Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Band: 144 (2024)

Artikel: Note algologique 6 : découverte de stades juvéniles d'une algue verte épiphyte (Chaetopeltidale, Chlorophyceae) dans l'étang de paradis plage à Colombier (Lac de Neuchâtel), Suisse

Autor: Jenni, Bernard / Jenni, Mireille / Straub, François

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1072429

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 15.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

NOTE ALGOLOGIQUE 6 : DÉCOUVERTE DE STADES JUVÉNILES D'UNE ALGUE VERTE ÉPIPHYTE (*CHAETOPELTIDALE*, *CHLOROPHYCEAE*) DANS L'ÉTANG DE PARADIS PLAGE À COLOMBIER (LAC DE NEUCHÂTEL), SUISSE

BERNARD JENNI[1], MIREILLE JENNI[1] & FRANÇOIS STRAUB[2, 3]

Résumé

Une algue verte mono- ou multicellulaire (2-8 cellules) munie de très longs pseudoflagelles a été découverte dans l'étang de Paradis Plage à Colombier (canton de Neuchâtel, Suisse). Après plusieurs années durant lesquelles nous avons pu l'étudier, il s'est avéré qu'il s'agissait de stades juvéniles d'une *Chlorophyceae* épiphyte appartenant très probablement à l'ordre encore peu connu des *Chaetopeltidales*. Avant de parvenir à cette conclusion, nous avons dû exclure les espèces du genre *Coleochaete* présentes dans le même biotope, et dont les stades de développement ressemblent à ceux des *Chaetopeltidales*. Cet article relate notre démarche à travers de multiples observations et recherches dans la littérature. Tout au long de ce travail, nous avons documenté nos observations sous forme de films, réunis sur une chaîne YouTube.

Mots-clés: *Chlorophyceae*, *Chaetopeltidales*, *Chaetopeltis*, *Pseudulvella*, *Coleochaetaceae*, *Coleochaete*, épiphyte, morphologie, pseudoflagelle, stade juvénile, stade pseudoparenchymateux, méthode.

Abstract

A mono- or multicellular green algae (2-8 cells) with very long pseudoflagellae was discovered in the Paradis Plage pond in Colombier (canton of Neuchâtel, Switzerland). After several years in which we were able to study it, it turned out to be the juvenile stages of an epiphytic *Chlorophyceae* most probably belonging to the still little-known order *Chaetopeltidales*. Before reaching this conclusion, we had to exclude species of the *Coleochaete* genus present in the same biotope, and whose developmental stages resemble those of the *Chaetopeltidales*. This article describes the process that led to this conclusion, based on numerous observations and research in the literature. Throughout this work, we have documented our observations in the form of videos, put together on a YouTube channel.

Keywords: *Chlorophyceae*, *Chaetopeltidales*, *Chaetopeltis*, *Pseudulvella*, *Coleochaetaceae*, *Coleochaete*, epiphyte, morphology, pseudoflagella, juvenile stage, germlings, pseudoparenchymatous stage, method.

[1] Microbiolvideos, rue de la Pistoule 40, 2036 Cormondrèche, Suisse. bjenni@microbiolvideos.ch ; mjenni@mirylart.ch
[2] PhycoEco, rue des XXII-Cantons 39, 2300 La Chaux-de-Fonds, Suisse. fstraub@phycoeco.ch
[3] Muzoo, Replat du Dahu 1, 2300 La Chaux-de-Fonds, Suisse.

Zusammenfassung
Im Teich von Paradis Plage in Colombier (Kanton Neuchâtel, Schweiz) wurde eine ein- oder mehrzellige (2-8 Zellen) Grünalge mit sehr langen Pseudoflagellen entdeckt. Nachdem wir sie mehrere Jahre lang untersucht hatten, stellte sich heraus, dass es sich um juvenile Stadien einer epiphytischen *Chlorophyceae* handelte, die höchstwahrscheinlich zu der noch wenig bekannten Ordnung der *Chaetopeltidales* gehört. Bevor wir zu dieser Schlussfolgerung gelangten, mussten wir die Arten der Gattung *Coleochaete* ausschließen, die im selben Biotop vorkommen und deren Entwicklungsstadien denen der *Chaetopeltidales* ähneln. Dieser Artikel beschreibt den Vorgang, der durch zahlreiche Beobachtungen und Recherchen in der Literatur zu dieser Schlussfolgerung führte. Während der gesamten Arbeit haben wir unsere Beobachtungen in Form von Videos dokumentiert, die auf einem YouTube-Kanal zusammengestellt sind.

Stichwörter : *Chlorophyceae*, *Chaetopeltidales*, *Chaetopeltis*, *Pseudulvella*, *Coleochaetaceae*, *Coleochaete*, Epiphyt, Morphologie, Pseudoflagellum, Jugendstadium, pseudoparenchymatöses Stadium, Methode.

DÉFINITIONS

Adné: fixé à un substrat (galet, végétal, animal).

DAPI: molécule capable de se fixer sur l'ADN; le complexe DAPI-ADN fluoresce en bleu sous excitation UV.

Épiphyte: organisme fixé à des végétaux ou des algues.

Pseudoflagelle: flagelle gélatineux non locomoteur caractéristique des *Tetrasporaceae*, dénommé soie, poil ou seta avant l'étude de sa structure au microscope électronique.

Stades juvéniles (*germling* en anglais): premiers stades d'une germination de zoospore.

Pyrénoïde: corps protéique présent dans les chloroplastes et impliqué dans la fixation du carbone par concentration des enzymes responsables de la photosynthèse, ainsi que dans la formation et le stockage de l'amidon.

INTRODUCTION

En plus de diatomées et de chrysophycées, le plancton et le périphyton de l'étang de Paradis Plage se composent d'une biomasse importante d'algues vertes des genres *Characium*, *Closterium*, *Coelastrum*, *Crucigenia*, *Dictyosphaerium*, *Gonium*, *Hariotina*, *Hyaloraphidium*, *Kirchneriella*, *Lagerheimia*, *Monoraphidium*, *Oedogonium*, *Pediastrum*, *Phacotus*, *Pseudosphaerocystis*, *Scenedesmus*, *Selenastrum*, *Spirogyra*, *Staurastrum*, *Stigeoclonium*, ou encore *Tetraedron*. Quelques algues de cet étang ont fait l'objet d'une précédente publication (Jenni & Straub, 2021). Dès 2018, une microalgue verte non mobile, munie de très longs pseudoflagelles, a attiré notre attention. Nos premières tentatives d'identification de cet organisme furent vaines. Au début de cette étude, nous nous sommes tournés vers les flores suivantes: Chodat (1902); Collins (1909); Pascher (1915); Prescott (1962); Bourrelly (1966); Ettl & Gärtner (1988); John, Whitton & Brook (2017). Ni les descriptions des flores ni celles de documents d'internet ne correspondaient de manière

pertinente à la morphologie de notre algue. Quant aux spécialistes des Chlorophycées que nous avons consultés, certains étaient hésitants ; d'autres ne nous ont pas convaincus, car les descriptions dans la littérature des organismes vers lesquels ils nous orientaient ne recoupaient pas de manière satisfaisante nos observations. Nous avons hésité à placer cette algue chez *Dicranochaete, Tetraspora, Schizochlamys, Chodatella, Chaetosphaeridium*, organismes présentant également des formes libres avec pseudoflagelles, mais aucun de ces taxons ne correspondait à notre algue.

Par conséquent, l'espoir d'avoir découvert une Chlorophycée non encore répertoriée nous a motivés à la rechercher chaque année. Si l'on exclut 2021, année à la météo déplorable et pendant laquelle nous avons dû restreindre le nombre de nos prélèvements à cause d'inondations, nous avons trouvé cette algue au moins une fois par année au cours des mois de mars, avril, ou mai de la période 2018-2024. La synthèse de nos observations et réflexions fait l'objet de cet article.

Dans l'intention de publier cette Note Algologique, nous avons effectué une recherche de littérature approfondie d'une part, et inspecté minutieusement toutes nos archives vidéos d'autre part. Ce travail de revue et de réflexion nous a peu à peu amenés à envisager l'hypothèse que nous étions en présence de stades juvéniles d'une algue épiphyte munie de pseudoflagelles comme *Coleochaete spp,* ou d'une autre épiphyte encore peu répertoriée comme *Chaetopeltis orbicularis* ou *Pseudulvella americana.* Ces organismes, souvent confondus, se côtoient dans les mêmes biotopes.

Nos observations de cette année (2024), et particulièrement la découverte dans nos échantillons de deux sortes de thalles en rosettes, ont permis de confirmer cette hypothèse et de parvenir à l'identification la plus probable de notre algue.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le lieu exact des prélèvements (46°57'58.7"N 6°52'23.0"E) est indiqué à la figure 1 (étoile) de notre précédent article (Jenni & Straub, 2021). Les prélèvements sont effectués à 30-50 cm de profondeur, et à 0,5-1 m du rivage, dans des bocaux à confiture de 250 ml. Les bocaux sont disposés près d'une fenêtre donnant au sud-ouest, à température ambiante, en évitant le plus possible l'éclairage direct du soleil. Les observations microscopiques sont effectuées de manière sporadique.

Le matériel d'observation, microscope, caméra, le traitement des images et les méthodes de mesures sont également décrits dans notre précédent article. Concernant la microscopie en épifluorescence, nous avons utilisé la lampe UV HBO 100W du microscope Leica DMRB muni d'un cube de filtres A (513824) pour visualiser les noyaux avec le fluorochrome DAPI et d'un cube de filtres GFP (513852) pour révéler la chlorophylle par son autofluorescence.

Dans le but de favoriser le développement de thalles, nous avons procédé à des « incubations » de lamelles couvre-objet recouvertes d'eau de prélèvement et disposées dans des boîtes de Petri ; nous avons placé ces boîtes de Petri auprès de la même fenêtre que les bocaux d'échantillonnage, et suivi le développement des thalles sur les lamelles « incubées » à l'aide d'un microscope inversé (Leica DMIL).

PREMIÈRES OBSERVATIONS D'UNE ALGUE ÉNIGMATIQUE

Ses cellules sont dotées de très longs pseudoflagelles (jusqu'à 1 mm). Nos observations révèlent souvent la présence d'un stigma rouge. Le stade monocellulaire de notre algue est de forme arrondie, alors que les stades multicellulaires (2-4-8 cellules) deviennent réniformes. Les photos de la figure 1 montrent les formes sous lesquelles nous l'avons découverte en 2018 et retrouvée régulièrement par la suite.

