia marina*, a primitive scaly green flagellate (Prasinophyceae) with posterior flagella.- *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, vol. 66, p. 1415-1434.
- MOESTRUP Ø., INOUE I. & HORI T. (2003).- Ultrastructural studies on *Cymbomonas tetramitiformis* (Prasinophyceae). I. General structure, scale microstructure, and ontogeny.- *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, vol. 81, n° 7, p. 657-671.
- NAKAYAMA T., MARIN B., KRANZ H.D., SUREK B., HUSS V.A.R., INOUE I. & MELKONIAN M. (1998).- The basal position of scaly green flagellates among the green algae (Chlorophyta) is revealed by analyses of nuclear-encoded SSU rRNA sequences.- *Protist*, Jena, vol. 149, n° 4, p. 367-380.
- NORRIS R.E. (1980).- Prasinophytes. In : COX E.R. (ed.), *Developments in marine biology*, Vol. 2, Phytoflagellates.- Elsevier, New York, p. 85-145.
- NORRIS R.E. (1982).- Prasinophyceae: Introduction and bibliography. In : ROSOWSKI J.R. & PARKER B.C. (eds.), *Selected papers in phycology II*.- Phycological Society of America, Lawrence, p. 640-746.
- NORRIS R.E. & PEARSON B.R. (1975).- Fine structure of *Pyramimonas parkeae*, sp. nov. (Chlorophyta, Prasinophyceae).- *Archiv für Protistenkunde*, Jena, vol. 117, p. 192-213.
- OSTENFELD C.H. (1899).- Plankton. In : KNUDSEN M. & OSTENFELD C.H. (eds.), *Iagttagelser over overfladevandets temperatur, saltholdighed og plankton på islandske og grønlandske Skibsrouter i 1898*.- Bianco Lunos Kgl. Hof-Bogtrykkeri, Copenhagen, p. 47-93. (en danois).
- OSTENFELD C.H. (1910).- *Halosphaera* and Flagellata.- *Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer, Bulletin trimestriel*, Copenhagen, vol. 1, p. 20-38.
- OSTENFELD C.H. (1928).- Note on *Halosphaera* SCHMITZ.- *Dansk Botanisk Archiv*, Copenhagen, vol. 5, p. 1-18.
- PARKE M. (1966).- The genus *Pachysphaera*. In : BARNES H. (ed.), *Some contemporary studies on marine sciences*.- George Allen and Unwin, London, p. 555-563.
- PARKE M. & DEN HARTOG-ADAMS I. (1965).- Three species of *Halosphaera*.- *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, Cambridge, vol. 45, p. 537-557.
- PARKE M. & RAYNS D.G. (1964).- Studies on marine flagellates. VII.

- Nephroselmis gilva* sp. nov. and some allied forms.- *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, Cambridge, vol. 44, p. 209-217.
- PARKE M., BOALCH G.T., JOWETT R. & HARBOUR D.S. (1978).- The genus *Pterosperma* (Prasinophyceae): species with a single equatorial ala.- *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, Cambridge, vol. 58, p. 239-276.
- PENNICK N.C., CLARKE K.J. & BELCHER J.H. (1976).- Studies of the external morphology of *Pyramimonas*. 1. *Pyramimonas orientalis* and its allies in culture.- *Archiv für Protistenkunde*, Jena, vol. 120, p. 304-311.
- PENNICK N.C., CLARKE K.J. & CANN J.P. (1976).- Studies of the external morphology of *Pyramimonas*. 2. *Pyramimonas ovata* N. CARTER.- *Archiv für Protistenkunde*, Jena, vol. 118, p. 221-226.
- RICKETTS T.R. (1974).- The cultural requirements of the Prasinophyceae.- *Nova Hedwigia*, Lehre, Band XXV, p. 683-690.
- RICKETTS T.R. (1979).- The induction of synchronous cell division in *Platymonas striata* BUTCHER (Prasinophyceae).- *British phycological Journal*, London, vol. 14, p. 219-233.
- SIEBURTH J.McN., KELLER M.D., JOHNSON P.K. & MYKLESTAD S.M. (1999).- Widespread occurrence of the oceanic ultraplankton *Prasinococcus capsulatus* (Prasinophyceae), the diagnostic "Golgi-decapore complex" and the newly described polysaccharide "capsulan".- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 35, n° 5, p. 1032-1043.
- ŠLAPETA J., LÓPEZ-GARCÍA P. & MOREIRA D. (2006).- Global dispersal and ancient cryptic species in the smallest marine Eukaryotes.- *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, vol. 23, n° 1, p. 23-29.
- STEWART K.D., MATTOX K.R. & CHANDLER C.D. (1974).- Mitosis and cytokinesis in *Platymonas subcordiformis*, a scaly green monad.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 10, n° 1, p. 65-79.
- SUDA S., WATANABE M.M. & INOUE I. (1989).- Evidence for sexual reproduction in the primitive green alga *Nephroselmis olivacea* (Prasinophyceae).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 25, n° 3, p. 596-600.
- SWALE E.M.F. (1973).- A third layer of body scales in *Pyramimonas tetra-rhynchus* SCHMARDA.- *British phycological Journal*, London, vol. 8, p. 95-99.
- SYM S.D. & PIENAAR R.N. (1993).- The class Prasinophyceae. In : ROUND F.E. & CHAPMAN D.J. (eds.), *Progress in Phycological Research*, vol. 9.- Biopress, London, p. 281-376.
- THOMSEN H.A. (1984).- Fine structure of *Pyramimonas nansenii*

- (Prasinophyceae) from Danish coastal waters.- *Nordic Journal of Botany*, Copenhagen, vol. 8, p. 305-318.
- THOMSEN H.A. & BUCK K.R. (1998).- Nanoflagellates of the central California waters: taxonomy, biogeography and abundance of primitive, green flagellates (Pedinophyceae, Prasinophyceae).- *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, Amsterdam, vol. 45, n° 8-9, p. 1687-1707.
- THRONDSSEN J. & ZINGONE A. (1997).- *Dolichomastix tenuilepis* sp. nov., a first insight into the microanatomy of the genus *Dolichomastix* (Mamiellales, Prasinophyceae, Chlorophyta).- *Phycologia*, Lawrence, vol. 36, p. 244-254.
- YASHNOV V.A. (1965).- *Halosphaera viridis* as an indicator of Mediterranean waters in the North Atlantic.- *Okeanologiya*, Moscow, vol. 5, n° 5, p. 94-98.

Les Pyramimonadales fossiles

- BOALCH G.T. & PARKE M. (1970).- The Prasinophycean genera (Chlorophyta) possibly related to fossil genera, in particular the genus *Tasmanites*. In : FARINACCI A. (ed.), Proceedings of the Second Planktonic Conference Roma 1970.- Edizioni Tecnoscienza, Roma, p. 99-105.
- COOKSON L.C. & MANUM S. (1960).- On *Crassosphaera*, a new genus of microfossils from Mesozoic and Tertiary deposits.- *Nytt Magazin for Botanikk*, Oslo, vol. 8, p. 5-9.
- COLBATH G.K. (1983).- Fossil prasinophycean phycmata (Chlorophyta) from the Silurian Bainbridge Formation, Missouri, U.S.A.- *Phycologia*, Lawrence, vol. 22, n° 3, p. 249-265.
- DEFLANDRE G. (1954).- Systématique des Hystrichosphaeridés : sur l'acceptation du genre *Cymatiosphaera* O. WETZEL.- *Compte Rendu sommaire des Séances de la Société géologique de France*, Paris, Année 1954, n° 11, p. 257-259.
- EISENACK A. (1931).- Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs. 1.- *Palaeontologische Zeitschrift*, Stuttgart, vol. 13, n° 1-2, p. 74-118.
- EISENACK A. (1958).- *Tasmanites* NEWTON 1875 und *Leiosphaeridia* n.g. als Gattungen der Hystrichosphaerida.- *Palaeontographica Abteilung A*, Stuttgart, vol. 110, n° 1-3, p. 1-19.
- EISENACK A. (1962).- Mitteilungen über Leiosphären und über das Pylom bei Hystrichosphären.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart, Band 114, p. 58-80.
- EISENACK A. (1963a).- Über einige Arten der Gattung *Tasmanites* NEWTON 1875.- *Grana Palynologica*, Stockholm, vol. 4, p. 203-216.
- EISENACK A. (1963b).- Hystrichosphären.- *Biological Review of the Cambridge philosophical Society*, vol. 38, p. 107-139.
- EISENACK A. (1968).- Über die Forttpflanzung paläozoischer Hystrichosphären.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart, Band 131, Heft 1, p. 1-22.
- EISENACK A. (1972).- Kritische Bemerkung zur Gattung *Pterospermopsis* (Chlorophyta, Prasinophyceae).- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, Stuttgart, Jahrgang 1972, Heft 10, p. 596-601.
- EVITT W.R. (1963a).- A discussion and proposals concerning fossils dinoflagellates, hystrichospheres, and acritarchs, I.- *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)*, Washington, vol. 49, n° 2, p. 158-164.
- EVITT W.R. (1963b).- A discussion and proposals concerning fossils

- dinoflagellates, hystrichospheres, and acritarchs, II.- *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)*, Washington, vol. 49, n° 3, p. 298-302.
- FELIX C.J. (1965).- Neogene *Tasmanites* and leiospheres from southern Louisiana, U.S.A.- *Palaeontology*, London, vol. 8, part 1, p. 16-26.
- FENSOME R.A., WILLIAMS G.L., BARSS M.S., FREEMAN J.M. & HILL J.M. (1990).- Acritarchs and fossil prasinophytes: an index to genera, species and infraspecific taxa.- *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series*, Houston, n° 25, 771 p.
- GUY-OHLSON D. (1988).- Developmental stages in the life cycle of Mesozoic *Tasmanites*.- *Botanica Marina*, Berlin, vol. 31, p. 447-456.
- GUY-OHLSON D. & BOALCH G.T. (1992).- Comparative morphology of the genus *Tasmanites* (Pterospermales, Chlorophyta).- *Phycologia*, Lawrence, vol. 31, n° 6, p. 523-528.
- JUX U. (1968).- Über den Feinbau der Wandung bei *Tasmanites* NEWTON.- *Palaeontographica Abteilung B*, Stuttgart, vol. 124, p. 112-124.
- JUX U. (1969a).- Über den Feinbau der Zystenwandung von *Pachysphaera marshalliae* PARKE 1966.- *Palaeontographica Abteilung B*, Stuttgart, vol. 125, p. 104-111.
- JUX U. (1969b).- Über den Feinbau der Zystenwandung von *Halosphaera* SCHMITZ, 1878.- *Palaeontographica Abteilung B*, Stuttgart, vol. 128, p. 48-55.
- LE HERISSÉ A. (1989).- Acritarches et kystes d'algues Prasinophycées du Silurien de Gotland, Suède.- *Palaeontographia Italica*, Pisa, vol. LXXVI, p. 57-298.
- LINDGREN S. (1981).- Remarks on the taxonomy, botanical affinities, and distribution of leiospheres.- *Stockholm Contributions in Geology*, vol. 38, n° 1, p. 1-20.
- LOEBLICH A.R. Jr & TAPPAN H. (1976).- Some new and revised organic-walled phytoplankton microfossil genera.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 50, n° 2, p. 301-308.
- MÄDLER K. (1963).- Charophyten und Halophyten.- *Fortschritte der Geologie in Rheinland und Westfalen*, Krefeld, Band 10, p. 121-128.
- MARTIN F. & KJELLSTRÖM G. (1973).- Ultrastructural study of some Ordovician acritarchs from Gotland, Sweden.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, Stuttgart, 1, p. 44-54.