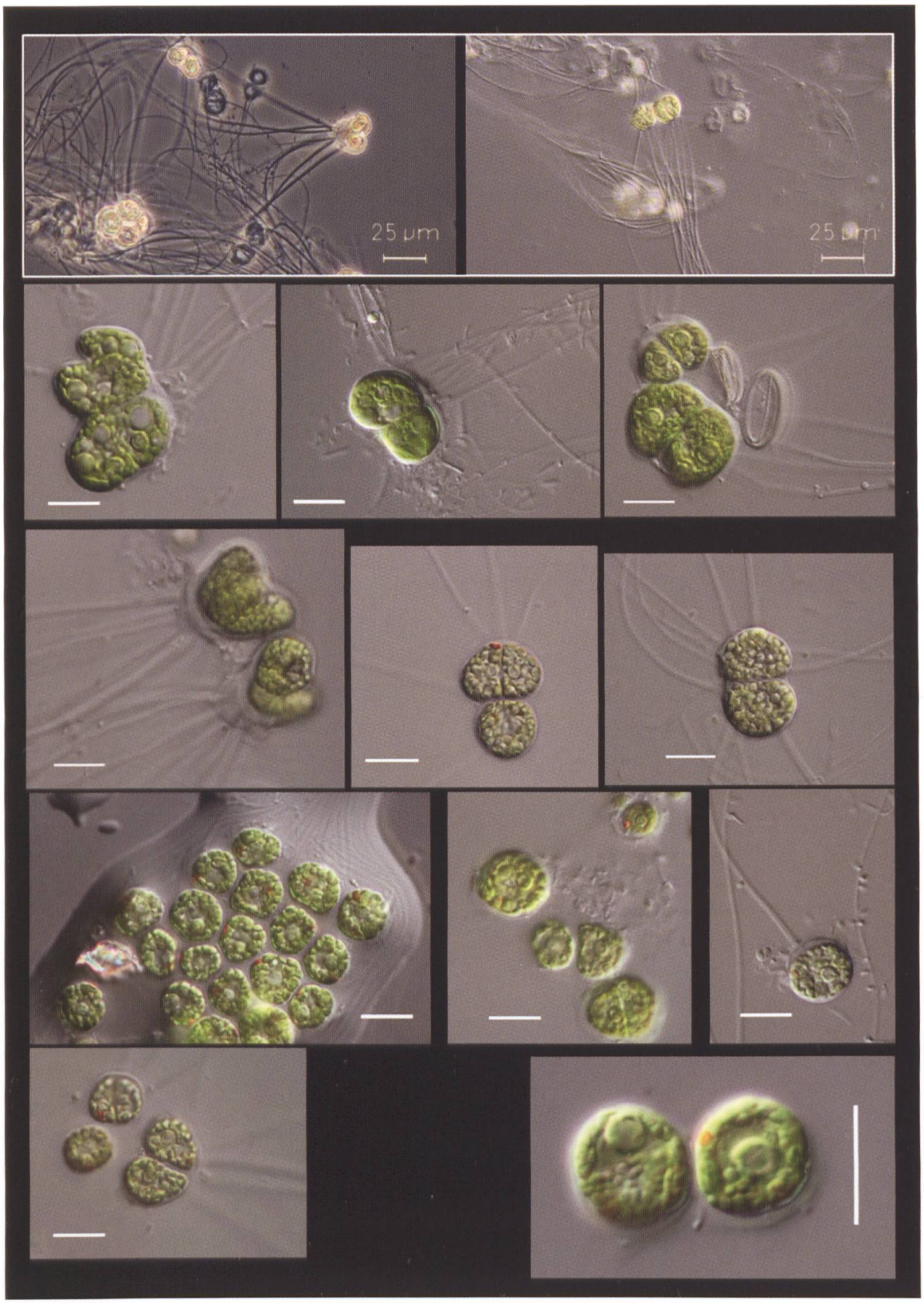

Figure 1. Notre algue verte énigmatique à longs pseudoflagelles. Observations de gouttes d'eau prélevées de différents bocaux. Barres d'échelle aux dimensions non spécifiées : 10 µm.

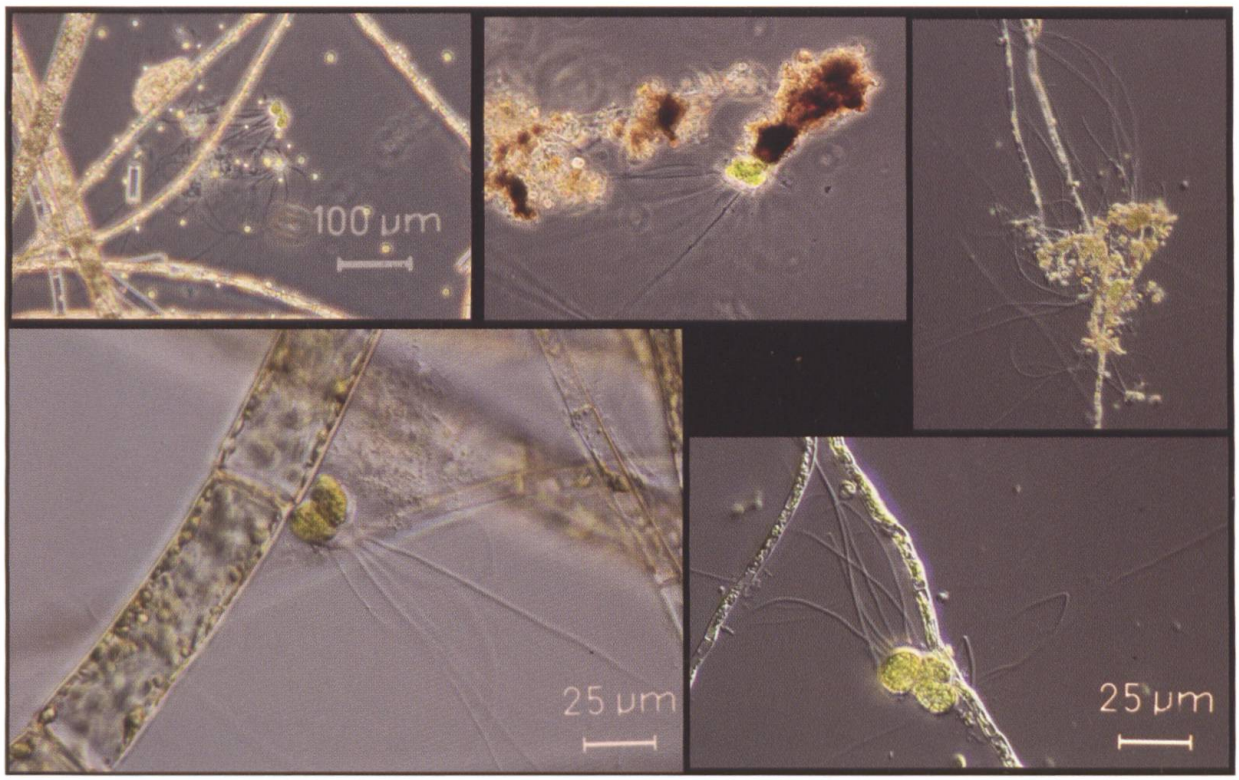

Figure 2. Algue au stade juvénile avec de longs pseudoflagelles, fixée sur différents substrats.

Soulignons ici que nous n'avons jamais vu notre algue lors des observations effectuées immédiatement après les prélèvements. Nous ne l'avons trouvée dans nos échantillons qu'après des délais de trois semaines ou plus.

OBSERVATIONS SUCCESSIVES ET DISCUSSION

Découverte de la nature épiphyte de notre algue

La forme sous laquelle cette algue a attiré notre attention était une forme libre (i.e., non fixée sur un substrat) dans le milieu aqueux. Ce n'est qu'après la découverte de formes adnées, dont nous avons retrouvé des exemples également dans nos archives photographiques (fig. 2), ainsi que de thalles en rosettes, qu'un tableau plus complet de cet organisme s'est révélé. Nous pouvions alors mettre en corrélation les formes libres et les formes en rosettes, et formuler l'hypothèse que ces formes libres, celles qui nous avaient interpellés dès 2018, étaient en réalité des stades juvéniles non encore fixés d'une algue épiphyte. Nous disposions dès lors d'une nouvelle base pour une identification de cet organisme.

L'étape décisive à la résolution de cette énigme a été franchie en avril 2022, quand, de manière surprenante, des algues vertes ont colonisé la paroi interne du bocal de l'un de nos prélèvements (fig. 3). Au cours de nos recherches, nous n'avons rencontré ce phénomène qu'une seule fois, dans ce bocal, ce qui soulève la question : pourquoi nos juvéniles pourvues de mucilage ne se sont-elles pas fixées sur la paroi des bocaux des autres prélèvements, alors que, comme d'autres auteurs, nous avons constaté qu'elles se fixaient sur des lamelles de verre, comme décrit ci-dessous ?

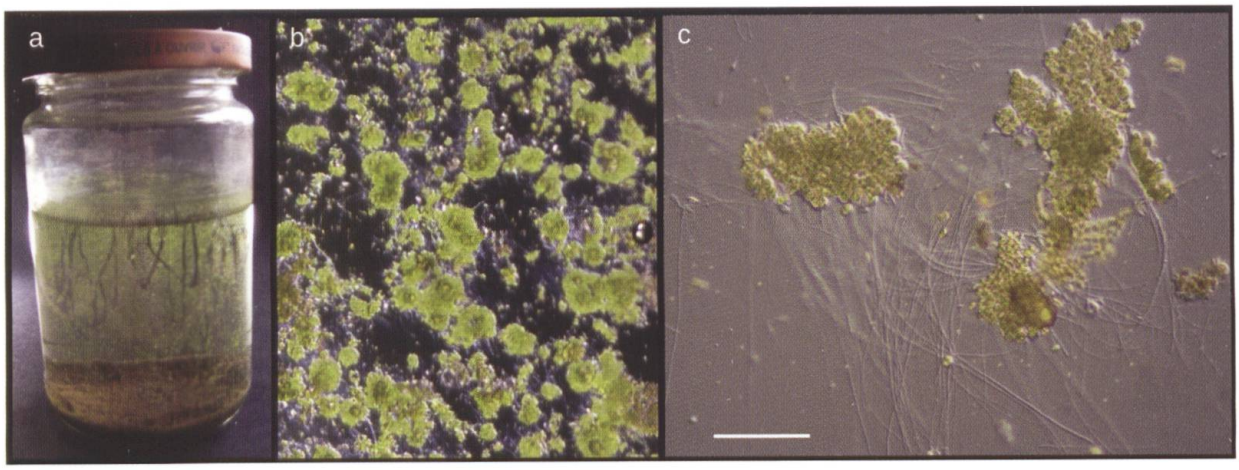

Figure 3. Prélèvement du 24 avril 2022. a) Aspect du bocal au 26 mai 2022. Les traces sont dues aux prélèvements par grattage de la face interne du bocal ; b) Macrophotographie du bocal ; c) Microphotographie à faible grossissement de thalles obtenus par grattage de la face interne du bocal. Échelle : 100 µm.

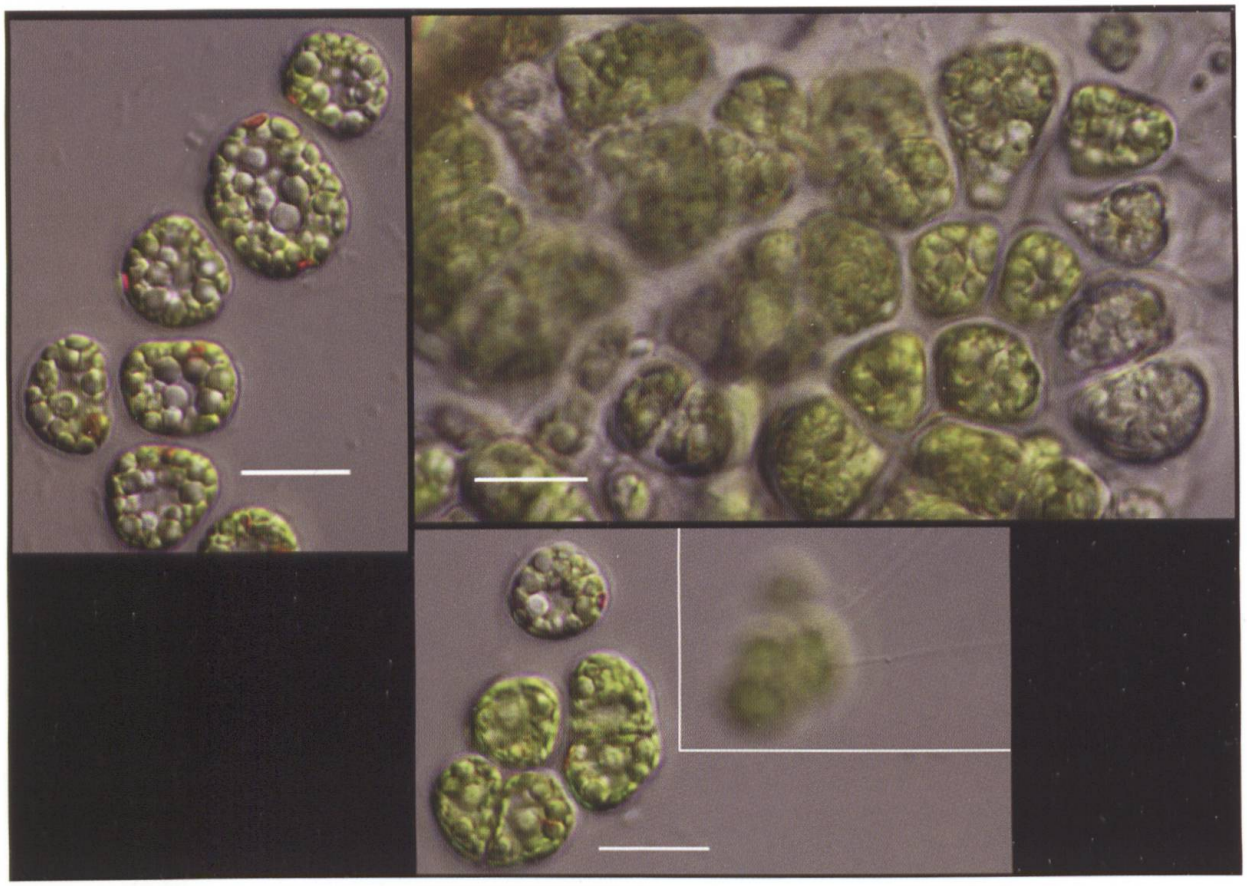

Figure 4. Stades juvéniles mono-, et multicellulaires obtenus par grattage du haut du bocal le 28 mai 2022. Les formes monocellulaires possèdent une tache oculaire (stigma). Le thalle en rosette (vue partielle) a été observé plus tard, le 6 juin. L'encart montre les pseudoflagelles du même groupe de cellules après la modification du plan focal. Échelle : 10 µm.