- NEWTON E.T. (1875).- On "Tasmanite" and Australian "white coal".- *Geological Magazine*, Cambridge, (ser. 2), vol. 2, n° 8, p. 337-342.
- NOREM W.L. (1955).- *Tythodiscus*, a new microfossil genus from the California Tertiary.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 29, n° 4, p. 694-695.
- SOMMER F.W. & VAN BOEKEL N.M. (1963).- Some new Tasmanaceae from the Devonian of Pará.- *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, vol. 35, n° 1, p. 61-65.
- SOMMER F.W. & VAN BOEKEL N.M. (1966).- Revisão das Tasmanáceas Paleozóicas Brasileiras.- *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, vol. 38, n° 1, p. 53-64.
- TAPPAN H. (1980).- The Prasinophyta. *In* : The paleobiology of plant protists.- W.H. Freeman and Co, San Francisco, p. 804-824.
- TAPPAN H. & LOEBLICH R. Jr (1972).- Surface sculpture of the wall in Lower Paleozoic acritarchs.- *Micropaleontology*, New York, vol. 17, n° 4, p. 385-410.
- TAUGOURDEAU P. (1962).- Le problème des *Leiosphaeridia* : un détail morphologique nouveau.- *Compte Rendu sommaire des Séances de la Société géologique de France*, Paris, Année 1962, fasc. 2, p. 59.
- TAUGOURDEAU-LANTZ J. (1969).- Premier aperçu sur les Tasmanacées françaises.- *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris (7^e série), t. X (1968), n° 2, p. 159-167.
- TAUGOURDEAU-LANTZ J. (1970).- Structure de quelques Tasmanacées en microscope électronique.- *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris, (D - Sciences naturelles), t. 270, p. 682-685.
- TAUGOURDEAU-LANTZ J. (1979).- Les Tasmanacées, kystes de Prasinophyceae fossiles.- *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine*, Pau, vol. 3, n° 2, p. 833-841.
- UTECK K. (1962).- Über ein *Tasmanites*-Art aus dem mittleren Bundsandstein des Hildesheimer Waldes.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, Stuttgart, Jahrgang 1962, p. 90-91.
- WALL D. (1962).- Evidence from recent plankton regarding the biological affinities of *Tasmanites* NEWTON 1875 and *Leiosphaeridia* EISENACK 1958.- *Geological Magazine*, Cambridge, vol. 99, p. 353-362.
- WICANDER E.R. (1974).- Upper Devonian - Lower Mississippian acritarchs and prasinophycean algae from Ohio, USA.- *Palaeontographica Abteilung B*, Stuttgart, vol. 148, p. 9-43.

Position de *Spiromorpha* parmi les Zygnématophycées

- ALLEN M.A. (1958).- The biology of a species complex in *Spirogyra*.- Ph.D. Dissertation, Indiana University, Bloomington, 240 p.
- BESANDAHL A. & BHATTACHARYA D. (1999).- Evolutionary analyses of small-subunit rDNA coding regions and the 1506 group I introns of Zygnematales (Charophyceae, Streptophyta).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 35, n° 3, p. 560-569.
- BHATTACHARYA D., SUREK B., RUSING M., DAMBERGER S. & MELKONIAN M. (1994).- Group I introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded rRNA of Zygnematales (Charophyceae).- *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)*, Washington, vol. 91, n° 21, p. 9916-9920.
- BIEBEL P. (1976).- Genetics of Zygnematales. In : LEWIN R.A. (ed.), The genetics of algae.- *Botanical Monographs*, Berkeley, vol. 12, p. 198-209.
- DE VRIES P.F.R., SIMONS J. & VANBEEM A.P. (1983).- Sporopollenin in the pore wall of *Spirogyra* (Zygnematophyceae, Chlorophyceae).- *Acta Botanica Neerlandica*, Amsterdam, vol. 32, p. 25-28.
- DENBOH T., HENDRAYANTI D. & ICHIMURA T. (2001).- Monophyly of the genus *Closterium* and the order Desmidiiales (Charophyceae, Chlorophyta) inferred from nuclear small subunit rDNA data.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 37, n° 6, p. 1063-1072.
- DRUMMOND C.S., HALL J., KAROL K.G., DELWICHE C.F. & MCCOURT R.M. (2005).- Phylogeny of *Spirogyra* and *Sirogonium* (Zygnematophyceae) based on *rbcL* sequence data.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 41, n° 5, p. 1055-1064.
- ELLIS A.C. & VAN GEEL B. (1978).- Fossil zygospores of *Debarya glyptosperma* (DEBARRY) WITTR. (Zygnematophyceae) in Holocene sandy soils.- *Acta Botanica Neerlandica*, Amsterdam, vol. 27, p. 389-396.
- GONTCHAROV A.A. & MELKONIAN M. (2004).- Unusual position of the genus *Spirotaenia* (Zygnematophyceae) among Streptophytes revealed by SSU rDNA and *rbcL* sequence comparisons.- *Phycologia*, Lawrence, vol. 43, p. 105-113.
- GONTCHAROV A.A. & MELKONIAN M. (2005).- Molecular phylogeny of *Staurastrum* MEYEN ex RALFS and related genera (Zygnematophyceae, Streptophyta) based on coding and noncoding rDNA sequence comparisons.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 41, n° 4, p. 887-899.

- GRAY J. & BOUCOT A.J. (1989).- Is *Moyeria* a Euglenoid?.- *Lethaia*, Oslo, vol. 22, p. 447-456.
- GREY K. (1998).- Ediacarian acritarchs of Australia.- Ph.D. thesis, Macquarie University, Sydney (unpublished).
- HOSHAW R.W. (1965).- A cultural study of sexuality in *Sirogonium melanosporum*.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 1, n° 3, p. 134-138.
- HOSHAW R.W. (1968).- Biology of the filamentous conjugating algae. In : JACKSON D.F. (ed.), *Algae, Man and Environment*.- Syracuse University Press, p. 135-184.
- HOSHAW R.W. (1986).- Sexual cycles and their implication for systematics of *Sirogonium* (Zygnemataceae, Chlorophyta).- *Phycologia*, Lawrence, vol. 25, p. 371-378.
- HOSHAW R.W. & McCOURT R.M. (1988).- The Zygnemataceae (Chlorophyta): a twenty-year update or research (Phycological Reviews 10).- *Phycologia*, Lawrence, vol. 27, p. 511-548.
- HOSHAW R.W., McCOURT R.M. & WANG J.C. (1990).- Phylum Conjugophyta. In : MARGULIS L., CORLISS J.O., MELKONIAN M. & CHAPMAN D.J. (eds.), *Handbook of Protoctista*.- Jones & Bartlett Pub., Boston, p. 119-131.
- HOSHAW R.W. & WELLS C.V. (1982).- Systematics of Zygnemataceae (Chlorophyceae), IV, Nuclear cytology of *Siroglinium melanosporum*, a species with large chromosomes.- *Transactions of the American microscopical Society*, Malden, vol. 101, p. 276-286.
- HOSHAW R.W., WELLS C.V. & McCOURT R.M. (1987).- A polyploid species complex in *Spirogyra maxima* (Chlorophyta, Zygnemataceae), a species with large chromosomes.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 23, n° 2, p. 267-273.
- HULL H.M., HOSHAW R.W. & WANG J.C. (1985).- Interpretation of zygospore wall structure and taxonomy of *Spirogyra* and *Sirogonium* (Zygnemataceae, Chlorophyta).- *Phycologia*, Lawrence, vol. 24, p. 231-239.
- JARZEN D.M. (1979).- Zygospores of Zygnemataceae in the Paleocene of southern Saskatchewan (Canada).- *Review of Paleobotany and Palynology*, Amsterdam, vol. 28, n° 1, p. 21-25.
- LING H.U. & TYLER P.A. (1972).- Zygospore germination in *Pleurotaenium*.- *Archiv für Protistenkunde*, Jena, vol. 114, p. 251-255.
- MANHART J.R., HOSHAW R.W. & PALMER J.D. (1990).- Unique chloroplast genome in *Spirogyra maxima* (Chlorophyta) revealed by physical

- and gene mapping.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 26, n° 3, p. 490-494.
- MCCOURT R.M., KAROL K.G., KAPLAN S. & HOSHAW R.W. (1995).- Using *rbcl* sequences to test hypotheses of chloroplast and thallus evolution in conjugating green algae (Zygnematales, Charophyceae).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 31, n° 6, p. 989-995.
- MCCOURT R.M., KAROL K.G., BELL J., HELM-BYCHOWSKI K.M., GRAJEWSKA A., WOJCIECHOWSKI M.F. & HOSHAW R.W. (2000).- Phylogeny of the conjugating green algae (Zygnemophyceae) based on *rbcl* sequences.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 36, n° 4, p. 747-758.
- PARK N.F., KAROL K.G., HOSHAW R.W. & MCCOURT R.M. (1996).- Phylogeny of *Gonatozygon* and *Genicularia* (Gonatozygaceae, Desmidiiales) based on *rbcl* sequences.- *European Journal of Phycology*, Cambridge, vol. 31, n° 4, p. 309-313.
- PESSONEY G.F. (1968).- Field and laboratory investigation of zygnemataceous algae.- Ph.D. Dissertation, The University of Texas at Austin, 179 p.
- RANDHAWA M.S. (1959).- Zygnemaceae.- Indian Council of Agricultural Research, New Delhi, 478 p.
- RUNDINA L.A. (1998).- Zygnematales of Russia.- "Nauka", St. Petersburg, 348 p.
- SUREK B., BEEMELMENS U., MELKONIAN M. & BHATTACHARYA D. (1994).- Ribosomal RNA sequence comparisons demonstrate an evolutionary relationship between Zygnematales and Charophytes.- *Plant Systematics and Evolution*, Wien, vol. 191, n° 3-4, p. 171-181.
- TRANSEAU E.N. (1951).- The Zygnemataceae.- The Ohio State University Press, Columbus, 327 p.
- VAN GEEL B. (1979).- Preliminary report on the history of Zygnemataceae and the use of their spores as ecological markers.- IVth International Palynological Conference, Lucknow, vol. 1, p. 467-469.
- VAN GEEL B. & VAN DER HAMMEN (1978).- Zygnemataceae in Quaternary Colombian sediments.- *Review of Paleobotany and Palynology*, Amsterdam, vol. 25, n° 5, p. 377-392.
- YIN L., YUAN X., MENG F. & HU J. (2005).- Protists of the Upper Mesoproterozoic Ruyang Group in Shanxi Province, China.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 141, n° 1-2, p. 49-66.

Ultrastructure et biochimie de la paroi des Chlorophytes et des Acritarches

- ABADIE M. & TAUGOURDEAU-LANTZ J. (1982).- Ultrastructure de la paroi de *Leiosphaeridia ferquensis* (TAUG.-LANTZ 1960) TAUG.-LANTZ 1968, Tasmanite du Dévonien supérieur.- *Bulletin de la Société botanique de France*, Paris, vol. 129, n° 4-5, p. 271-275.
- ANBAR A.D. & KNOLL A.H. (2002).- Proterozoic ocean chemistry and evolution: a bioinorganic bridge?- *Science*, Washington, vol. 297, n° 5584, p. 1137-1142.
- AROURI K.R., GREENWOOD P.F. & WALTER M.R. (1999).- A possible chlorophycean affinity of some Neoproterozoic acritarchs.- *Organic Geochemistry*, Amsterdam, vol. 30, n° 10, p. 1323-1337.
- AROURI K.R., GREENWOOD P.F. & WALTER M.R. (2000).- Biological affinities of Neoproterozoic acritarchs from Australia: microscopic and chemical characterisation - the Savory and Officer Basin.- *Organic Geochemistry*, Amsterdam, vol. 31, n° 1, p. 75-89.
- ATKINSON A.W. Jr, GUNNING B.E.S. & JOHN P.C.L. (1972).- Sporopollenin in the cell wall of *Chlorella* and other algae: ultrastructure, chemistry, and incorporation of ¹⁴C-acetate, studies in synchronous cultures.- *Planta*, Berlin, Band 107, p. 1-32.
- BERKALOFF C., CASADEVALL E., LARGEAU C., METZGER P., PERACCA S. & VIRLETT J. (1983).- The resistant polymer of the cell walls of the hydrocarbon-rich alga *Botryococcus braunii*.- *Phytochemistry*, Amsterdam, vol. 22, p. 389-397.
- BIEDLINGMAIER S., WANNER G. & SCHMIDT A. (1987).- A correlation between detergent tolerance and cell wall structure in green algae.- *Zeitschrift für Naturforschung*, Tübingen, (Teil C, Biosciences), vol. 42, p. 245-250.
- BROCKS J.J. & SUMMONS R.E. (2004).- Sedimentary hydrocarbons, biomarkers for early life. In : HOLLAND H.D. & TUREKIAN K.K. (eds.), *Treatise on geochemistry*, vol. 8.- Elsevier, Amsterdam, p. 63-115.
- BROOKS J., GRANT P.R. & MUIR M. (eds.) (1971).- Sporopollenin. Proceedings of a symposium held at the Geology Department, Imperial London, 23-25 sept. 1970.- Academic Press, London, 718 p.
- BROOKS J. & SHAW G. (1978).- Sporopollenin: a review of its chemistry, palaeochemistry and geochemistry.- *Grana*, Stockholm, vol. 17, p. 91-97.
- BRUNNER U. & HONEGGER R. (1985).- Chemical and ultrastructural studies on the distribution of sporopollenin-like biopolymers in six