L'observation au microscope à fort grossissement d'un échantillon obtenu par grattage de la paroi interne de ce bocal a révélé la présence de notre algue «libre» ainsi que de colonies de cellules et de thalles en rosettes (fig. 4).

Pour aboutir, il nous fallait tenter de déterminer l'algue ou les algues formant cette/ces rosette(s) et peser les arguments qui permettraient d'affirmer ou d'infirmer l'appartenance de stades juvéniles à l'un des thalles observés.

Dans ce but, nous avons «incubé» des lamelles couvre-objet déposées dans des boîtes de Petri et immergées dans de petites quantités d'eau des échantillons étudiés.

Différents thalles se sont développés après quelques jours sur ces lamelles. L'observation au microscope et l'étude de ces thalles nous ont orientés vers un nombre restreint d'espèces, à savoir *Coleochaete orbicularis* ou *C. scutata* et *Chaetopeltis orbicularis* ou *Pseudulvella americana*.

Tentatives d'identification

Parmi les diverses formations observées au cours de cette étude, deux types de thalles en rosettes (stades adultes pseudoparemchymateux) ont particulièrement retenu notre attention. Selon nos investigations, le premier correspond à *Coleochaete scutata* Bréb. ou *Coleochaete orbicularis* Bréb. et le deuxième à *Chaetopeltis orbicularis* Berthold ou *Pseudulvella americana* (Snow) Wille. Toutes ces formations se ressemblent beaucoup morphologiquement. Elles se distinguent cependant par quelques caractères comme la grandeur et l'espacement des cellules au sein de la colonie, l'épaisseur des parois intercellulaires et la présence ou l'absence de pseudoflagelles. Ces ressemblances ou différences sont souvent liées aux conditions environnementales (naturelles ou in vitro), à l'âge de la culture, à la quantité de nutriments disponibles, et constituent des sources d'incertitude. Par conséquent, une différenciation sans équivoque de ces organismes n'est pas aisée. Néanmoins, la figure 5 illustre clairement les différences entre les deux types de thalles.

Par chance, nous avons pu observer ces deux types de thalles dans une même préparation microscopique (fig. 6). Ils ont été obtenus par grattage de la face interne du bocal, sur laquelle ils se sont multipliés côte à côte. Cette observation a été faite sur le prélèvement d'avril 2022, après une période de 6 mois. Bien que de maturité très avancée, les cellules des deux thalles se distinguent toujours par une différence de taille et par l'épaisseur de leur paroi. Selon nos recherches ultérieures, l'un des deux appartient à *Coleochaete scutata* (fig. 8), l'autre à une *Chaetopeltidale*.

Différenciation entre C. orbicularis et C. scutata et exclusion de l'appartenance de nos juvéniles au genre Coleochaete

Coleochaete orbicularis et *Coleochaete scutata* sont deux espèces très semblables. *C. scutata* est l'espèce la plus répandue (John *et al.*, 2017). Les cellules de *C. scutata* sont plus grandes que celles de *C. orbicularis*. Selon Pringsheim (1860), qui a publié la première monographie du genre *Coleochaete* Bréb., les cellules de *C. scutata* mesurent 11-19x19-27 µm et celles de *C. orbicularis* 6-8x11 µm. Il faut mentionner ici que les valeurs originales de N. Pringsheim ont été reprises dans plusieurs flores des XIXe et XXe siècles, parfois avec une mésinterprétation de ses données. En effet, les mesures de N. Pringsheim étaient des fractions décimales (du système métrique), mais elles ont été interprétées ultérieurement en pouces par divers auteurs. Szymańska (1990) décrit bien ce problème : dans la première moitié du XIXe siècle, l'unité de mesure utilisée en

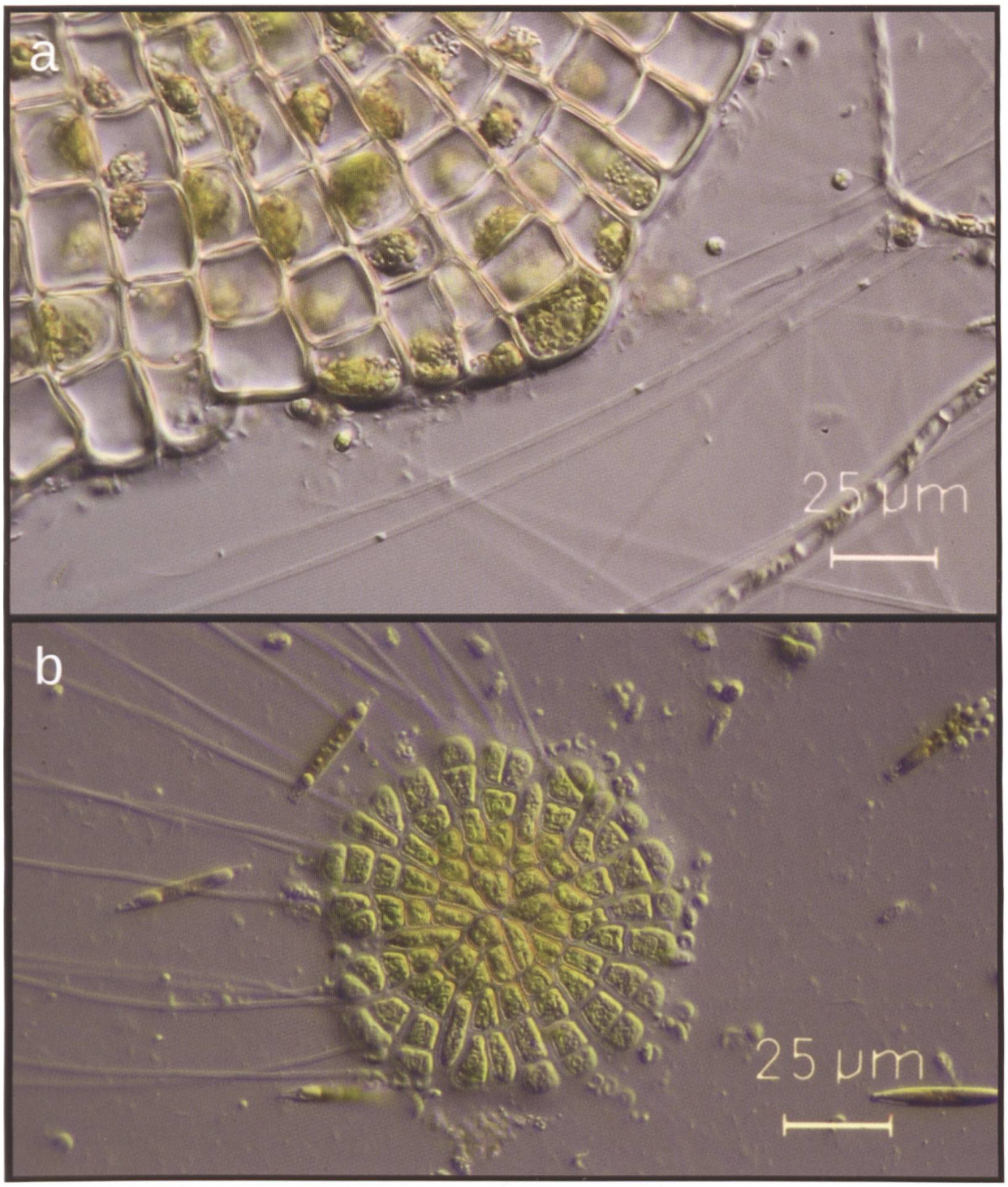

Figure 5. Deux thalles typiques à la même échelle. a) *Coleochaete scutata* ou *C. orbicularis*; b) *Chaetopeltis orbicularis* ou *Pseudulvella americana*.

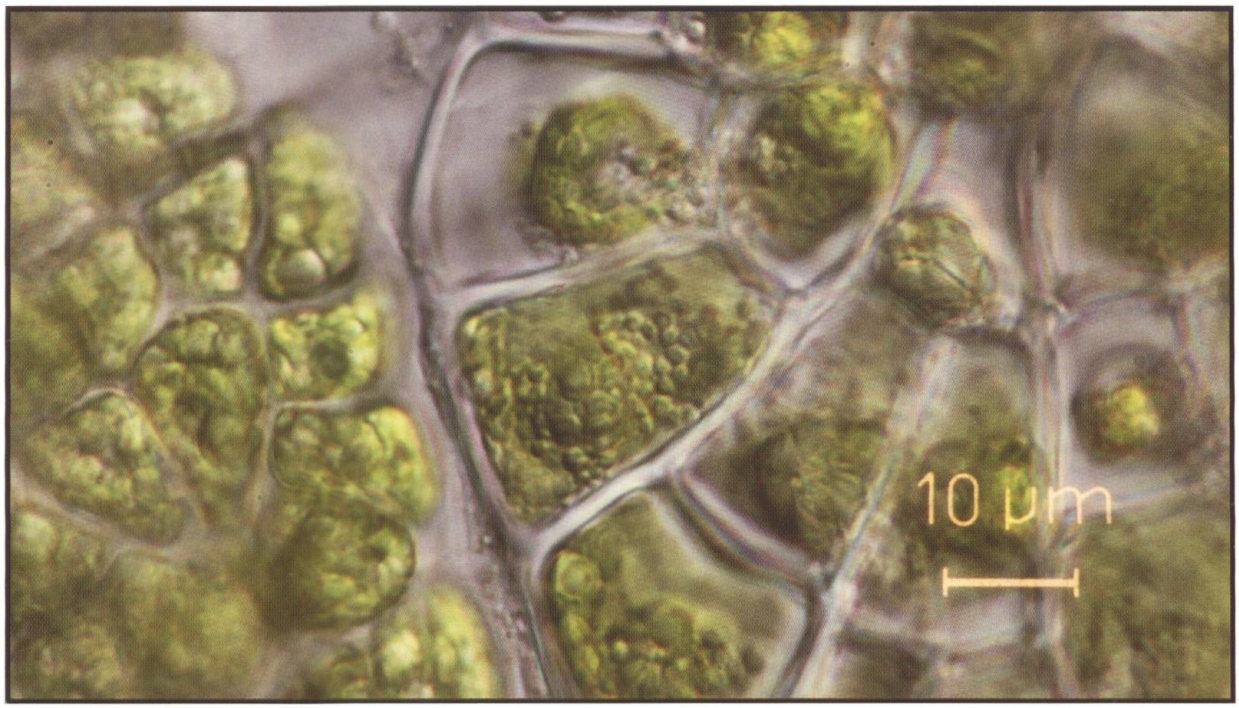

Figure 6. Deux types de thalles se sont multipliés côte à côte. À droite : thalle de *C. scutata* avec ses grandes cellules à parois épaisses (même exemplaire que présenté fig. 8). À gauche : thalle aux cellules plus petites d'une Chaetopeltidale.