- genera of lichen phycobionts.- *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, vol. 63, p. 2221-2230.
- BURCZYK J. & DWORZANSKI J. (1988).- Comparison of sporopollenin-like algal resistant polymer from the cell wall of *Botryococcus*, *Scenedesmus*, and *Lycopodium clavatum* by GC-pyrolysis.- *Phytochemistry*, Amsterdam, vol. 27, p. 2151-2154.
- DELWICHE C.F., GRAHAM L.E. & THOMSON N. (1989).- Lignin-like compounds and Sporopollenin in *Coleochaete*, and algal model for land plant ancestry.- *Science*, Washington, vol. 245, n° 4916, p. 399-401.
- DERENNE S., LARGEAU C., BERKALOFF C., ROUSSEAU B., WILHELM C. & HATCHER P.G. (1992).- Non-hydrolysable macromolecular constituents from outer walls of *Chlorella fusca* and *Nanochlorum eucaryotum*.- *Phytochemistry*, Amsterdam, vol. 31, p. 1923-1929.
- DE VRIES P.F.R., SIMONS J. & VANBEEM A.P. (1983).- Sporopollenin in the pore wall of *Spirogyra* (Zygnematophyceae, Chlorophyceae).- *Acta Botanica Neerlandica*, Amsterdam, vol. 32, p. 25-28.
- GEISERT M., ROSE T., BAUER W. & ZAHN R.K. (1987).- Occurrence of carotenoids and sporopollenin in *Nanochlorum eucaryotum*, a novel marine alga with unusual characteristics.- *Biosystems*, Amsterdam, vol. 20, p. 133-142.
- GELIN F., VOLKMAN J.K., LARGEAU C., DERENNE S., SINNINGHE DAMSTÉ J.S. & DE LEEUW J.W. (1999).- Distribution of aliphatic, nonhydrolysable biopolymers in marine microalgae.- *Organic Geochemistry*, Amsterdam, vol. 30, n° 2-3, p. 147-159.
- GREY K. (1999).- A modified palynological preparation technique for the extraction of large Neoproterozoic acritarch and other acid insoluble microfossils.- *Geological Survey of Western Australia Record*, Perth, vol. 199, n° 10, p. 1-23.
- GUILFORD W.J., SCHEIDER D.M., LABOVITZ J. & OPELLA S.J. (1988).- High resolution solid state carbon-13 NMR spectroscopy of sporopollenins from different plant taxa.- *Plant Physiology*, Rockville, vol. 86, p. 134-136.
- HEMSLEY A.R., CHALONER W.G., SCOTT A.C. & GROOMBRIDGE C.J. (1992).- Carbon-13 solid-state nuclear magnetic resonance of sporopollenins from modern and fossil plants.- *Annals of Botany*, Oxford, vol. 69, n° 6, p. 545-549.
- HORODYSKI R.J., BAULD J., LIPPS J.H. & MENDELSON C.V. (1992).- Preservation of prokaryotes and organic-walled and calcareous and siliceous protists. In: SCHOPF J.W. & KLEIN C. (eds.), *The Proterozoic biosphere. A multidisciplinary study*.- Cambridge

University Press, p. 185-193.

- HOTCHKISS A.T. Jr, GRETZ M.R., HICKS K.B. & BROWN R.M. Jr (1989).- The composition and phylogenetic significance of the *Mougeotia* (Charophyceae) cell wall.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 25, n° 4, p. 644-654.
- JAVAUX E.J., KNOLL A.H. & WALTER M.R. (2001).- Morphological and ecological complexity in early eukaryotic ecosystems.- *Nature*, London, vol. 412, n° 6842, p. 66-69.
- JUX U. (1968).- Über den Feinbau der Wandung bei *Tasmanites* NEWTON.- *Palaeontographica Abteilung B*, Stuttgart, vol. 124, p. 112-124.
- JUX U. (1971).- Über den Feinbau der Wandungen einiger paläozoischer Baltisphaeridiaceen.- *Palaeontographica Abteilung B*, Stuttgart, vol. 136, p. 115-128.
- JUX U. (1977).- Über die Wandstrukturen sphaeromorpher Acritarchen: *Tasmanites* NEWTON, *Tapajonites* SOMMER & VAN BOCKEL, *Chuarina* WALCOTT.- *Palaeontographica Abteilung B*, Stuttgart, vol. 160, p. 1-16.
- KJELLSTRÖM G. (1968).- Remarks on the chemistry and ultrastructure of the cell wall of some Paleozoic leiospheres.- *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, Uppsala, vol. 90, p. 221-228.
- KOKINOS J.P., EGLINTON T.I., GONI M.A., BOON J.J., MARTOGGIO P.A. & ANDERSON D.M. (1998).- Characterization of a highly resistant biomacromolecular material in the cell wall of marine dinoflagellate resting cyst.- *Organic Geochemistry*, Berlin, vol. 28, p. 265-268.
- LE HERISSÉ A. (1984).- Microplancton à paroi organique du Silurien de Gotland (Suède) : observations au microscope électronique de structures de désenkystement.- *Review of Palaeobotany and Palynology*, Amsterdam, vol. 43, n° 1, p. 217-236.
- LEWIN R.A. (1958).- The cell walls of *Platymonas*.- *Journal of general and applied Microbiology*, Tokyo, vol. 2, p. 87-90.
- MARSHALL C.P., JAVAUX E.J., KNOLL A.H. & WALTER M.R. (2005).- Combined micro-Fourier transform infrared (FTIR) spectroscopy and micro-Raman spectroscopy of Proterozoic acritarchs: A new approach to Palaeobiology.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 138, n° 3-4, p. 208-224.
- MARTIN F. & KJELLSTRÖM G. (1973).- Ultrastructural study of some Ordovician acritarchs from Gotland, Sweden.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, Stuttgart, 1, p. 44-54.
- MOREIRA D. & LÓPEZ-GARCÍA P. (2002).- The molecular ecology of

- microbial eukaryotes unveils a hidden world.- *Trends in Microbiology*, Amsterdam, vol. 10, n° 1, p. 31-38.
- MORRILL L.C. & LOEBLICH A.R. III (1981).- The Dinoflagellate pellicular wall layer and its occurrence in the division Pyrrhophyta.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 17, n° 4, p. 315-323.
- OEHLER D.Z. (1977).- Pyrenoid-like structures in Late Precambrian algae from the Bitter Springs Formation of Australia.- *Journal of Paleontology*, vol. 51, n° 5, p. 885-901.
- PEARSON A., BUDIN M. & BROCKS J.J. (2003).- Phylogenetic and evidence for sterol synthesis in the bacterium *Gemmata obscuriglobus*.- *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)*, Washington, vol. 100, n° 26, p. 15352-15357.
- PEAT C.J. (1981).- Comparative light microscopy, scanning electron microscopy and transmission electron microscopy of selected organic walled microfossils.- *Journal of Microscopy*, Oxford, vol. 122, p. 287-294.
- PRAHL A.K., GRUMBACH K. & WIERMANN R. (1985).- Studies on sporopollenin biosynthesis: the effect of inhibitors or carotenoid biosynthesis on sporopollenin accumulation.- *Zeitschrift für Naturforschung*, Tübingen, vol. 40, p. 621-626.
- SARJEANT W.A.S. (1986).- Review: Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation, by William R. EVITT.- *Micropaleontology*, New York, vol. 32, n° 3, p. 282-285.
- SIMON N., CAMPBELL L., ÖRNÓLFSDÓTTIR R., GROBEN R., GUILLOU L., LANGE M. & MEDLIN L.K. (2000).- Oligonucleotide probes for the identification of three algal groups by dot blot and fluorescent whole-cell hybridization.- *Journal of eukaryotic Microbiology*, Lawrence, vol. 47, n° 1, p. 76-84.
- SIMONS J., VAN BEEM A.P. & DE VRIES P.J.R. (1982).- Structure and chemical composition of the spore wall in *Spirogyra* (Zygnemataceae, Chlorophyceae).- *Acta Botanica Neerlandica*, Amsterdam, vol. 31, p. 359-370.
- TALYZINA N.M., MOLDOWAN J.M., JOHANNISSON A. & FAGO F.J. (2000).- Affinities of Early Cambrian acritarchs studied by using microscopy, fluorescence flow cytometry and biomarkers.- *Review of Palaeobotany and Palynology*, Amsterdam, vol. 108, n° 1-2, p. 37-53.
- TALYZINA N.M. & MOCZYDOWSKA M. (2000).- Morphological and ultrastructural studies of some acritarchs from the Lower Cambrian Lükati Formation, Estonia.- *Review of Palaeobotany and*

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Palynology, Amsterdam, vol. 112, n° 1, p. 1-21.

VAN BERGEN P.F., BLOKKER P., COLLINSON M.E., SINNINGHE DAMSTÉ J.S. & DE LEEUW J.W. (2004).- Structural biomacromolecules in plants: what can be learnt from the fossil record? *In* : HEMSLEY A.R. & POOLE I. (eds), *The evolution of plant physiology.- Linnean Society Symposium Series*, London, n° 21, p. 133-154.

VERSTEEGH G.J.M. & BLOKKER P. (2004).- Resistant macromolecules of extant and fossil microalgae.- *Phycological Research*, Tsukuba, vol. 52, n° 4, p. 325-339.

**La mosaïque pariétale des Prasinophycées
(comparée à celle des Mésostigmatales, des Cryptistes
et des Glaucophytes)**

- AKEN A.M. & PIENAAR R.N. (1985).- Preliminary investigations on the chemical composition of the scale boundary and cyst wall of *Pyramimonas pseudoparkeae* (Prasinophyceae).- *South African Journal of Botany*, Pretoria, vol. 51, p. 408-416.
- BECKER B., MARIN B. & MELKONIAN M. (1994).- Structure, composition and biogenesis of prasinophyte cell coverings.- *Protoplasma*, Wien, vol. 181, p. 233-244.
- BRETT S.J. & WETHERBEE R. (1985).- A comparative study of the periplast in two species of *Cryptomonas*.- *Second International Phycological Congress*, Copenhagen, p. 21.
- GILLOT M. (1990).- Phylum Cryptophyta (Cryptomonads). In : MARGULIS L., CORLISS J.O., MELKONIAN M. & CHAPMAN D.J. (eds.), *Handbook of Protozoology*.- Jones & Bartlett Pub., Boston, p. 139-151.
- HIBBERD D.J., GREENWOOD A.D. & GRIFFITHS H.B. (1971).- Observations on the ultrastructure of the flagella and periplast in the Cryptophyceae.- *British phycological Journal*, London, vol. 6, p. 61-71.
- KIES L. & KREMER B.P. (1990).- Phylum Glaucocystophyta. In : MARGULIS L., CORLISS J.O., MELKONIAN M. & CHAPMAN D.J. (eds.), *Handbook of Protozoology*.- Jones & Bartlett Pub., Boston, p. 152-166.
- KUGRENS P. & LEE R.E. (1985).- Taxonomic implications of cryptomonad periplast ultrastructure as determined by quick-freezing procedures.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 21 (supplement), p. 17.
- MELKONIAN M. (1990).- Phylum Chlorophyta. Class Prasinophyceae. In : MARGULIS L., CORLISS J.O., MELKONIAN M. & CHAPMAN D.J. (eds.), *Handbook of Protozoology*.- Jones & Bartlett Pub., Boston, p. 600-607.
- MIGNOT J.P., JOYON L. & PRINGSHEIM E.G. (1969).- Quelques particularités structurales de *Cyanophora paradoxa* KORSCH, protozoaire flagellé.- *Journal of Protozoology*, Lawrence, vol. 16, p. 138-145.
- MOESTRUP Ø. (1990).- Scale structure in *Mantoniella squamata*, with some comments on the phylogeny of the Prasinophyceae (Chlorophyta).- *Phycologia*, Lawrence, vol. 29, p. 437-442.
- RICHARDSON F.L. & BROWN T.E. (1970).- *Glaucosphaera vacuolata*, its

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

ultrastructure and physiology.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 6, n° 2, p. 165-171.

SANTORE U.J. (1983).- Flagellar and body scales in the Cryptophyceae.- *British phycological Journal*, London, vol. 18, p. 239-248.