Allemagne était le pouce ; dans ce pays, le système métrique a été introduit en 1868 et son usage ne s'est généralisé qu'après 1872. Les dimensions surestimées de *C. orbicularis* en raison de ces confusions d'unités ont donné lieu à de nombreuses fausses identifications dans la littérature (John *et al.*, 2017). Le travail de H. Szymańska a permis d'éliminer ces sources d'erreurs.

La figure 7 montre un thalle de *Coleochaete* qui s'est formé sur une lame de microscope immergée dans une aliquote d'un prélèvement du mois de mars 2019. L'observation date de mai de la même année. Nous en avons publié un film sur YouTube (Jenni, réf. a).

Ce thalle en forme de disque régulier avec des cellules rectangulaires ressemble à un tissu végétal. Il mesure 500 µm de diamètre. Les cellules végétatives sont très serrées et possèdent une paroi épaisse. Elles mesurent 13-20x14-23 µm. Ces dimensions correspondent à *C. scutata*. Quelques longs pseudoflagelles sont visibles. Ils sont épaissis à la base. La présence de ce type de pseudoflagelles gainés au moins sur quelques cellules est typique du genre *Coleochaete*. Il s'agit du principal caractère discriminant par rapport au genre *Chaetopeltis* qui soit visible au microscope photonique.

Revenons à notre prélèvement d'avril 2022 et à l'observation de thalles apparus sur la paroi du bocal (fig. 3, 4). Bien plus tard, à la fin octobre, nous avons retrouvé des thalles (fig. 8), dont les cellules semblaient toujours vivantes. Les épaisses parois intercellulaires, les gaines renflées de pseudoflagelles cassés et les dimensions des cellules quadrangulaires d'environ 11x22 µm, correspondaient à *C. scutata*. Ces caractères coïncidaient avec

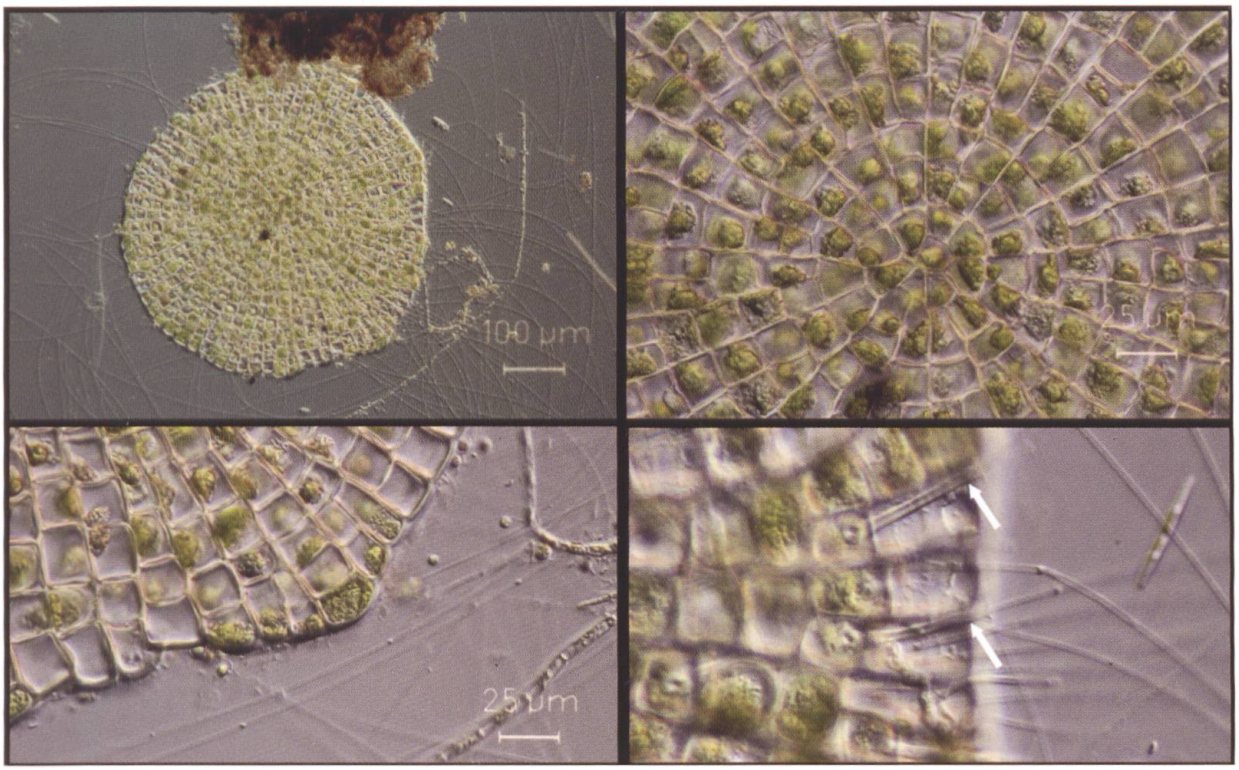

Figure 7. Thalle de *Coleochaete scutata* observé en 2019 sur une lame de microscope. Les flèches indiquent des gaines de pseudoflagelles.

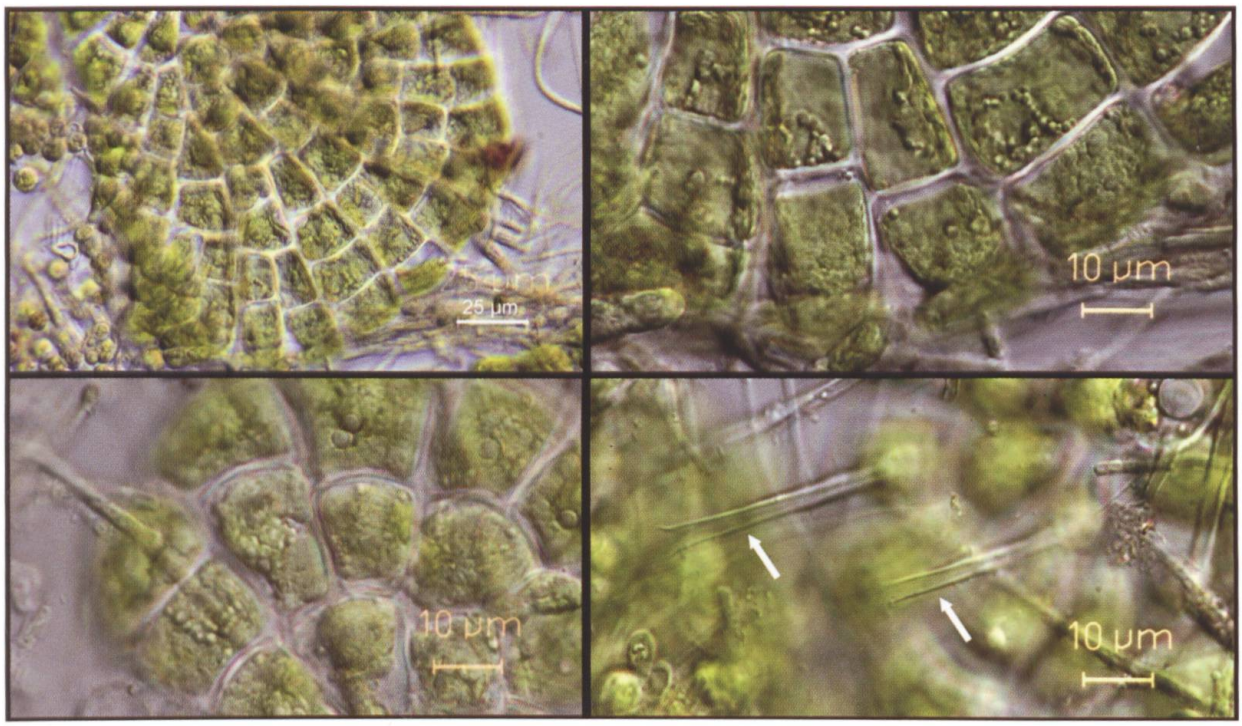

Figure 8. Thalle de *C. scutata* observé environ 6 mois après le prélèvement. Les parois cellulaires sont épaisses et des gaines renflées de pseudoflagelles sont visibles (flèches).

les descriptions de PRINTZ (1964), sauf en ce qui concerne la taille des cellules, cet auteur ayant repris les valeurs supposées être en pouces de N. Pringsheim.

De manière intéressante, les dessins de H. Printz dans cette même publication montrent clairement que les stades juvéniles de *Coleochaete* possèdent aussi un pseudoflagelle épaissi à la base (Tab. CXII, 5-6, p. 358). Ce fait est confirmé par LEE (2008) qui présente le cycle de reproduction de *C. scutata* dans son chapitre sur les *Coleochaetales* (fig. 5.25, p. 163).

SCHREIJER (1979), dans sa publication dont le titre peut se traduire par: «*Quelques Chlorophycées peu communes et spécialisées d'une tourbière tremblante de la réserve naturelle de Weerribben (NW.-Overijssel)*» effectue une démarche comparable à la nôtre. Il note la présence des différentes algues qui nous intéressent sur des lames en verre immergées dans de petites mares d'une tourbière des Pays-Bas. Il mentionne que *Coleochaete scutata* et *Chaetopeltis orbicularis* se développent facilement sur des supports artificiels plongés dans des eaux eutrophes et parfois mésotrophes.

D'après cet auteur, les cellules de *Chaetopeltis orbicularis* mesurent 7x12-14 µm, dimensions un peu inférieures à celles de *Coleochaete scutata*. Mais la différence décisive concerne les pseudoflagelles, gainés chez *Coleochaete scutata* et non chez *Chaetopeltis orbicularis*. Chez cette dernière, ils peuvent aussi être totalement absents. Ajoutons à cela que ni les zoospores ni les cellules juvéniles des *Coleochaete* ne présentent de tache oculaire (stigma) (WIKIPÉDIA, réf. b), contrairement à nos formes juvéniles.

En conclusion, la présence de stigma et l'absence de pseudoflagelles gainés chez nos cellules juvéniles présentées aux figures 1 et 2 nous obligent à écarter le genre *Coleochaete*.

De fait, nos juvéniles énigmatiques possèdent les caractères principaux de *Chaetopeltis orbicularis* et *Pseudulvella americana*. Nous pouvons donc admettre que la probabilité qu'elles appartiennent à l'une de ces deux espèces est très élevée.

Notons pour terminer que nous n'avons pas eu l'occasion d'observer des cellules juvéniles de *Coleochaete scutata*, probablement parce que ce genre ne s'est développé que rarement dans nos prélèvements.

Comparaison des thalles de nos échantillons avec les données de la littérature concernant Chaetopeltis orbicularis Bertold et Pseudulvella americana (Snow) Wille

De même que d'autres chercheurs, nous avons rencontré des thalles de *Chaetopeltis orbicularis* et/ou de *Pseudulvella americana* au cours de nos recherches. Comme eux, nous avons pu en observer certaines caractéristiques (fig. 9, 10). Bien que d'une utilité limitée pour l'identification de juvéniles, ces observations complètent le tableau de nos investigations et attestent de la difficulté de déterminer précisément ces organismes.

Le thalle de la figure 9, observé après multiplication sur une lamelle couvre-objet, mesure 83 µm de diamètre et les cellules, 4-9x5-12 µm. Les cellules sont bien séparées et se sont multipliées selon des axes radiaires réguliers. Elles possèdent de nombreux et longs pseudoflagelles sans aucun renflement à leur base. Voir la vidéo disponible sur notre liste de lecture (playlist) YouTube (JENNI, réf. c).

Cette morphologie correspond à *Chaetopeltis orbicularis* ou à *Pseudulvella americana,* mais la taille des cellules nous oriente plutôt vers *P. americana* (selon ETTL & GÄRTNER [1988], la taille des cellules de *Ch. orbicularis* étant de 10-20x20-36 µm). Cependant, l'appauvrissement en nutriments de l'eau des bocaux dans lesquels les cellules ont séjourné pourrait les

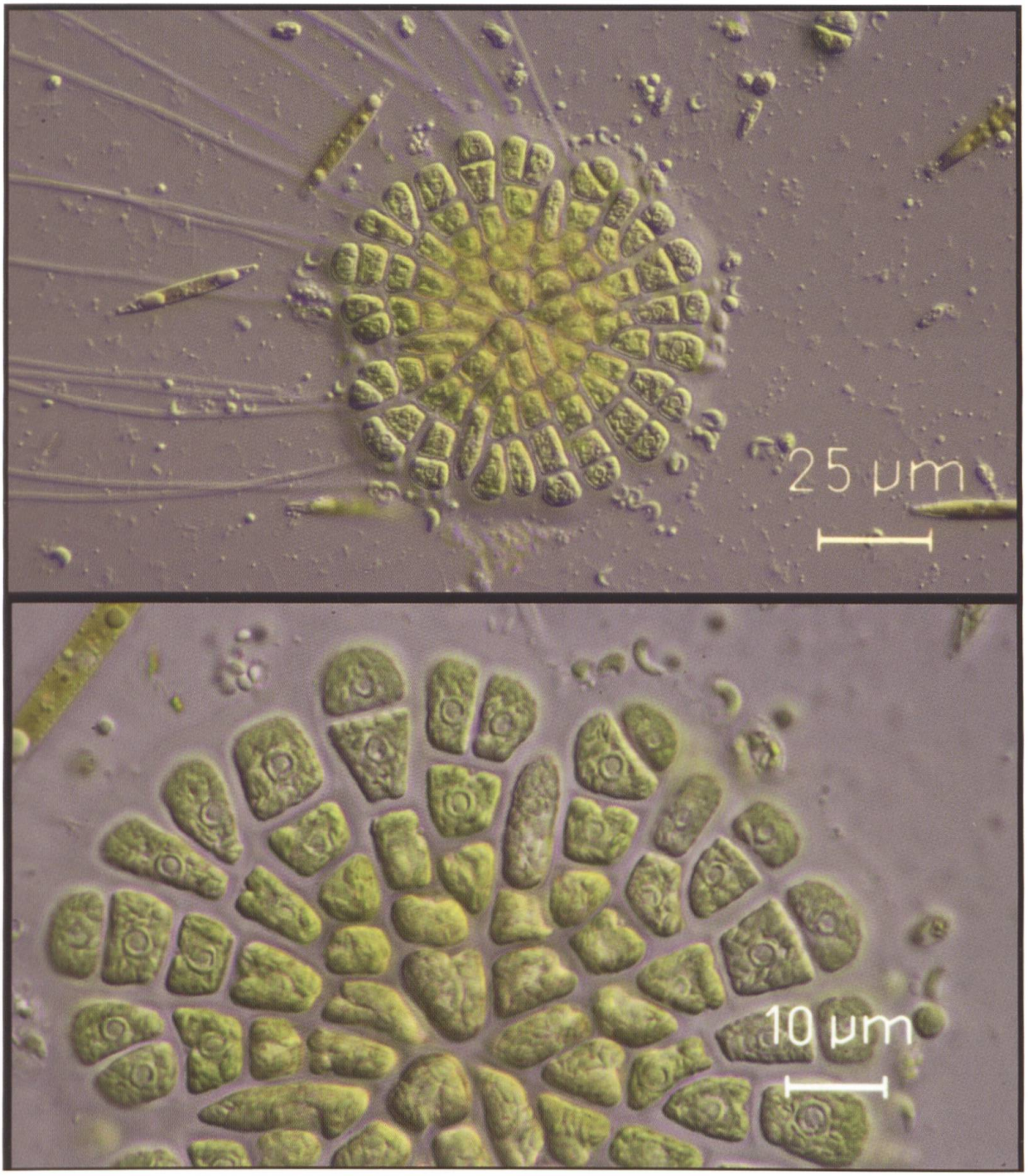

Figure 9. Thalle s'étant développé sur une lamelle couvre-objet. La disposition et la grandeur des cellules correspondent à *Pseudulvella americana*.

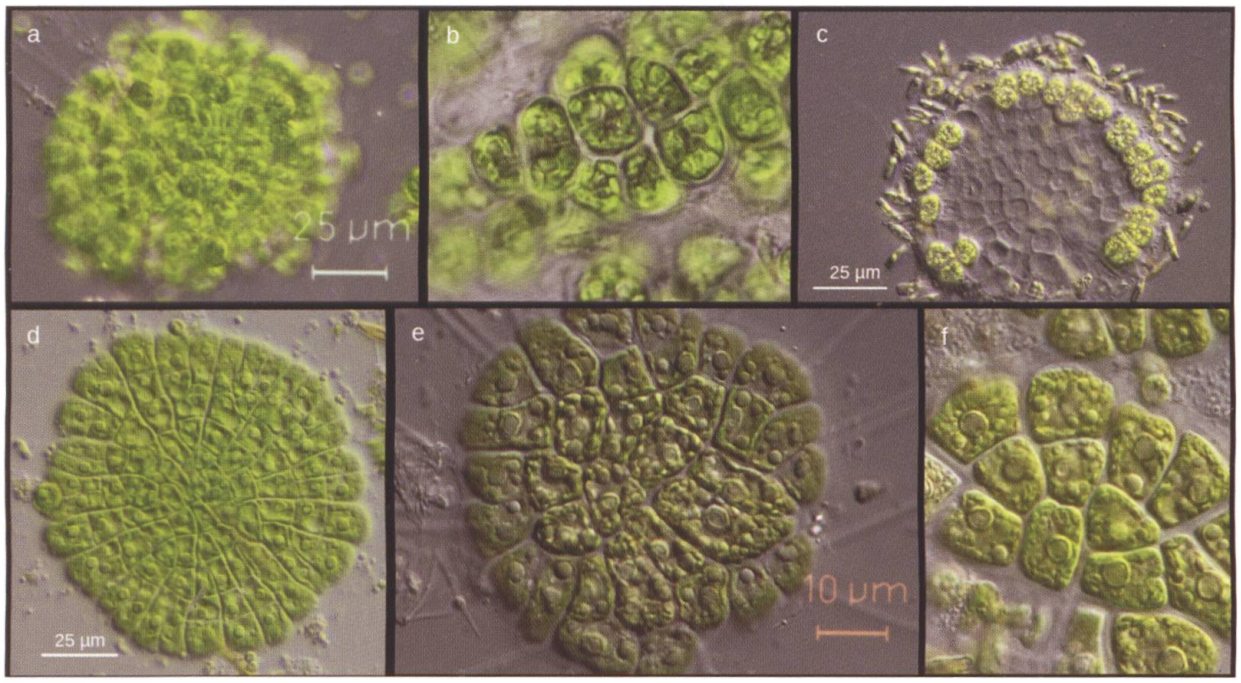

Figure 10. Différents thalles en forme de disques qui se sont développés sur des lamelles couvre-objet. a) thalle possédant plusieurs couches de cellules ; b) détail d'un thalle multicouche ; c) thalle évidé au centre après le départ des zoospores ; d, e, f) thalles présentant une seule couche de cellules. Les pseudoflagelles ne sont pas toujours visibles, parce que situés sur un plan focal différent.

avoir empêchés d'atteindre leur taille optimale. Dans le même ordre d'idées, SCHREIJER (1979) a remarqué que des colonies de *Chaetopeltis* avaient des tailles plus grandes en eau eutrophe qu'en eau mésotrophe.

La littérature concernant *Chaetopeltis orbicularis* (la seule espèce du genre) est peu abondante, et les comparaisons avec *Pseudulvella americana* encore plus rares.

Après BERTHOLD (1878), différents auteurs ont rédigé des descriptions de *Chaetopeltis*, dont MÖBIUS (1888), KORSHIKOV (1935), KORSHIKOV (1987*), PRESCOTT (1962), PRINTZ (1964), CHELUNE & WUJEK (1974), WUJEK & CHELUNE (1975), WUJEK & THOMPSON (1999).

* Note : Ce livre datant de 1987 est une traduction faite par J. W. G. Lund d'un manuscrit trouvé chez Korshikov après son arrestation en 1942 par les occupants allemands en Ukraine.

La publication de WUJEK & THOMPSON (1999) est essentielle parce que ces auteurs proposent une révision taxonomique de *Chaetopeltis orbicularis,* énumèrent les nombreuses synonymies accumulées au cours des études antérieures et décrivent les caractéristiques clefs de cet organisme. Dès l'introduction, ils reportent que cette algue, bien que méconnue, est commune, et qu'elle se multiplie comme épiphyte sur des algues filamenteuses, des brindilles ou des éléments du plancton.

Ces auteurs relèvent dans leurs cultures (avec milieu nutritif) des variations morphologiques selon le type de substrat sur lequel elle pousse. Cette dernière observation rejoint nos constatations : dans nos prélèvements et « cultures », les cellules et les thalles présentent également des variations de forme. En effet, nous n'avons trouvé des thalles multicellulaires bien formés que sur les surfaces artificielles (paroi du bocal,

lamelle couvre-objet). Les figures 9 et 10 en fournissent des exemples.

Certains auteurs ont indiqué que *Chaetopeltis orbicularis* forme des thalles «*habituellement*» monocouches (KORSHIKOV, 1987; CHOLNOKY, 1934; PRINTZ, 1964), mais que la zone centrale du thalle peut contenir plusieurs couches de cellules avant la production de zoospores (WUJEK & THOMPSON, 1999). Par contre, *Pseudulvella americana* est décrite par PRINTZ (1964) comme «*généralement multicouche au centre*» et monocouche à la périphérie. De plus, nous lisons dans la publication de SNOW (1899): «*Dans le thalle, les zoospores sont généralement formées dans la partie épaissie près du centre et rarement près du bord. Souvent, tout le centre du thalle a produit des zoospores, laissant les cellules parfaitement vides...*» (traduction de l'anglais). Nous avons observé cette configuration dans l'une de nos «cultures» sur lamelle sans pour autant tenter de l'identifier. Elle est illustrée à la figure 10 c qui montre un thalle entouré de diatomées et dont le centre est évidé.

Caractères morphologiques de nos juvéniles

Pseudoflagelles

La figure 11 montre une zoospore ainsi que des cellules au stade juvénile fixées par leur socle de mucilage à la surface d'une lamelle couvre-objet. Par la modification progressive de la focalisation sur des plans inférieurs, cette succession de photos montre que le stigma et les pseudoflagelles sont situés dans la partie basale des cellules. Cette observation contribue à confirmer notre hypothèse de départ, à savoir que les cellules qui ont attiré notre attention à l'origine de cette étude sont effectivement des cellules juvéniles issues de zoospores, puisque la fixation des zoospores à un substrat se fait par leur extrémité antérieure où sont situés leurs 4 flagelles et leur stigma (ETTL & GÄRTNER, 1988).

D'après PRINTZ (1964), le thalle forme un disque plus ou moins arrondi, qui adhère fermement aux surfaces par toute sa face inférieure grâce à une couverture de mucilage. «*Cette gaine de mucilage se transforme parfois en longues soies qui peuvent aussi être absentes.*»

Les pseudoflagelles de *Chaetopeltis orbicularis* ont été étudiés par WUJEK & CHELUNE (1975).

Ces chercheurs ont montré par microscopie électronique que *Chaetopeltis* ne possédait pas de setae correspondant à ceux de l'ordre des *Chaetophorales*. C'est pourquoi cet organisme a été déplacé dans l'ordre des *Chaetopeltidales*.

La figure 12 montre une gaine mucilagineuse dont les cellules ont disparu. Cette image révélatrice démontre clairement que les pseudoflagelles sont formés à partir de la gaine de mucilage. PRESCOTT, 1962, mentionne ce fait pour *Chaetopeltis orbicularis* et *Pseudulvella americana* Wille 1911 et précise bien que ces «*setae*» ne sont pas issus des parois cellulaires et qu'ils sont souvent absents.

Ces pseudoflagelles sont très longs et deviennent progressivement plus fins en direction de leur extrémité (fig. 13). Leur souplesse peut être observée sur les vidéos (JENNI, réf. c).

Les juvéniles monocellulaires possèdent le plus souvent 1 ou 2 pseudoflagelles, parfois plus. Leur nombre exact ne peut être déterminé que chez les jeunes cellules des colonies et ils peuvent aussi être totalement absents (KORSHIKOV, 1987). Dans nos échantillons, les formes multicellulaires possèdent toujours des pseudoflagelles, et les formes monocellulaires n'en sont que rarement dépourvues.