Les fossiles de Roper et de Ruyang

- BUTTERFIELD N.J. (2005).- Probable Proterozoic fungi.- *Palaeobiology*, Lawrence, vol. 31, n° 1, p. 165-182.
- JAVAUX E.J., KNOLL A.H. & WALTER M.R. (2001).- Morphological and ecological complexity in early eukaryotic ecosystems.- *Nature*, London, vol. 412, n° 6842, p. 66-69.
- JAVAUX E.J., KNOLL A.H. & WALTER M.R. (2004).- TEM evidence for eukaryotic diversity in mid-Proterozoic oceans.- *Geobiology*, Oxford, vol. 2, n° 3, p. 121-132.
- JAVAUX E.J. & MARSHALL C.P. (2006).- A new approach in deciphering early protist palaeobiology and evolution: combined microscopy and microchemistry of single acritarchs.- *Review of Palaeobotany and Palynology*, Amsterdam, vol. 139, n° 1-4, p. 1-15.
- KAUFMAN A.J. & XIAO S. (2003).- High CO₂ levels in the Proterozoic atmosphere estimated from analyses of individual microfossils.- *Nature*, London, vol. 425, n° 6955, p. 279-282.
- LI C., PENG P., SHENG G., FU J. & YAN Y. (2003).- A molecular and isotopic geochemical study of Meso- to Neoproterozoic (1.73-0.85 Ga) sediments from the Jixian section, Yanshan Basin, North China.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 125, n° 3, p. 337-356.
- LIU H.Y., HAO J. & LI Y.J. (1999).- Late Precambrian stratigraphy of middle-east part of China and relatively geological evolution.- Science Press, Beijing, 200 pp. (en chinois).
- MA G.G., LIU S.L. & DENG Z.Q. (1980).- The K-Ar dating of the glauconite from the Ruyang Group of the Upper Precambrian, western Henan, and its stratigraphic correlation.- *Bulletin of the Yichang Institute of Geology and Mineral Resources*, vol. 1, n° 2, p. 103-112 (en chinois).
- MARSHALL C.P., JAVAUX E.J., KNOLL A.H. & WALTER M.R. (2005).- Combined micro-Fourier transform infrared (FTIR) spectroscopy and micro-Raman spectroscopy of Proterozoic acritarchs: A new approach to Palaeobiology.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 138, n° 3-4, p. 208-224.
- PEAT C.R., MUIR M.D., PLUMB K.A., MCKIRDY D.M. & NORVICK M.S. (1978).- Proterozoic microfossils from the Roper Group, Northern Territory.- *Bureau of Mineral Resources - BMR Journal of Australian Geology & Geophysics*, Canberra, vol. 3, n° 1, p. 1-17.
- XIAO S.H., KNOLL A.H., KAUFMAN A.J., YIN L. & ZHANG Y. (1997).- Neoproterozoic fossils in Mesoproterozoic rocks?

- Chemostratigraphic resolution of a biostratigraphic conundrum from the North China Platform.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 84, n° 3, p. 197-220.
- YAN Y.-Z. & ZHY S.-X. (1992).- Discovery of acanthomorphic acritarchs from the Baicaoping Formation in Yongji, Shanxi and its geological significance.- *Acta Micropalaeontologica Sinica*, Nanjing, vol. 9, n° 3, p. 267-282 (en chinois).
- YIN L., BIAN L. & YUAN X. (2004).- Discovery of branched tubular algae and microscopic tubes with annular-helical thickening from the Mesoproterozoic Ruyang Group of Shanxi, North China.- *Science in China*, Beijing, (Series D Earth Sciences), vol. 47, n° 10, p. 880-885.
- YIN L. (1997).- Acanthomorphic acritarchs from Meso-Neoproterozoic shales of the Ruyang Group, Shanxi, China.- *Review of Palaeobotany and Palynology*, Amsterdam, vol. 98, n° 1, p. 15-25.
- YIN L. & YUAN X. (2003).- Review of the microfossil assemblage from the late Mesoproterozoic Ruyang Group in Shanxi, China.- *Acta Micropalaeontologica Sinica*, Nanjing, vol. 20, n° 1, p. 39-46.
- YIN L., YUAN X., MENG F. & HU J. (2004).- Late Mesoproterozoic microfossil assemblage on northern slope of eastern Qinling Mountains, China: a new window on early Eukaryotes.- *Acta Palaeontologica Sinica*, Nanjing, vol. 43, n° 1, p. 1-8 (en chinois).
- YIN L., YUAN X., MENG F. & HU J. (2005).- Protists of the Upper Mesoproterozoic Ruyang Group in Shanxi Province, China.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 141, n° 1-2, p. 49-66.

Acritarches plus anciens que 1500 Ma

- BEKKER A., HOLLAND H.D., WANG P.-L., RUMBLE D. III, STEIN H.J., HANNAH J.L., COETZEE L.L. & BEUKES N.J. (2004).- Dating the rise of atmospheric oxygen.- *Nature*, London, vol. 427, n° 6970, p. 117-120.
- BROCKS J.J., LOGAN G.A., BUICK R. & SUMMONS R.E. (1999).- Archaeal molecular fossils and the early rise of Eukaryotes.- *Science*, Washington, vol. 285, n° 5430, p. 1033-1036.
- CAVALIER-SMITH T., BRASIER M. & EMBLEY T.M. (eds.) (2006). Major steps in cell evolution: palaeontological, molecular and cellular evidence of their timing and global effects.- *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London, (B: Biological Sciences), vol. 361, n° 1470, p. 845-1083.
- HOFMANN H.J. (1976).- Precambrian microflora, Belcher Islands, Canada; significance and systematics.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 50, n° 6, p. 1040-1073.
- HOFMANN H.J. (1981).- Precambrian fossils in Canada – the 1970's in retrospect. In : CAMPBELL F.H.A. (ed.), Proterozoic Basins in Canada.- *Geological Survey of Canada*, Paper 81-10, p. 419-443.
- HOFMANN H.J. & CHEN J. (1981).- Carbonaceous microfossils from the Precambrian (1800 Ma) near Jixian, northern China.- *Canadian Journal of Earth Sciences*, Ottawa, vol. 18, p. 443-447.
- HOFMANN H.J. & GROTZINGER J.P. (1985).- Shelf-facies microbios from the Odjick and Rocknest Formations (Epworth Group, 1.89 Ga), northwestern Canada.- *Canadian Journal of Earth Sciences*, Ottawa, vol. 22, p. 1781-1792.
- HOFMANN H.J. & JACKSON G.D. (1969).- Precambrian (Aphebian) microfossils from Belcher Islands, Hudson Bay.- *Canadian Journal of Earth Sciences*, Ottawa, vol. 18, n° 5, p. 1137-1144.
- HORODYSKI R.J. (1980).- Middle Proterozoic shale-facies microbiota from the lower Belt Supergroup, Little Belt Mountains, Montana.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 54, n° 4, p. 649-663.
- HORODYSKI R.J. & BLOESER B. (1983).- Possible eukaryotic algal filaments from the Late Proterozoic Chuar Group Grand Canyon, Arizona.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 57, n° 2, p. 321-326.
- KNOLL A.H., JAVAUX E.J., HEWITT D. & COHEN P. (2006).- Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. In : CAVALIER-SMITH T., BRASIER M. & EMBLEY T.M. (eds.), Major steps in cell evolution: palaeontological, molecular and cellular evidence of their timing and global effects.- *Philosophical Transactions of the Royal Society*,

- London, (B: Biological Sciences), vol. 361, n° 1470, p. 1023-1038.
- LI C., PENG P., SHENG G., FU J. & YAN Y. (2003).- A molecular and isotopic geochemical study of Meso- to Neoproterozoic (1.73-0.85 Ga) sediments from the Jixian section, Yanshan Basin, North China.- *Precambrian Research*, Amsterdam, vol. 125, n° 3, p. 337-356.
- MENDELSON C.V. & SCHOPF J.W. (1992).- Proterozoic and selected Early Cambrian microfossils and microfossil-like objects. *In* : SCHOPF J.W. & KLEIN C. (eds.), *The Proterozoic biosphere. A multidisciplinary study.*- Cambridge University Press, p. 867-951.
- ROGER A.J. & HUG L.A. (2006).- The origin and diversification of eukaryotes: problems with molecular phylogenetics and molecular clock estimation. *In* : CAVALIER-SMITH T., BRASIER M. & EMBLEY T.M. (eds.), *Major steps in cell evolution: palaeontological, molecular and cellular evidence of their timing and global effects.*- *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London, (B: Biological Sciences), vol. 361, n° 1470, p. 1039-1054.
- SUN S.F. & ZHU S.X. (1998).- Discovery of micropaleophytes from the Doucun subgroup (about 2400 Ma), Hutuo Group of Wutai Mountain.- *Acta Micropaleontologica Sinica*, Nanjing, vol. 15, n° 3, p. 286-293.
- TIMOFEEV B.V. (1966).- Micropaleofitologicheskoe Issledovanie Drevnikh Svit (Une étude micropaléophytologiques des suites anciennes).- Akademiya Nauk SSSR, Laboratoriya Geologii Dokembriya, Izdatel'stvo "Nauka", Moscow, 147 p. + LXXXIX pl. (en russe)
- TIMOFEEV B.V. (1969).- Sferomorfidy Proterozoya (Proterozoic Sphaeromorphida).- Akademiya Nauk SSSR, Institut Geologii i Geokhologii Dokembriya, Izdatel'stvo "Nauka", Leningrad, 146 p. (en russe)
- TIMOFEEV B.V. (1973).- Microfitofossilii Dokembriya Ukrainy (Microphytofossiles du Précambrien de l'Ukraine).- Akademiya Nauk SSSR, Institut Geologii i Geokhologii Dokembriya, Izdatel'stvo "Nauka", Leningrad, 58 p. + XL pl. (en russe)
- TIMOFEEV B.V., HERMANN T.N. & MIKHAILOVA N.S. (1976).- Mikrofitofossilii Dokembriya, Kembriya i Ordovika (Microphytofossiles du Précambrien, du Cambrien et de l'Ordovicien).- Akademiya Nauk SSSR, Institut Geologii i Geokhologii Dokembriya, Leningradskoe Otdelenie, Izdatel'stvo "Nauka", Leningrad, 106 p.
- WALTER M.R., OEHLER J.H. & OEHLER D.Z. (1976).- Megascopic algae 1300 million year old from the Belt Supergroup, Montana: a

- reinterpretation of WALCOTT's *Helminthoidichnites*.- *Journal of Paleontology*, Tulsa, vol. 50, n° 5, p. 872-881.
- YAN Y.Z. (1982).- *Scizofusa* from the Chuanlinggou Formation of Changcheng System in Jixian county.- *Bulletin of Tianjin Institute of Geology and Mineral Resources, Chinese Academy of Geological Sciences*, vol. 6, p. 1-7. (en chinois)
- YAN Y.Z. (1989).- Shale-facies algal filaments from Chuanlinggou Formation in Jixian county.- *Bulletin of Tianjin Institute of Geology and Mineral Resources, Chinese Academy of Geological Sciences*, vol. 21, p. 149-165. (en chinois)
- YAN Y.Z. & LIU Z.L. (1993).- The eukaryotic significance of microfossils from the Changcheng System of Jixian, China.- *Acta Micropaleontologica Sinica*, Nanjing, vol. 10, p. 167-180 (en chinois).
- YAN Y.Z. & LIU Z.L. (1997).- Tuanshanzian macroscopic algae of 1700 Ma B.P. from Changcheng System of Jixian, China.- *Acta Palaeontologica Sinica*, Nanjing, vol. 36, p. 18-41 (en chinois).
- YAN Y.Z. & LIU Z.L. (1998).- The relationship between biocommunities and palaeoenvironments in Changcheng period of the Yanshan Basin, North China.- *Acta Micropaleontologica Sinica*, Nanjing, vol. 15, n° 3, p. 249-266.
- YANKAUSKAS T.V. (1982).- Microfossili rifeya Yuzhnogo Urala [Microfossils of the Riphean of the South Urals]. In : KELLER B.M. (ed.), Stratotip Rifeya. Paleontologiya. Paleomagnetism [The Riphean stratotype, palaeontology, palaeomagnetism].- *Ordena Trudovogo Krasnogo Znameni Geologicheskii Institut, Trudy, Akademiya Nauk SSSR, Moscow*, n° 368, p. 84-120. (en russe)
- YANKAUSKAS T.V., KIKHAILOVA N.S. & HERMANN T.N. (eds.) (1989).- Microfossili Dokembriya SSSR [Precambrian microfossils of the U.S.S.R.].- *Akademiya Nauk SSSR, Institut Geologii i Geokhologii Dokembriya, "Nauka", Leningrad*, 191 p. + LVI pl. (en russe)
- ZHANG Z. (1986).- Clastic facies microfossils from the Chuanlinggou Formation (1800 Ma) near Jixian, South China.- *Journal of Micropalaeontology*, London, vol. 5, part 1, p. 9-16.
- ZHU S. & CHEN H. (1995).- Megascopeic multicellular organisms from the 1700-million-year-old Tuanshanzi Formation in the Jixian area, North China.- *Science*, Washington, vol. 270, n° 5236, p. 620-622.
- ZHU S., SUN S., HUANG X., HE Y., ZHU G., SUN L. & ZHANG K. (1999).- Discovery of carbonaceous compressions and their multicellular tissues from the Changzhougou Formation (1800 Ma) in the

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Yanshan range, North China.- *Chinese Science Bulletin*, Beijing, vol. 45, n° 9, p. 841-847.

Phylogénie moléculaire des "Prasinophycées" et de quelques autres Viridiplantae

- BAPTESTE E. & BROCHIER C. (2004).- On the conceptual difficulties in rooting the tree of life.- *Trends in Microbiology*, Amsterdam, vol. 12, n° 1, p. 9-13.
- BHATTACHARYA D. & MEDLIN L. (1995).- The phylogeny of plastids: a review based on comparisons of small-subunit ribosomal RNA coding regions.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 31, n° 4, p. 489-498.
- BHATTACHARYA D. & WEBER K. (1997).- The actin gene of the Glaucocystophyte *Cyanophora paradoxa*: Analysis of the coding region and introns and an actin phylogeny of eukaryotes.- *Current Genetics*, Amsterdam, vol. 31, n° 5, p. 439-446.
- BHATTACHARYA D., HELMCHEN T., BIBEAU C. & MELKONIAN M. (1995).- Comparisons of nuclear-encoded small-subunit ribosomal RNAs reveal the evolutionary position of the Glaucocystophyta.- *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, vol. 12, n° 3, p. 415-420.
- BHATTACHARYA D., WEBER K., AN S.S. & BERNING-KOCH W. (1998).- Actin phylogeny identifies *Mesostigma viride* as a flagellate ancestor of the land plants.- *Journal of molecular Evolution*, New York, vol. 47, n° 5, p. 544-550.
- BOOTON G.C., FLOYD G.L. & FUERST P.A. (1998a).- Polyphyly of Tetrasporalean green algae inferred from nuclear small-subunit ribosomal DNA.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 34, n° 2, p. 306-311.
- BOOTON G.C., FLOYD G.L. & FUERST P.A. (1998b).- Origins and affinities of the filamentous green algal orders Chaetophorales and Oedogoniales based on 18S rRNA gene sequences.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 34, n° 2, p. 312-318.
- BUCHHEIM M.A., LEMIEUX C., OTIS C., GUTELL R.R., CHAPMAN R.L. & TURMEL M. (1996).- Phylogeny of the Chlamydomonadaceae (Chlorophyta): a comparison of ribosomal RNA gene sequences from the nucleus and the chloroplast.- *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Amsterdam, vol. 5, n° 2, p. 391-402.
- BUCHHEIM M.A., MICHALOPULOS E.A. & BUCHHEIM J.A. (2001).- Phylogeny of the Chlorophyceae with special reference to the Sphaeropleales: a study of 18S and 26S rDNA data.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 37, n° 5, p. 819-835.
- CAVALIER-SMITH T. (1981).- Eukaryote kingdoms: seven or nine?.- *BioSystems*, Amsterdam, vol. 14, n° 3-4, p. 461-481.

- CHAPMAN R.L., BUCHHEIM M.A., DELWICHE C.F., FRIEDL T., HUSS V.A.R., KAROL K.G., LEWIS L.A., MANHART J., MCCOURT R.M., OLSEN J.L. & WATERS D.A. (1998).- Molecular systematics of the green algae. *In*: SOLTIS P.S., SOLTIS D.E. & DOYLE J.J. (eds.), *Molecular systematics of plant, II DNA sequencing*.- Kluwer, Norwell, p. 508-540.
- COURTIES C., PERASSO R., CHRÉTIENNOT-DINET M.-J., GOUY M., GUILLOU L. & TROUSSELLIER M. (1998).- Phylogenetic analysis and genome size of *Ostreococcus tauri* (Chlorophyta, Prasinophyceae).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 34, n° 5, p. 844-849.
- DAUGBJERG N., MOESTRUP Ø & ARCTANDER P. (1995).- Phylogeny of genera of Prasinophyceae and Pedinophyceae (Chlorophyta) deduced from molecular analysis of the *rbcL* gene.- *Phycological Research*, Tsukuba, vol. 43, n° 4, p. 203-213.
- DELWICHE C.F., KAROL K.G., CIMINO M.T. & SYTSMAN K.J. (2002).- Phylogeny of the genus *Coleochaete* (Coleochaetales, Charophyta) and related taxa inferred by analysis of the chloroplast gene *rbcL*.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 38, n° 2, p. 394-403.
- DENBOH T., HENDRAYANTI D. & ICHIMURA T. (2001).- Monophyly of the genus *Closterium* and the order Desmidiaceae (Charophyceae, Chlorophyta) inferred from nuclear small subunit rDNA data.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 37, n° 6, p. 1063-1072.
- DEYOE H.R., CHAN A.M. & SUTTLE C.A. (1995).- Phylogeny of *Aureococcus anophagefferens* and a morphological similar bloom-forming alga from Texas as determined by 18S ribosomal RNA sequence analysis.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 31, n° 3, p. 413-418.
- DOUZERY E.J.P., SNELL E.A., BAPTESTE E., DELSUC F. & PHILIPPE H. (2004).- The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils?.- *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)*, Washington, vol. 101, n° 43, p. 15386-15391.
- EMBLEY T.M. & MARTIN W. (2006).- Eukaryotic evolution, changes and challenges.- *Nature*, London, vol. 440, n° 7084, p. 623-630.
- FAWLEY M.W., QIN M. & YUN Y. (1999).- The relationship between *Pseudoscurfieldia marina* and *Pycnococcus provasolii* (Prasinophyceae, Chlorophyta): Evidence from 18S rDNA sequence data.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 35, n° 4, p. 838-843.
- FAWLEY M.W., YUN Y. & QIN M. (2000).- Phylogenetic analyses of 18S rDNA sequences reveal a new coccoid lineage of the Prasinophyceae (Chlorophyta).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol.

- 36, n° 2, p. 387-393.
- FRIEDL T. (1995).- Inferring taxonomic position and testing genus level assignments in coccoid green lichen algae: a phylogenetic analysis of 18S ribosomal RNA sequences from *Dictyochloropsis reticulata* and from members of the genus *Myrmecia* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae cl. nov.).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 31, n° 4, p. 632-639.
- FRIEDL T. (1996).- Evolution of the polyphyletic genus *Pleurastrum* (Chlorophyta): inferences from nuclear-encoded ribosomal DNA sequences and motile cell ultrastructure.- *Phycologia*, Lawrence, vol. 35, n° 5, p. 456-469.
- FRIEDL T. (1997).- The evolution of green algae. In : BHATTACHARYA D. (ed.), The origin of algae and plastids.- Springer Verlag, Wien, p. 87-101.
- FRIEDL T. & ZELTNER C. (1994).- Assessing the relationships of some coccoid green lichen algae and the Microthamniales (Chlorophyta) with 18S ribosomal RNA gene sequence comparisons.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 30, n° 3, p. 500-506.
- GIOVANNONI S.J., BRITSCHGI T.B., MOYER C.L. & FIELD K.G. (1990).- Genetic diversity in Sargasso Sea bacterioplankton.- *Nature*, London, vol. 345, n° 6270, p. 60-63.
- GONTCHAROV A.A. & MELKONIAN M. (2005).- Molecular phylogeny of *Staurastrum* MEYEN ex RALFS and related genera (Zygnematophyceae, Streptophyta) based on coding and noncoding rDNA sequence comparisons.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 41, n° 4, p. 887-899.
- GUILLOU L., EIKREM W., CHRÉTIENNOT-DINET M.-J., LE GALL F., MASSANA R., ROMARI K., PEDRÓS-ALIÓ C. & VAULOT D. (2004).- Diversity of picoplanktonic prasinophytes assessed by direct nuclear SSU rDNA sequencing of environmental samples and novel isolates retrieved from oceanic and coastal marine ecosystems.- *Protist*, Jena, vol. 155, n° 2, p. 193-214.
- HAYDEN H.S. & WAALAND J.R. (2002).- Phylogenetic systematics of the Ulvaceae (Ulvales, Ulvophyceae) using chloroplast and nuclear DNA sequences.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 38, n° 6, p. 1200-1212.
- HEPPERLE D., NOZAKI H., HOHENBERGER S., HUSS V.A.R., MORITA E. & KRIENITZ L. (1998).- Phylogenetic position of the Phacotaceae within the Chlamydomonadales as revealed by analysis of 18S rDNA and *rbcL* sequences.- *Journal of molecular Evolution*, New York, vol. 47, n° 4, p. 420-430.

- HEPPERLE D., HEGEWALD E. & KRIENITZ L. (2000).- Phylogenetic position of the Oocystaceae (Chlorophyta).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 36, n° 3, p. 590-595.
- HUSS V.A.R. & SOGIN M.L. (1990).- Phylogenetic position of some *Chlorella* species within the Chlorococcales based upon complete small-subunit ribosomal RNA sequences.- *Journal of molecular Evolution*, New York, vol. 31, n° 5, p. 432-442.
- HUSS V.A.R., FRANK C., HARTMANN E.C., HIRMER M., KLOBOUCEK A., SEIDEL B.M., WENZELER P. & KESSLER E. (1999).- Biochemical taxonomy and molecular phylogeny of the genus *Chlorella* sensu lato (Chlorophyta).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 35, n° 3, p. 587-598.
- KANTZ T.S., THERIOT E.C., ZIMMER E.A. & CHAPMAN R.L. (1990).- The Pleurostrophyceae and Micromonadophyceae: a cladistic analysis of nuclear rRNA sequence data.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 26, n° 4, p. 711-721.
- KAROL K.G., MCCOURT R.M., CIMINO M.T. & DELWICHE C.F. (2001).- The closest living relatives of land plants.- *Science*, Washington, vol. 294, n° 5550, p. 2351-2353.
- KNAUBER D.C., BERRY E.S. & FAWLEY M.W. (1996).- Ribosomal RNA-based oligonucleotide probes to identify marine green ultraphytoplankton.- *Journal of Eukaryotic Microbiology*, Oxford, vol. 43, p. 89-94.
- KRANZ H.D., MIKS D., SIEGLER M.-L., CAPESIUS I., SENSEN C.W. & HUSS V.A.R. (1995).- The origin of land plants: phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes, and vascular plants inferred from complete small-subunit ribosomal RNA gene sequences.- *Journal of molecular Evolution*, New York, vol. 41, n° 1, p. 74-84.
- KRIENITZ L., USTINOVA I., FRIEDL T. & HUSS V.A.R. (2001).- Traditional generic concepts versus 18 rRNA phylogeny in the green algal family Selenestraceae (Chlorophyceae, Chlorophyta).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 37, n° 5, p. 852-867.
- LARSON A., KIRK M.M. & KIRK D.L. (1992).- Molecular phylogeny of the volvocine flagellates.- *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, vol. 9, n° 1, p. 85-102.
- LEMIEUX C., OTIS C. & TURMEL M. (2000).- Ancestral chloroplast genome in *Mesostigma viride* reveals an early branch of green plant evolution.- *Nature*, London, vol. 403, n° 6770, p. 649-652.
- LEWIS L.A. (1997).- Diversity and phylogenetic placement of *Bracteacoccus* TEREG (Chlorophyceae, Chlorophyta) based on 18S