Rappelons que nos juvéniles provenaient principalement de prélèvements dépourvus d'éléments végétaux susceptibles de fournir une surface propice à leur développement.

Nous touchons ici à un point crucial quant à l'originalité de notre travail. En effet, bien que non fixées, les formes à 1, 2, 4 ou 8 cellules

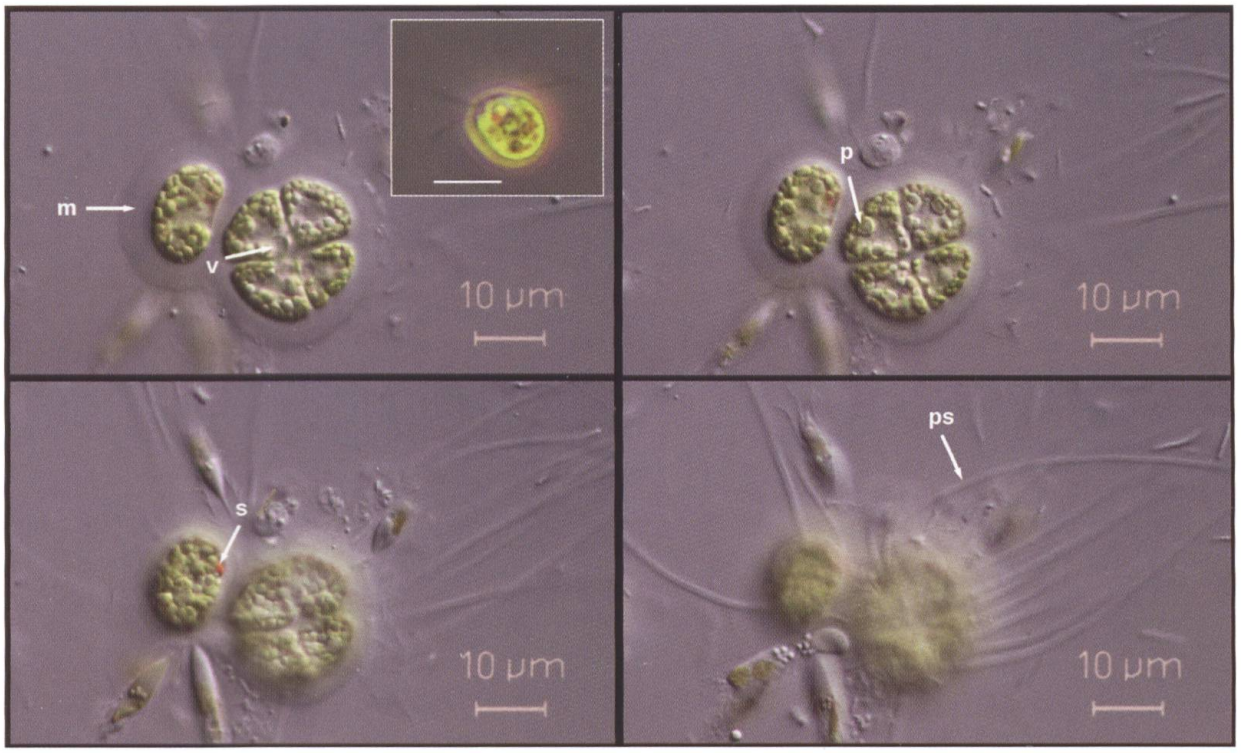

Figure 11. Cellules juvéniles fixées sur une lamelle par leur assise mucilagineuse (m). La mise au point passant de plans supérieurs à inférieurs permet de visualiser les vacuoles pulsatiles (v), les pyrénoïdes (p), le stigma (s), et les pseudoflagelles (ps). L'encart montre une zoospore quadriflagellée (échelle : 10 µm).

Figure 12. Pseudoflagelles issus d'une gaine mucilagineuse adhérente. Échelle : 10 µm.

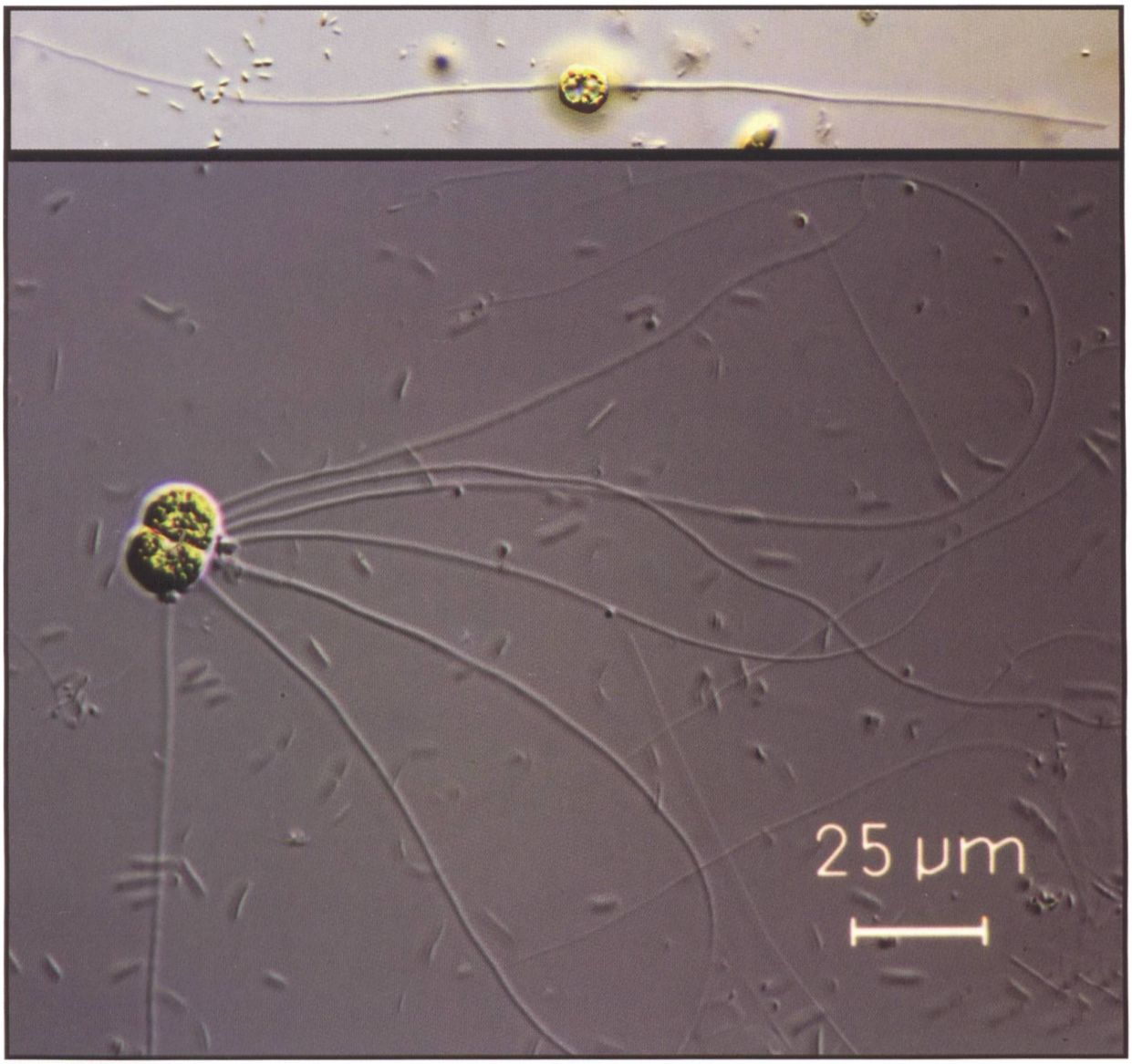

Figure 13. Cellules juvéniles munies de pseudoflagelles. L'image du haut est une superposition de deux plans focaux d'un stade monocellulaire.

qui nous ont interpellés à l'origine de cette étude, étaient entourées de mucilage et pourvues de pseudoflagelles !

Or, dans la littérature (Korshikov, 1935 ; Wujek & Thompson, 1999), le cycle des *Chaetopeltidales* est ainsi décrit : les cellules au stade juvénile résultent de la germination de zoospores mobiles. Dès leur libération à partir d'un thalle, ces dernières, flagellées, se mettent à nager en s'orientant grâce à leur stigma et vont se fixer sur un substrat. Elles produisent alors du mucilage et des pseudoflagelles, et commencent leurs divisions pour former un nouveau thalle. Ayant perdu son utilité, leur stigma disparaît ou se retrouve à la base des cellules, difficilement visible.

Nous n'avons trouvé qu'une mention de stades juvéniles libres avec pseudoflagelles et mucilage dans la littérature (WUJEK & THOMPSON, 1999, fig. 1-3).

Les pseudoflagelles sont connus pour être des organes de captage de nutriments, en particulier de phosphate. Comme nous n'avons jamais ajouté de milieu nutritif dans les bocaux de prélèvements, les nutriments subsistant dans l'eau des échantillons ont probablement été en grande partie consommés par la microflore pendant le délai nécessaire à l'apparition de nos formes juvéniles. De longs pseudoflagelles étaient alors susceptibles d'accroître l'efficacité de captage de nutriments par ces cellules. Après avoir démontré par des analyses phylogénétiques que *Dicranochaete reniformis* fait partie des *Chaetopeltidales*, CAISOVÁ (2016) a cultivé cette algue en présence de différentes concentrations de phosphate. Elle a montré que la surface (c.-à-d. la longueur) des pseudoflagelles de *Dicranochaete reniformis* est corrélée à la disponibilité du phosphate. La surface des pseudoflagelles augmente de plus de 10x si l'on diminue la concentration de phosphate de 0,15 mM à 0 mM.

Chloroplastes et pyrénoïdes

Chaque cellule contient un chloroplaste en forme de coupe et un gros pyrénoïde central (fig. 14). La chlorophylle peut être concentrée dans les parties apicales des lobes pariétaux, ce qui peut engendrer l'apparence de plusieurs chloroplastes discoïdaux. C'est la raison pour laquelle BERTHOLD (1878) a décrit de nombreux chloroplastes pariétaux dans la diagnose initiale.

CHELUNE & WUJEK (1974) ont étudié l'ultrastructure des pyrénoïdes de *Chaetopeltis*. Ils ont trouvé que cet organite est divisé en deux hémisphères séparés par un lumen, ouverture cytoplasmique avec une double membrane discoïdale. Cette configuration des pyrénoïdes est différente chez les autres algues vertes (ETTL & GÄRTNER, 1988).

Bien plus récemment, ROBISON *et al.* (2022) ont décrit un nouveau taxon de *Chaetopeltidale* (*Gormaniella terricola gen. et sp. nov.*) dont les pyrénoïdes sont traversés par un canal cytoplasmique, d'une manière similaire à ceux de *Chaetopeltis*. Étonnamment, ils montrent dans leur figure 1A des cellules ressemblant fortement

Figure 14. Chaque cellule contient un chloroplaste et un gros pyrénoïde. Ici, des stades juvéniles de 1, 2 et 4 cellules. S : stigma ; P : pyrénoïde ; C : chloroplaste ; L : lumen. Échelle : 10 µm.

à nos stades juvéniles ainsi qu'une vue supposée d'un canal traversant un pyrénoïde. Nous n'avions pas imaginé pouvoir distinguer une telle ultrastructure avec un microscope photonique en contraste interférentiel. Pourtant, lors d'observations plus attentives, nous avons pu voir, nous aussi, une ligne traversant les pyrénoïdes (lumen, fig. 14). Voir également les vidéos (JENNI, réf. c).

Par surcroît, ces auteurs, ainsi que CHELUNE & WUJEK (1974) et KORSHIKOV (1935), indiquent que de l'amidon entoure les pyrénoïdes de *Chaetopeltis* et que cette substance est répartie dans tout le chloroplaste. Nous avons procédé à une coloration au Lugol dilué. Le résultat (fig. 15) confirme la présence d'amidon autour des pyrénoïdes, ainsi que celle de granules d'amidon répartis dans le cytoplasme.

Noyaux

PRINTZ (1964) indique que les noyaux sont cachés par les gros pyrénoïdes et KORSHIKOV (1987) précise que le noyau est situé en position centrale. Comme le décrit cet auteur, les cellules sont le plus souvent remplies de « granules ». C'est pourquoi nous n'avons pas pu en distinguer les noyaux dans nos préparations. Cependant, après addition de DAPI et observation en fluorescence (fig. 16), il nous a

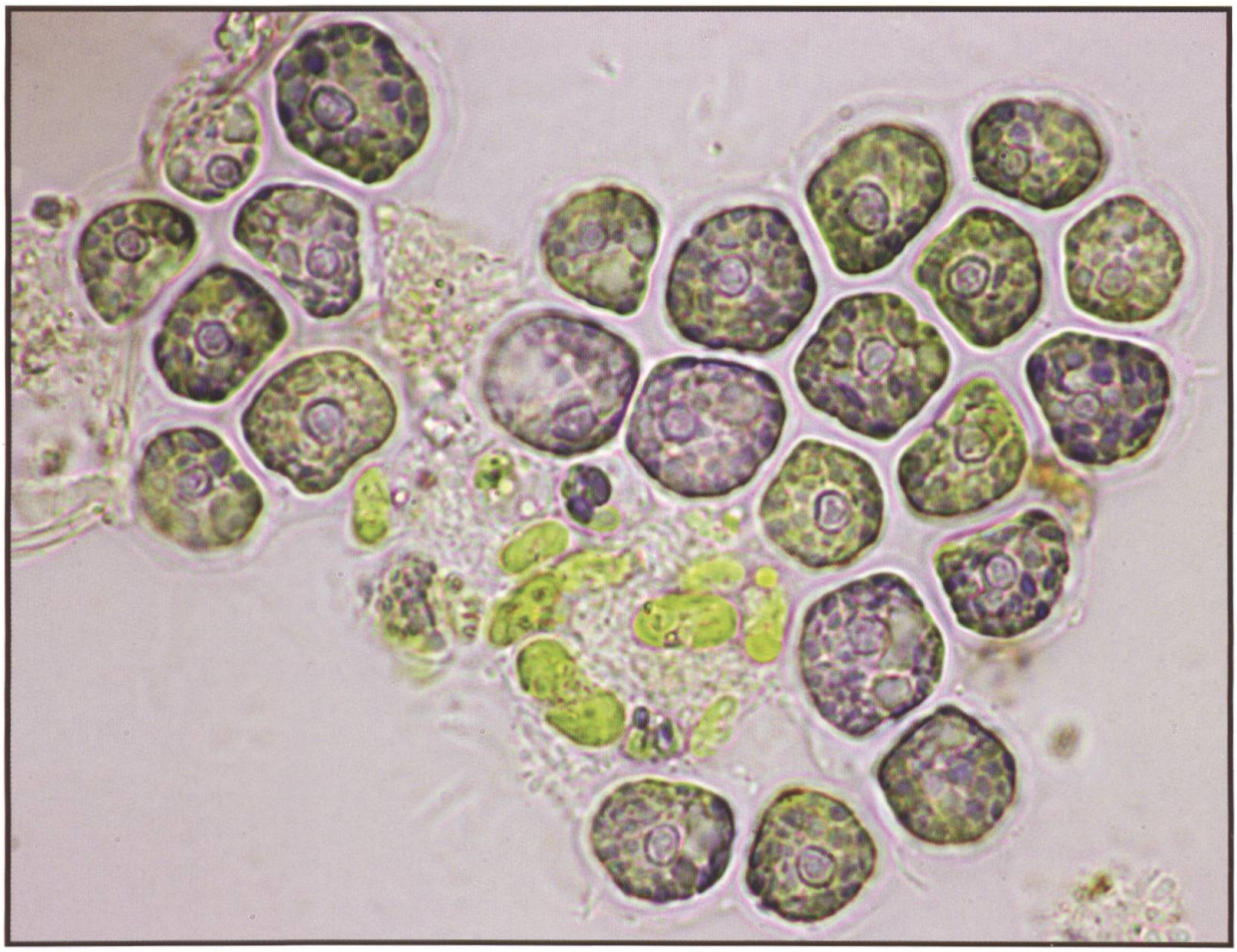

Figure 15. Coloration au Lugol révélant la présence d'amidon en violet (anneaux autour des pyrénoïdes et granules).

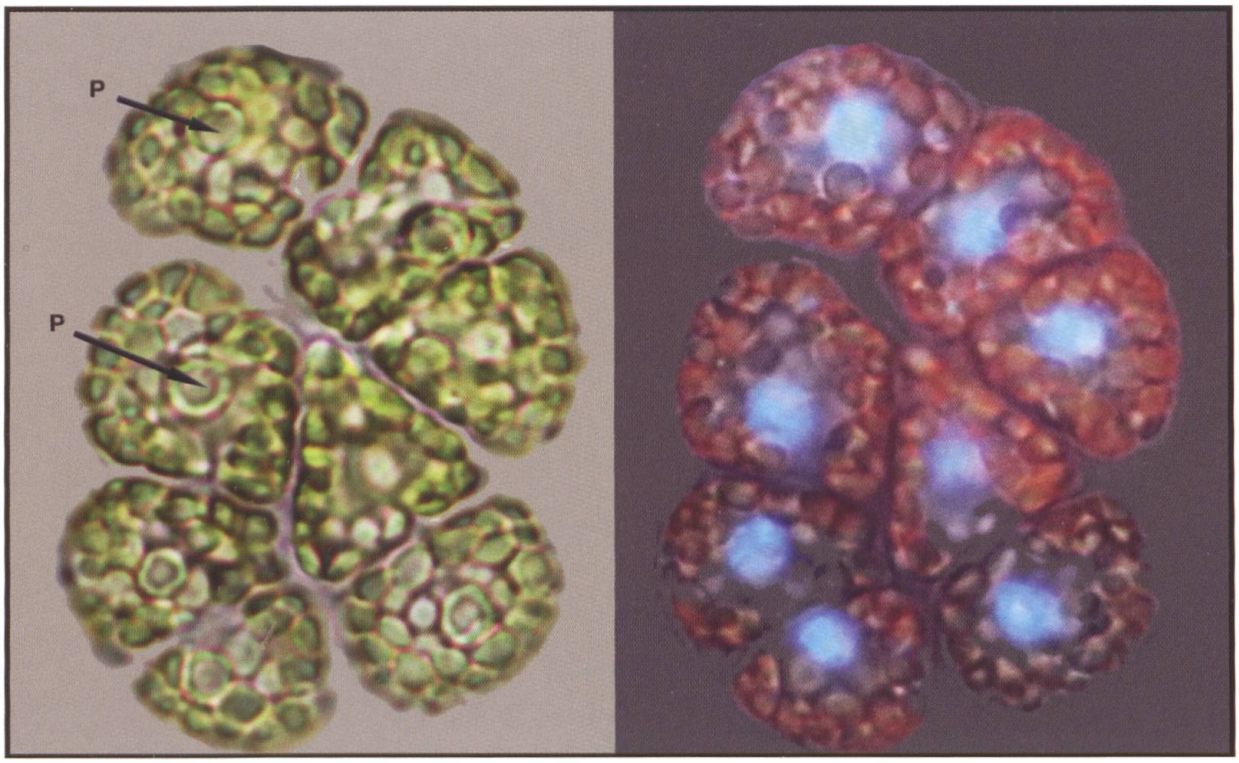

Figure 16. Coloration au DAPI. L'ADN des noyaux fluoresce en bleu et l'autofluorescence de la chlorophylle est rouge. P : pyrénoïde.

été possible de démontrer que les cellules sont effectivement mononucléées, et les noyaux situés à proximité des pyrénoïdes.

Vacuoles pulsatiles

Chaque cellule contient 2 vacuoles pulsatiles (Korshikov, 1935 ; Ettl & Gärtner, 1988 ; Wujek & Thompson, 1999). Quand elles sont peu actives, voire complètement inactives, elles sont difficiles à visualiser.

La figure 17 montre quelques exemples de doubles vacuoles pulsatiles. Leurs contractions peuvent être synchrones ou non.

Sommes-nous en présence de Chaetopeltis orbicularis ou de Pseudulvella americana ?

Sanchez-Puerta *et al.* (2006) ont décrit l'histoire du genre *Pseudulvella* et de l'espèce *Pseudulvella americana* d'une manière approfondie. Ils ont étudié en détail les aspects morphologique, ultrastructurel et moléculaire de cette algue. Ils ont aussi établi des comparaisons avec *Chaetopeltis orbicularis*. En résumé, leurs résultats indiquent que *Pseudulvella americana* ressemble énormément à *Chaetopeltis orbicularis*, et leurs analyses phylogénétiques montrent que ces deux taxons forment un groupe monophylétique (clade).

Néanmoins, ces auteurs mentionnent quelques caractères qui peuvent nous aider à préciser notre diagnose.

Par exemple, ils reportent des tailles de 5-10x8-17 µm pour *P. americana,* et mentionnent que les cellules de *Ch. orbicularis* sont plus grandes, sans pour autant indiquer leurs dimensions. Nous basant sur leur figure 5, nous avons déterminé que

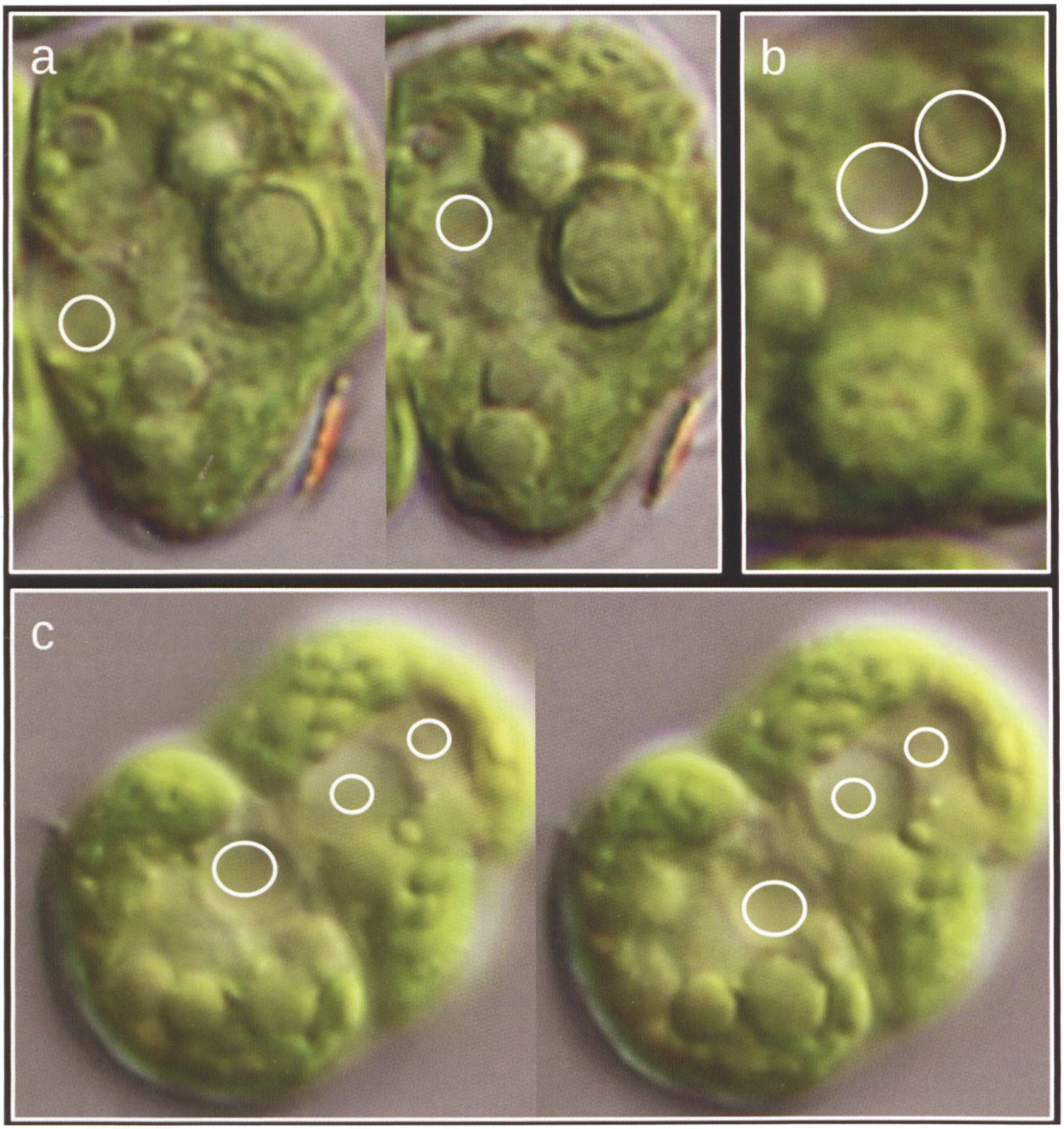

Figure 17. Cellules montrant deux vacuoles pulsatiles dilatées en même temps ou successivement.
a) Deux images d'une même cellule prises à des moments successifs montrant deux vacuoles pulsant de manière asynchrone.
b) Une cellule avec deux vacuoles pulsant de manière synchrone.
c) Deux images de deux cellules prises à des moments successifs. Les deux cellules possèdent deux vacuoles pulsatiles, mais ont une synchronicité différente.