- ribosomal RNA gene sequence data.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 33, n° 2, p. 279-285.
- LEWIS L.A., WILCOX L.W., FUERST P.A. & FLOYD G.L. (1992).- Concordance of molecular and ultrastructural data in the study of zoosporic chlorococcalean green algae.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 28, n° 3, p. 375-380.
- MCCOURT R.M., KAROL K.G., BELL J., HELM-BYCHOWSKI K.M., GRAJEWSKA A., WOJCIECHOWSKI M.F. & HOSHAW R.W. (2000).- Phylogeny of the conjugating green algae (Zygnemophyceae) based on *rbcL* sequences.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 36, n° 4, p. 747-758.
- MARIN B. & MELKONIAN M. (1999).- Mesostigmatophyceae, a new class of Streptophyte green algae revealed by SSU rRNA sequence comparisons.- *Protist*, Jena, vol. 150, n° 4, p. 399-417.
- MELKONIAN M. & SUREK B. (1995).- Phylogeny of the Chlorophyta: congruence between ultrastructural and molecular evidence.- *Bulletin de la Société zoologique de France*, Paris, vol. 120, p. 191-208.
- MOREIRA D. & LÓPEZ-GARCÍA P. (2002).- The molecular ecology of microbial eukaryotes unveils a hidden world.- *Trends in Microbiology*, Amsterdam, vol. 10, n° 1, p. 31-38.
- NAKAYAMA T., WATANABÉ S., MITSUI K., UCHIDA H. & INOUE I. (1996).- The phylogenetic relationships between the Chlamydomonadales and Chlorococcales inferred from 18SrDNA sequence data.- *Phycological Research*, Tsukuba, vol. 44, n° 1, p. 47-56.
- NAKAYAMA T., MARIN B., KRANZ H.D., SUREK B., HUSS V.A.R., INOUE I. & MELKONIAN M. (1998).- The basal position of scaly green flagellates among the green algae (Chlorophyta) is revealed by analyses of nuclear-encoded SSU rRNA sequences.- *Protist*, Jena, vol. 149, n° 4, p. 367-380.
- NEDELCO A.M., BORZA T. & LEE R.W. (2006).- A land plant-specific multigene family in the unicellular *Mesostigma* argues for its close relationship to Streptophyta.- *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, vol. 23, n° 5, p. 1011-1015.
- O'KELLY C.J., WATANABÉ S. & FLOYD G.L. (1994).- Ultrastructure and phylogenetic relationships of Chaetopeltidales ord. nov. (Chlorophyta, Chlorophyceae).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 30, n° 1, p. 118-128.
- O'KELLY C.J., BELLOWS W.K. & WYSOR B. (2004).- Phylogenetic position of *Bolbocoleon piliferum* (Ulvophyceae, Chlorophyta): evidence from reproduction, zoospore and gamete ultrastructure, and small

- subunit rRNA gene sequences.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 40, n° 1, p. 209-222.
- PACE N.R. (1997).- A molecular view of microbial diversity and the biosphere.- *Science*, Washington, vol. 276, n° 5313, p. 734-740.
- PETERSEN J., TEICH R., BECKER B., CERFF R. & BRINKMANN H. (2006). The Gap A/B Gene duplication marks the origine of the Streptophyta (Charophytes and land Plants).- *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, vol. 23, , n° 6, p. 1109-1118.
- POMBERT J.-F., OTIS C., LEMIEUX C. & TURMEL M. (2004).- The complete mitochondrial DNA sequence of the green alga *Pseudendoclonium akinetum* (Ulvophyceae) highlights distinctive evolutionary trends in the chlorophyta and suggests a sister-group relationship between the Ulvophyceae and Chlorophyceae.- *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, Vol. 21, n° 5, p. 922-935.
- POTTER D., LAJEUNESSE T.C., SAUNDERS G.W. & ANDERSON R.A. (1997).- Convergent evolution masks extensive biodiversity among marine coccoid picoplankton.- *Biodiversity and Conservation*, Amsterdam, vol. 6, n° 1, p. 99-107.
- PRÖSCHOLD T., MARIN B., SCHLOSSER U.G. & MELKONIAN M. (2001).- Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* (Chlorophyta). I. Emendation of *Chlamydomonas* EHRENBERG and *Chloromonas* GOBI, and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov.- *Protist*, Jena, vol. 152, n° 4, p. 265-300.
- RAUSCH H., LARSEN M. & SCHMITT R. (1989).- Phylogenetic relations of the green alga *Volvox carteri* deduced from small-subunit ribosomal RNA comparisons.- *Journal of molecular Evolution*, New York, vol. 29, n° 3, p. 255-265.
- SCHREINER M., GEISERT M., OED M., ARENDES J., GÜNGERICH U., BRETER H.-J., STÜBER K.S. & WEINBLUME D. (1995).- Phylogenetic relationships of the green alga *Nanochlorum eukaryotum* deduced from its chloroplast rRNA sequences.- *Journal of molecular Evolution*, New York, vol. 40, n° 4, p. 428-442.
- SHOUP S. & LEWIS L.A. (2003).- Polyphyletic origin of parallel basal bodies in swimming cells of chlorophycean green algae (Chlorophyta).- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 39, n° 4, p. 789-796.
- ŠLAPETA J., LÓPEZ-GARCÍA P. & MOREIRA D. (2006).- Global dispersal and ancient cryptic species in the smallest marine Eukaryotes.- *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, vol. 23, n° 1, p. 23-29.
- SLUIMAN H.J. (2000).- Molecular phylogeny of *Chaetosphaeridium*

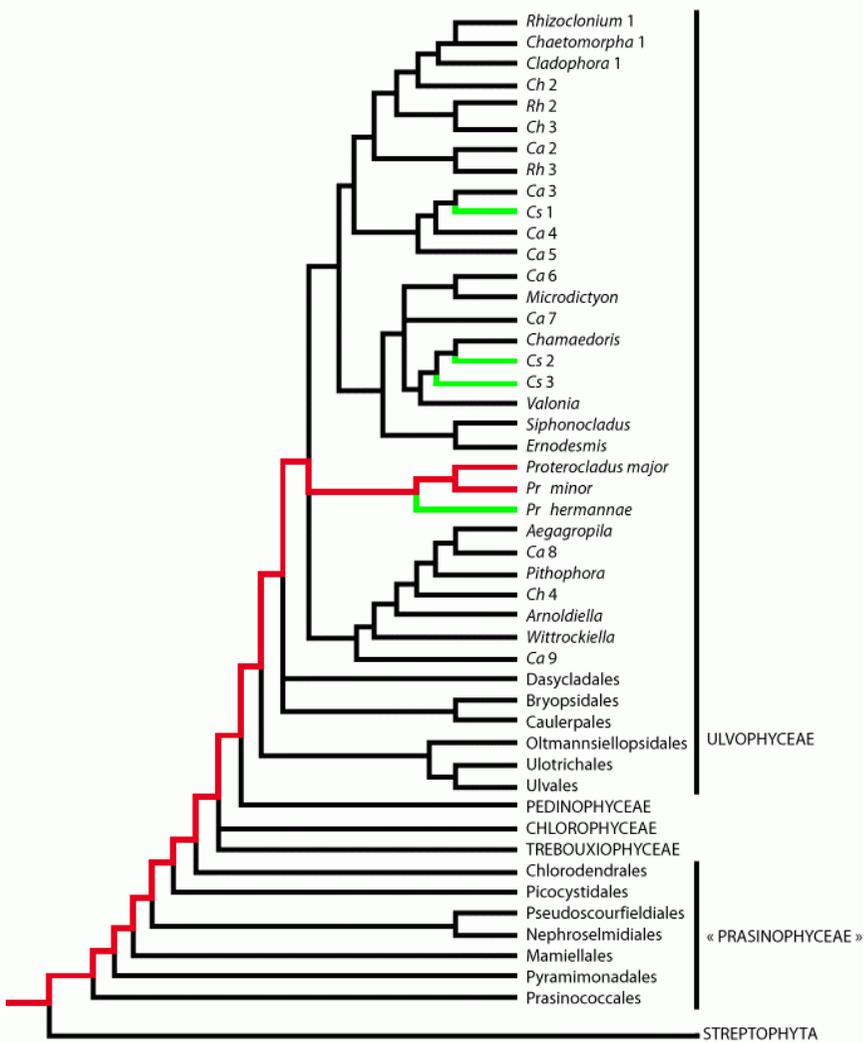
- revisited.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 36, n° 2, p. 443-444.
- SLUIMAN H.J. & GUILHAL C. (1999).- Phylogenetic position of *Chaetosphaeridium* (Chlorophyta), a basal lineage in the Charophyceae, inferred from 18S rDNA sequences.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 35, p. 395-402.
- SOLTIS P.S., SOLTIS D.E. & DOYLE J.J. (eds.) (1992).- Molecular systematics of plants.- Chapman & Hall, New York, 432 p.
- STARR R.C. (1955).- A comparative study of *Chlorococcum* MENEGHINI and other spherical, zoospore-producing genera of the Chlorococcales.- *Indiana University Science Series*, Bloomington, n° 20, 111 p.
- STEINKÖTTER J., BHATTACHARYA D., SEMMELROTH I., BIBEAU C. & MELKONIAN M. (1994).- Prasinophytes form independent lineages within the Chlorophyta: evidence from ribosomal RNA sequence comparisons.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 30, n° 2, p. 340-345.
- SUREK B., BEEMELMENS U., MELKONIAN M. & BHATTACHARYA D. (1994).- Ribosomal RNA sequence comparisons demonstrate an evolutionary relationship between Zygnematales and Charophytes.- *Plant Systematics and Evolution*, Wien, vol. 191, n° 3-4, p. 171-181.
- TURMEL M., OTIS C. & LEMIEUX C. (2002).- The complete mitochondrial DNA sequence of *Mesostigma viride* identifies this green alga as the earliest green plant divergence and predicts a highly compact mitochondrial genome in the ancestor of all green plants.- *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, vol. 19, n° 1, p. 24-38.
- TURMEL M., OTIS C. & LEMIEUX C. (2002).- The chloroplast and mitochondrial genome sequences of the charophyte *Chaetosphaeridium globosum*: Insights into the timing of the events that restructured organelle DNAs within the green algal lineage that led to land plants.- *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)*, Washington, vol.99, n° 17, p. 11275-11280.
- TURMEL M., OTIS C. & LEMIEUX C. (2006).- The chloroplast genome of *Chara vulgaris* sheds new light into the closest green algae relatives of land plants.- *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, vol. 23, n° 6, p. 1324-1338.
- TURMEL M., LEMIEUX C., BURGER G., LANG B.F., OTIS C., PLANTE I. & GRAY M.W. (1999).- The complete mitochondrial DNA sequences of *Nephroselmis olivacea* and *Pedinomonas minor*: Two radically different evolutionary patterns within green algae.- *The Plant Cell*,

Rockville, vol. 11, n° 9, p. 1717-1729.

- TURMEL M., EHARA M., OTIS C. & LEMIEUX C. (2002).- Phylogenetic relationships among Streptophytes as inferred from chloroplast small and large subunit rRNA gene sequences.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 38, n° 2, p. 364-375.
- WATANABÉ S., HIMIZU A., LEWIS L.A. FLOYD G.L. & FUERST P.A. (2000).- *Pseudoneochloris marina* (Chlorophyta), a new coccoid ulvophycean alga, and its phylogenetic position inferred from morphological and molecular date.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 36, n° 3, p. 596-604.
- WILCOW L.W., LEWIS L.A., FUERST P.A. & FLOYD G.L. (1992).- Assessing the relationships of autosporic and zoosporic chlorococcalean green alge with 18S rDNA sequence data.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 28, n° 3, p. 381-386.
- WILCOW L.W., FUERST P.A. & FLOYD G.L. (1993).- Phylogenetic relationships of four charophycean green algae inferred from complete nuclear-encoded small subunit rRNA gene sequences.- *American Journal of Botany*, St. Louis, vol. 80, n° 9, p. 1028-1033.
- WOLF M., BUCHHEIM M., HEGEWALD E., KRIENITZ L. & HEPPERLE D. (2002).- Phylogenetic position of the Sphaeropleaceae (Chlorophyta).- *Plant Systematics and Evolution*, Wien, vol. 230, n° 3-4, p. 161-171.
- YOON H.S., HACKETT J.D., CINIGLIA C., PINTO G. & BHATTACHARYA D. (2004).- A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes.- *Molecular Biology and Evolution*, Oxford, vol. 21, n° 5, p. 809-818.
- ZECHMAN W.Z. (2003).- Phylogeny of the Dasycladales (Chlorophyta, Ulvophyceae) based on analyses of Rubisco large subunit (*rbcL*) gene sequences.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 39, n° 4, p. 819-827.
- ZECHMAN W.Z., THERIOT E.C., ZIMMER E.A. & CHAPMAN R.L. (1990).- Phylogeny of the Ulvophyceae (Chlorophyta): cladistic analysis of nuclear-encoded rRNA sequence data.- *Journal of Phycology*, Oxford, vol. 26, n° 4, p. 700-710.

Tableaux

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?



◀ **Tableau I.** Hypothèse sur la position d'une Ulvophycée fossile de Svanbergfjellet, *Proterocladus* (ca. 750 Ma), sur l'arbre phylogénétique des Chlorophytes

L'arbre des "Prasinophycées" résume celui de GUILLOU *et alii* (2004). L'arbre des "Néochlorophytes" (Ulvophycées, Chlorophycées, Trébouxiophycées) se fonde principalement sur FRIEDL (1997), BOOTON *et alii* (1998a, 1998b), HEPPERLE *et alii* (2000), BUCHHEIM *et alii* (2001), KRIENITZ *et alii* (2001) et PRÖSCHOLD *et alii* (2001). La relation entre les trois classes étant controversée, je l'ai laissée à l'état de trichotomie non résolue. La position des Pédinophycées auprès des Ulvophycées est plausible mais non démontrée (LEMIEUX *et alii*, 2000 ; POMBERT *et alii*, 2004). J'ai admis la position traditionnelle des Chlorodendrales parmi les "Prasinophycées" parce qu'elle s'accorde avec la plupart des dendrogrammes. Cependant ce clade s'insère sur l'arbre de WATANABÉ *et alii* (2000) entre les Ulvophycées et le groupe Chlorophycées + Trébouxiophycées, ce qui s'accorde mieux avec l'ontogénèse (formation d'un phycoplaste).

La ligne rouge indique les étapes qu'il a fallu parcourir pour aboutir à *Proterocladus* à partir du dernier ancêtre commun des Viridiplantae. La ligne verte, les passages du morphe *Cladophora* (polyphylétique) au morphe *Cladophoropsis* (dérivé indépendamment à plusieurs reprises à partir d'un ancêtre proche de *Cladophora pellucidoidea*, de *Valonia utricularis*, de *Chamaedoris peniculum* et de *Proterocladus major* ou *P. minor*).

On voit sur ce tableau que *Proterocladus* (Ulvophycée, Cladophorale) est séparé par 5 points nodaux aux moins du point d'origine des Néochlorophytes. À partir de ce point il faut ajouter 7 point nodaux pour remonter à l'ancêtre commun des Viridiplantae.

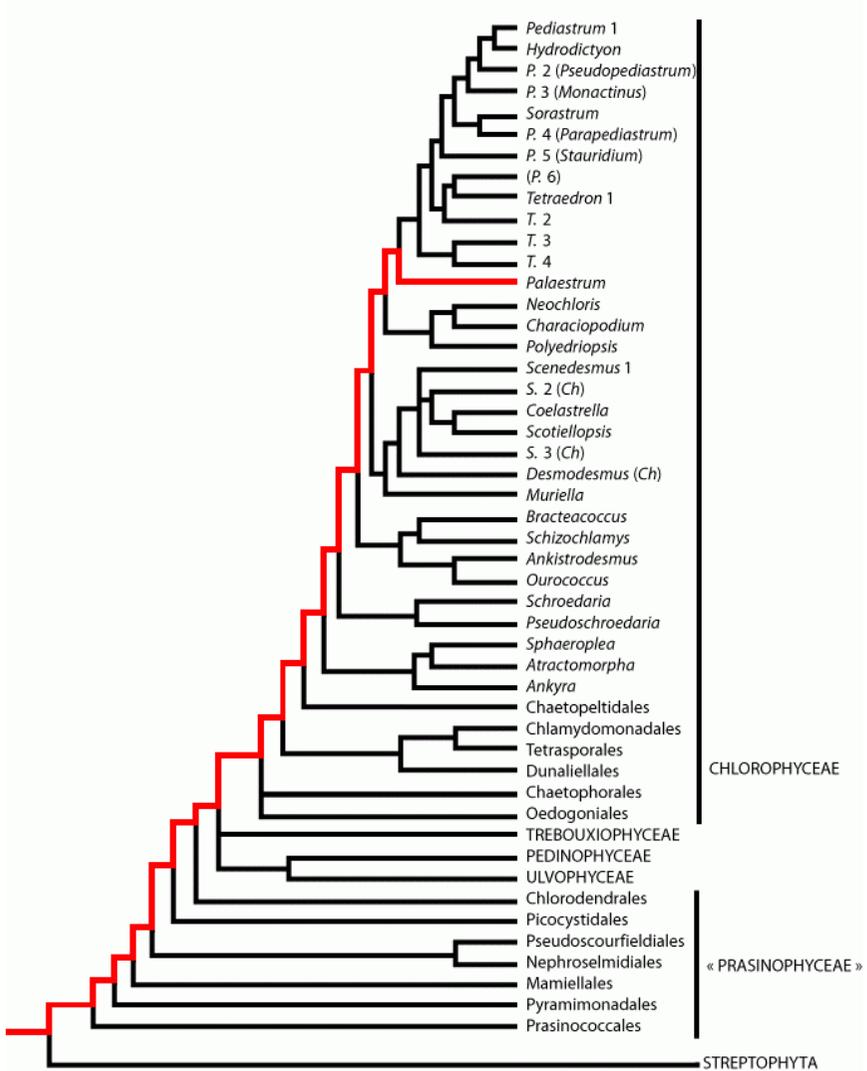
Abréviations. *Chaetomorpha* 1 : *Ch. crassa*, *Ch. antennina* – *Ch.* 2 : *Ch. moniliger* – *Ch.* 3 : *Ch. linum* – *Ch.* 4 : *Ch. Okamurae*

Cladophora 1 : *Ca. rupestris* – *Ca.* 2 : *Ca. albida*, *Ca. sericea*, *Ca. vagabunda*, *Ca. glomerata* – *Ca.* 3 : *Ca. pellucida*, *Ca. sakaii*, *Ca. japonica* – *Ca.* 4 : *Ca. pellucidoidea* – *Ca.* 5 : *Ca. ohkuboana* – *Ca.* 6 : *Ca. catenata*, *Ca. liebetruthii* – *Ca.* 7 : *Ca. coelothrix*, *Ca. prolifera*, *Ca. socialis* – *Ca.* 8 : *Ca. sp.* – *Ca.* 9 : *Ca. Conchopheria*

Cladophoropsis 1 : *Cs. fasciculatus* – *Cs.* 2 : *Cs. vaucheriaeformis* – *Cs.* 3 : *Cs. Membranacea*

Rhizoclonium 1 : *Rh. grande* – *Rh.* 2 : *Rh. sp.* – *Rh.* 3 : *Rh. hieroglyphicum*

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?



◀ **Tableau II.** Hypothèse sur la position d'une Chlorophycée fossile de Svanbergfjellet, *Palaeastrum* (ca. 750 Ma), sur l'arbre phylogénétique des Chlorophytes

Sur la structure générale de cet arbre, voir Tableau I. La ligne rouge indique les étapes qu'il a fallu parcourir pour aboutir à *Palaeastrum* à partir du dernier ancêtre commun des Viridiplantae.

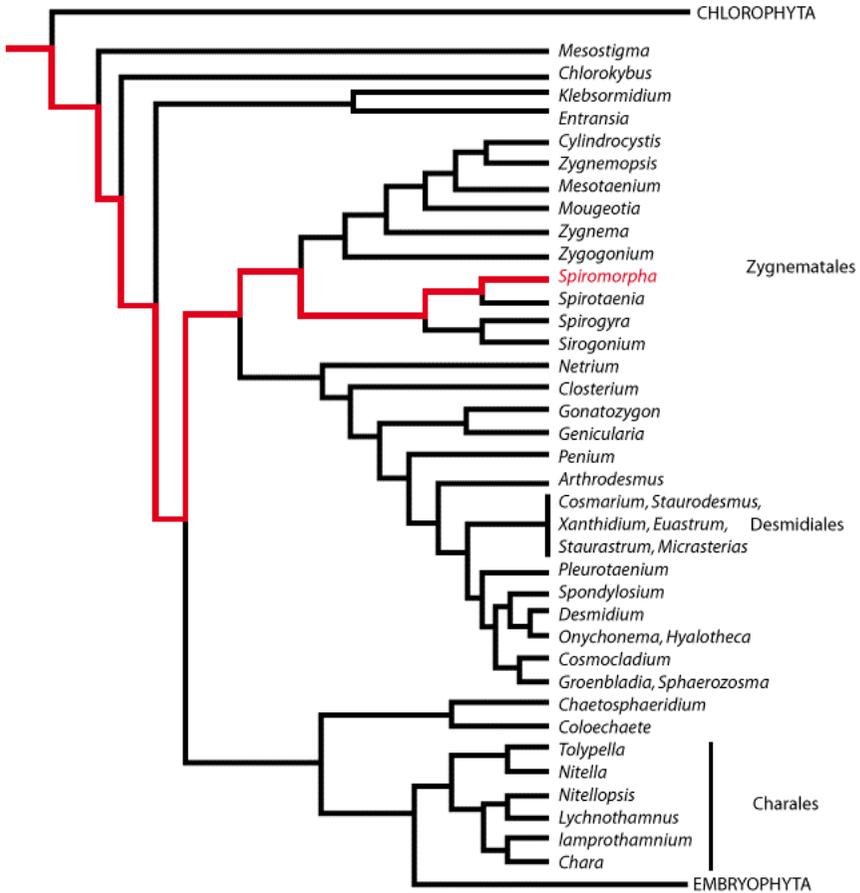
On voit sur ce tableau que *Palaeastrum* (Chlorophycée, Sphaeropléale proche des Hydrodictyacées) est séparé par 9 points nodaux aux moins du point d'origine des Néochlorophytes. À partir de ce point il faut ajouter 7 points nodaux pour remonter à l'ancêtre commun des Viridiplantae.

Abréviations. *Pediastrum* 1 : *P. angulosum*, *P. duplex* – *P.* 2 : *P. boryanum*, *P. kawraiskyi* – *P.* 3 : *P. simplex* – *P.* 4 : *P. biradiatum* – *P.* 5 : *P. tetras*, *P. privum* – (*P.* 6) : "*P. boryanum* v. *longicorne*".

Scenedesmus 1 : *S. ovalternus*, *S. producto-capitatus* – *S.* 2 : *S.* ("*Chlorella*") *vacuolatus* – *S.* 3 : *S. obliquus*, *S.* ("*Chlorella*") *rubescens* – *S.* 4 : *S.* ("*Chlorella*") *abundans*, *S. costato-granulatus*, *S. communis*, *S. pupukensis*.

Tetraedron 1 : *T. minimum* 1 – *T.* 2 : *T. minimum* 2 – *T.* 3 : *T. caudatum*, "*Chlorotetraedron*" *bitridens*, *T. pentaedricum* – *T.* 4 : *T. bitridens*.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?



◀ **Tableau III.** Position d'une Zygnématale fossile de Ruyang, *Spiromorpha* (ca. 1200 Ma), sur l'arbre phylogénétique des Streptophytes

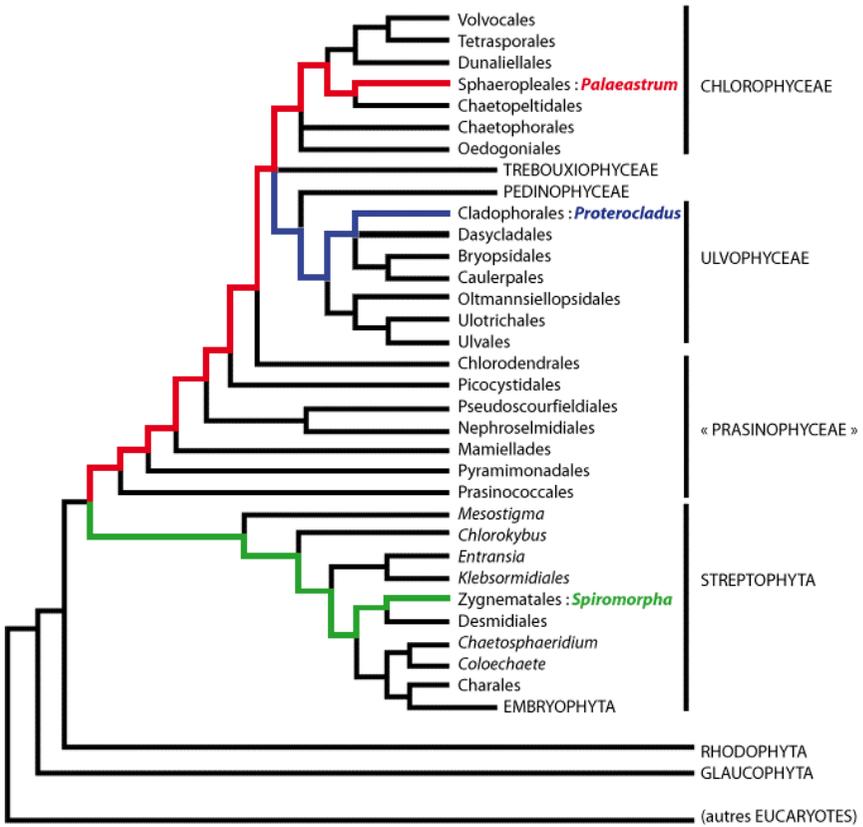
La ligne verte indique les étapes qu'il a fallu parcourir pour aboutir à *Spiromorpha* à partir du dernier ancêtre commun des Viridiplantae.

YIN *et alii* (2005) ont montré que *Spiromorpha*, de Ruyang (entre 1200 et 1300 Ma), est étroitement apparentée à l'actuelle *Spirotaenia*, qui elle-même s'apparente à *Sirogonium* et à *Spirogyra*.

Le dendrogramme des Streptophytes en général a été construit d'après KAROL *et alii* (2001). L'arbre des Zygnématophycées combine ceux de BESANDEHL & BHATTACHARYA (1999) et DENBOH *et alii* (2001) pour le SSU rRNA avec celui de MCCOURT *et alii* (2000) pour le rbcL. GONTCHAROV & MELKONIAN (2005) ont montré que *Cosmarium*, *Staurastrum* et *Staurodesmus* sont polyphylétiques et que les genres *Euastrum* et *Xanthidium* s'enchevêtrent avec les espèces des trois "genres" précédents. DRUMMOND *et alii* (2005) ont précisé l'arbre phylogénétique des nombreuses espèces de *Spirogyra* et de *Sirogonium*. Les "Mésotaeniaceés" n'ont aucune unité réelle. Les Zygnématales se divisent nettement en deux groupes, celui de *Zygnema* et celui de *Spirogyra*. Les Desmidiales sont holophylétiques. BESENDAHL & BHATTACHARYA traitent *Spirogyra* comme groupe-frère de l'ensemble des Zygnématales et des Desmidiales alors que MCCOURT et KAROL placent *Spirogyra* et ses parents à la base des Zygnématales.

On voit sur ce tableau que *Spiromorpha* (ca. 1200 Ma) est très proche du point d'origine des Zygnématophycées : il en est séparé par 3 points nodaux seulement. Il faut ajouter 5 points nodaux pour remonter des Zygnématophycées au point d'origine des Viridiplantae.

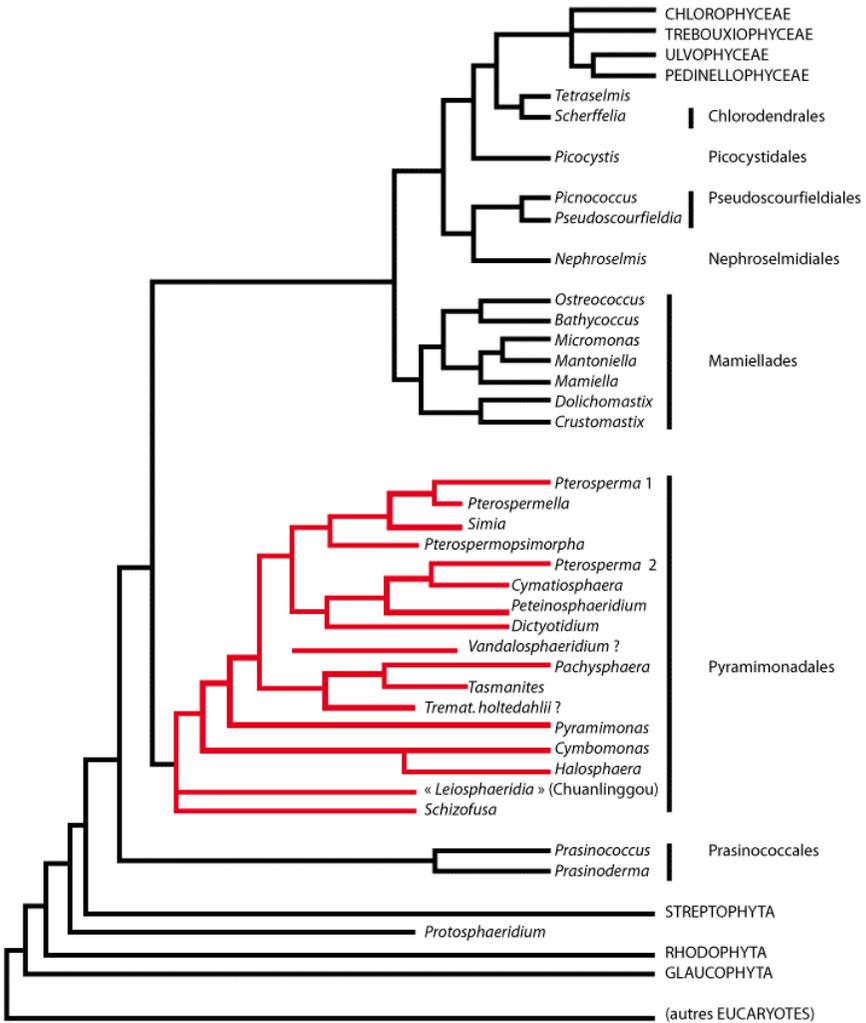
sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?



◀ **Tableau IV.** Hypothèse sur la position de trois fossiles, *Palaeastrum*, *Proterocladus* et *Spiromorpha*, sur l'arbre phylogénétique des Plantae

Ce tableau récapitule les trois précédents. La ligne rouge indique le parcours depuis le point d'origine des Néochlorophytes jusqu'à *Palaeastrum*. La ligne bleue, depuis le point d'origine des Néochlorophytes jusqu'à *Proterocladus*. La ligne mauve, depuis le point d'origine des Néochlorophytes jusqu'à celui des Viridiplantae. La ligne verte, depuis le point d'origine des Viridiplantae jusqu'à *Spiromorpha*.

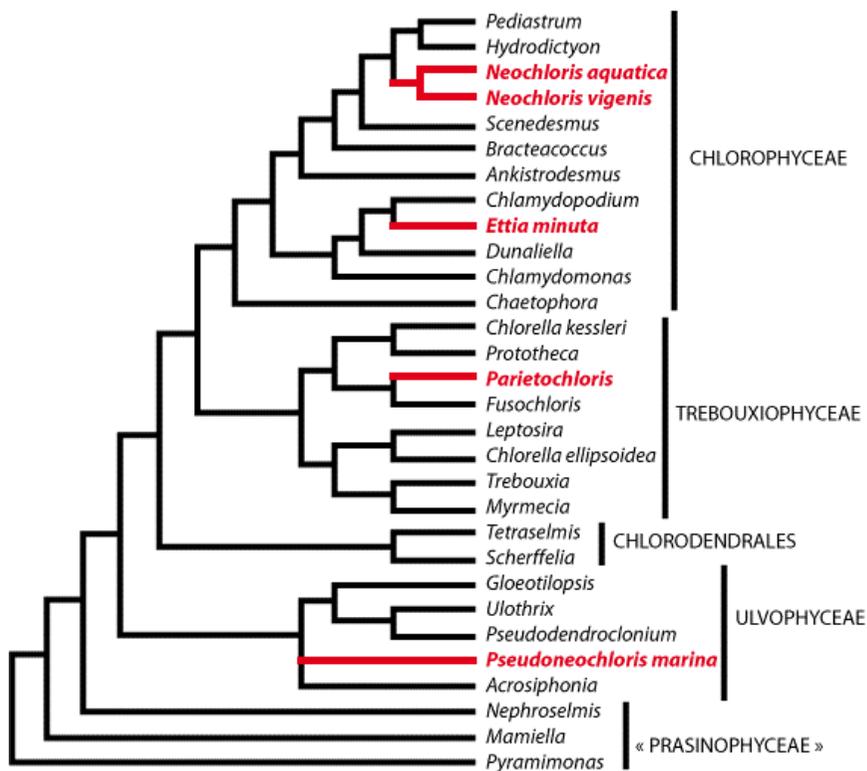
sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?



◀ **Tableau V.** Situation de quelques Pyramimonadales précambriennes sur l'arbre phylogénétique des Chlorophytes.

Cet arbre phylogénétique reprend, en le simplifiant beaucoup, celui que GUILLOU *et alii* (2004) ont établi d'après le SSU rDNA de "Prasinophycées" planctoniques actuellement vivantes. De façon tout à fait hypothétique j'ai inséré, à gauche, un certain nombre de fossiles précambriens. La position qui leur est attribuée n'a qu'une valeur indicative. Pour les Pédinophycées et les Chlorodendrales, voir le commentaire du Tableau I.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?



◀ **Tableau VI.** Un exemple du conflit entre la taxinomie morphologique et la phylogénie moléculaire : la "Chlorococcale" *Neochloris*.

Ce dendrogramme reproduit, en le simplifiant un peu, l'arbre phylogénétique de WATANABÉ *et alii* (2000) d'après le gène du SSU rRNA. Le "genre" *Neochloris* STARR (1955) était classé dans l'assemblage hautement polyphylétique des "Chlorococcales". L'analyse moléculaire a montré que 5 espèces du prétendu "genre" relèvent de 4 clades éloignés l'un de l'autre et se répartissent entre 3 classes de Chlorophytes.

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

	1	2	3	4	5	6
Acritarches sphéromorphes à coque lisse						
<i>Bothrioligotritileum exasperatum</i>				O		
<i>Leioligotritileum crassum</i>	La					
<i>Leioligotritileum nitidum</i>	La					
<i>Mycteroligotritileum marmoratum</i>				O		
<i>Nucellosphaeridium minutum</i>						Be
<i>Protosphaeridium acis</i>					K	Be
<i>Protosphaeridium densum</i>	La	Ik			K	
<i>Protosphaeridium flexuosum</i>	La			Su		Be
<i>Protosphaeridium laccatum</i>					K	Be
<i>Protosphaeridium pallaceum</i>					K	
<i>Protosphaeridium parvulum</i>	La					
<i>Protosphaeridium patelliforme</i>						Be
<i>Protosphaeridium rigidulum</i>	La				K	
<i>Protosphaeridium scabridum</i>						Be
<i>Protosphaeridium tuberculiferum</i>						Be
<i>Protosphaeridium</i> sp.	La	Car		Su	K	Be
<i>Stenozonoligotritileum sokovii</i>	La					
<i>Stenozonoligotritileum validum</i>	La					
<i>Stictosphaeridium pectinale</i>		Ik				
<i>Stictosphaeridium sinapticuliferum</i>			A		K	
<i>Trachyoligotritileum asperatum</i>				O		
<i>Trachyoligotritileum laminaritum</i>				Sa		
<i>Trematosphaeridium holtedahlii</i>			Bu			
Cyanobactéries coccoïdes coloniales (cf. Chroococcaceae)						
<i>Favosphaeridium</i> sp.			A			
<i>Gloeocapsomorpha</i> sp.						Be
<i>Polyedrosphaeridium bullatum</i>		Ik				
<i>Protoleiosphaeridium conglutinatum</i>				O		
*Incertae sedis						
<i>Synsphaeridium conglutinatum</i>		Car				

◀ **Tableau VII.** Microfossiles extraits de sites russes datés entre 1800 et 2000 Ma.

Ces fossiles (voir MENDELSON & SCHOPF, 1992) ont été obtenus par TIMOFEEV et ses disciples après macération dans l'acide fluorhydrique. Les biopolymères des Eucaryotes unicellulaires qui résistent à l'acétolyse ne sont synthétisés aujourd'hui, à de rares exceptions près, que par des Viridiplantae et des Dinoflagellés. Parmi les Procaryotes, ce sont surtout les enveloppes de Cyanobactéries coloniales qui sont conservées. Mis à part les acritarches, on n'a retrouvé dans les sites de Russie datés de 1800 à 2000 Ma aucun autre fossile que des enveloppes de Cyanobactéries coccoïdes coloniales (ou celles de *Synsphaeridium, inc. sed.*). Au contraire, dans les sites de même époque hors de Russie, les Eucaryotes sont très rares et les bactéries prédominent parce que les paléontologues de "l'école américaine" ont étudié les sédiments au moyen de sections sériées au lieu de les traiter à l'acide comme l'a fait "l'école russe" (VIDAL, 1984).

1. La = Formation Ladoga, ca. 2000 Ma. 2. Ik = Ikabijk, "ca. 2200 Ma" ; Car = Complexe de Carélie, "ca. 2100 Ma" (la datation de ces deux sites paraît trop haute, c'est pourquoi ils ont été reportés après le groupe 1). 3. A = Ayan, ca. 2000 Ma ; Bu = Butun, ca. 1950 Ma. 4. O = Formation Onega, ca. 1900 Ma ; Sa = Formation Sakuhan, ca. 1900 Ma ; Su = Complexe de Sulsari, ca. 1900 Ma. 5. K = Krivoj-Rog, ca. 1870 Ma. 6. Be = Besovets, ca. 1800 Ma. Toutes les datations sont empruntées à TIMOFEEV (1966, 1969, 1973) ou à TIMOFEEV *et alii* (1976).

sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?

Citation

TEYSSÈDRE B. (2006).- Les algues vertes (phylum Viridiplantae) sont-elles vieilles de deux milliards d'années ?.- Carnets de Géologie, Brest, Livre 2006/01 ([CG2006_B01](#)), 162 p., 7 tableaux.