les cellules de *Ch. orbicularis* mesurent 10-18x11-26 µm. PRESCOTT (1962) spécifie dans sa clef de détermination un diamètre de 8-12 µm pour les cellules de *Chaetopeltis americana* (Snow) Collins 1909, espèce acceptée comme *Pseudulvella americana* (Snow) Wille 1911, et de 15-20 µm pour *Ch. orbicularis*. Quant à ETTL & GÄRTNER (1988), ils indiquent 10-20x20-38 µm pour cet organisme.

Nous avons mesuré les cellules de quatre thalles en rosette et d'une vingtaine de cellules au stade juvénile. En ne considérant que les valeurs extrêmes, nous obtenons 4-14x5-18 µm, ce qui nous oriente vers *Pseudulvella americana*.

Cependant, si SANCHEZ-PUERTA *et al.* (2006) ont décelé par microscopie électronique une vacuole contractile dans les zoospores de *P. americana*, ils affirment que les cellules végétatives n'en possèdent pas.

De plus, ils n'ont pas observé de pseudoflagelles chez cet organisme et pensent pouvoir affirmer que si des pseudoflagelles sont parfois présents, ils sont beaucoup moins fréquemment exprimés que chez *Chaetopeltis*.

Il est particulièrement intéressant de noter que ces mêmes auteurs présentent des photographies de formes juvéniles (*germlings*) de *P. americana* fixées sur une surface qui ressemblent beaucoup aux nôtres, excepté l'absence de pseudoflagelles. Il est possible qu'une mise en culture sur milieu nutritif en soit la cause. Or, comme l'a montré CAISOVÁ (2016), plus le milieu est pauvre en phosphate, plus les pseudoflagelles de *Dichranochaete reniformis* sont développés. L'absence de pseudoflagelles chez les juvéniles étudiés par Sanchez-Puerta pourrait être due au fait que ces auteurs ont travaillé à partir de cultures en milieu nutritif. En ce qui nous concerne, nous n'avons utilisé que de l'eau minérale pour compléter ou repiquer nos «cultures», afin de reproduire des conditions les plus proches possibles du milieu naturel.

Nous trouvons chez KORSHIKOV (1987) le dessin (fig. 63c) d'un stade bicellulaire qui s'est développé à la surface de l'eau, dessin qui a été repris par ETTL & GÄRTNER (1988). Rappelons que le manuscrit de Korshikov date d'avant 1942 et non de 1987. Plus récemment, nous trouvons chez WUJEK & THOMPSON (1999, figures 1-3) quelques photographies de juvéniles «*en cours de division cellulaire et de production de pseudocils*», ainsi que de quelques cellules «*avec des gaines gélatineuses ayant chacune deux pseudocils ou plus*».

Cette dernière publication, qui présente des photographies à faibles grossissements, ne permet pas d'observer la morphologie des cellules. Cependant, ces auteurs ont montré différents stades de développement de cette espèce, parmi lesquels des cellules juvéniles à 1, 2, 4 cellules possédant de très longs pseudoflagelles, formes semblables à celles qui nous ont interpellés pendant plusieurs années.

D'après leur taille, nos cellules juvéniles correspondent à *Pseudulvella americana*, mais la présence de vacuoles pulsatiles et la présence constante de pseudoflagelles plaident plutôt pour *Chaetopeltis orbicularis*.

Écologie

Selon les auteurs consultés, le genre *Chaetopeltis* a été trouvé dans divers biotopes d'eaux douces méso- ou eutrophes, étangs, rivières (KORSHIKOV, 1987; BERTHOLD, 1878; COLLINS, 1909; ETTL & GÄRTNER, 1988; WUJEK & THOMPSON, 1999) et mares de tourbières (KORSHIKOV, 1987; SCHREIJER, 1979). Nous avons découvert notre algue dans un étang probablement eutrophe, ce qui concorde avec les indications de la littérature.

Coleochaete et *Chaetopeltis* se côtoient souvent dans les mêmes environnements, comme c'est le cas dans notre étang. M. Schreijer a trouvé ces deux genres dans des mares de

tourbières tremblantes. Le pH des eaux de ces mares fluctuait entre 5,0 et 6,6. L'eau de notre étang a un pH plutôt alcalin : 7,5 (JENNI & STRAUB, 2021) et 8,3 mesuré en 2022 par le Service de l'énergie et de l'environnement (SENE), ce qui semble indiquer que ces organismes sont capables de s'adapter à des fluctuations de pH importantes.

Quant à *Pseudulvella americana*, seule espèce d'eau douce du genre *Pseudulvella* (PRINTZ, 1964), elle a fait l'objet de peu d'études. Il n'y a cependant pas de raison que ses caractéristiques écologiques soient différentes de celles de *Chaetopeltis*, ces algues évoluant dans les mêmes milieux.

CONCLUSION

Ce travail relate la découverte d'une *Chlorophyceae* à longs pseudoflagelles dans un étang de Suisse romande et son identification la plus probable. Il se réfère à une documentation filmée de cet organisme, dont les vidéos sont présentées sur une chaîne YouTube, et s'inscrit dans le cadre d'observations de la microflore de ce biotope sur plusieurs années. Ne trouvant aucune correspondance entre nos observations de cette algue et les descriptions de la littérature, nous avons émis l'hypothèse qu'il s'agissait de stades juvéniles d'une algue épiphyte, hypothèse confirmée par la suite. Nous avons alors pu entreprendre une recherche d'identification méticuleuse basée sur les caractères morphologiques et intracellulaires, qui nous a permis d'exclure *Coleochaete* et d'aboutir avec une grande probabilité à *Chaetopeltis orbicularis*. Nous sommes toutefois conscients de la proximité taxonomique de cette espèce et de *Pseudulvella americana*, et à notre avis la question subsiste de l'appartenance de ces deux algues à une même espèce, les variations de leurs caractères pouvant être attribués aux différentes conditions de leurs biotopes.

Ce travail est original à plusieurs titres :

- la découverte de formes juvéniles libres ayant sécrété du mucilage et pourvues de pseudoflagelles. Si les descriptions des formes adnées de cet organisme sont assez nombreuses dans la littérature, ses stades juvéniles n'y sont pratiquement pas mentionnés. Les rares publications qui parlent de ces formes n'en proposent que quelques dessins ou photographies peu explicites qui ne permettent aucune identification. Au contraire, les photographies et films de notre travail mettent en lumière des éléments morphologiques et cytologiques détaillés ;
- la documentation filmée qui rend compte des nombreuses observations microscopiques effectuées ;
- la méthode consistant à maintenir des échantillons vivants sur de longues périodes dans leur milieu d'origine (sans ajout de milieu nutritif), méthode ayant permis le suivi des différents stades de développement de notre organisme.

BIBLIOGRAPHIE

BERTHOLD, G. 1878. Untersuchungen über die Verzweigung einiger Süsswasseralgen. *Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akad, der Naturforscher* 40(5): 167-230.

BOURRELLY, P. 1966. Les algues d'eau douce: initiation à la systématique. *Tome I, Les Algues Vertes. N. Boubée & Cie. Paris.*

CAISOVÁ, L. 2016. *Dicranochaete* – an enigmatic green alga with surprising adaptive capabilities. *Phycologia* 55(2): 219-229.

CHELUNE, P. & WUJEK, D. E. 1974. An ultrastructural study of pyrenoids in *Chaetopeltis sp.* (*Chlorophyceae, Tetrasporales*). *Phycologia* 13(1): 27-30.

CHODAT, R. 1902. *Algues vertes de la Suisse. K. J. Wyss (Ed). Berne.*

CHOLNOKY, B. J. 1934. Über Bau und Entwicklung der Alge *Chaetopeltis orbicularis. Österreichische Botanische Zeitschrift* 83(3): 187-213.

COLLINS, F. S. 1909. The green algae of North America. *Tufts Coll. Stud.* 2: 79-480.

ETTL, H. & GÄRTNER, G. 1988. Süsswasserflora von Mitteleuropa. *Band 10 – Chlorophyta II. G. Fischer. Jena.*

JENNI, B. & STRAUB, F. 2021. Note algologique 4: Observation de *Ochromonas crenata* Klebs (*Chrysophyceae*) dans l'étang de Paradis Plage à Colombier (lac de Neuchâtel). *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat.* 141: 95-109.

JOHN, D. M., WHITTON, B. A. & BROOK, A. J. (eds). 2017. *The Freshwater Algal Flora of the British Isles: An Identification Guide to Freshwater and Terrestrial Algae* (Second Edition). *Cambridge University Press. Cambridge.*

KORSHIKOV, A. A. 1935. On the taxonomic position of *Chaetopeltis orbicularis. Univ. Charkov Trav. Inst. Bot.* 1(1): 13-19.

KORSHIKOV, O. A. 1987. *The Freshwater Algae of the Ukranian SSR. Vol. 5.* Subclass *Protococcineae*: *Vacuolales* and *Protococcales. Bishen Singh Mahendra Pal Singh & Koeltz Scientific Books. Dehradun & Oberreifenberg.*

LEE, R. E. 2008. *Phycology. Cambridge University Press. Cambridge.*

PASCHER, A. 1915. Die Süsswasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. *Heft 5 – Chlorophyceae II. G. Fischer. Jena.*

PRESCOTT, G. W. 1962. *Algae of the western Great Lakes area. Brown Co (Publisher). Dubuque.*

PRINGSHEIM, N. 1860. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. III. Die Coleochaeteen. *Jahrb. wiss. Bot.* 2: 1-38.

PRINTZ, H. 1964. Die Chaetophoralen der Binnengewässer. *Hydrobiologia* 24: 1-376.

ROBISON, T., NELSON, J. M., HAUSER, D. A., LEWIS, L. A. & LI, F.-W. 2022. Dynamic plastid and mitochondrial genomes in *Chaetopeltidales* (*Chlorophyceae*) and characterization of a new chlorophyte taxon. *American Journal of Botany* 109(6): 939-951. https://doi.org/10.1002/ajb2.16015

SANCHEZ-PUERTA, M. V., LEONARDI, P. I., O'KELLY, C. J. & CÁCERES, E. J. 2006. *Pseudulvella americana* belongs to the order *Chaetopeltidales* (class *Chlorophyceae*), evidence from ultrastructure and SSU rDNA sequence data. *Journal of Phycology* 42: 943-950.

SCHREIJER, M. 1979. Enkele minder algemene en gespecialiseerde *Chlorophyceae* uit een trilveen in het natuurreservaat de Weerribben (NW.-Overijssel). *Gorteria Dutch Botanical Archives* 9(7/8): 288-296.

SZYMAŃSKA, H. 1990. On Dimensions of Typical Forms of *Coleochaete* (*Charophyceae*) Species Described by Pringsheim. *Taxon* 39(4): 572-575.

WILLE, N. 1909. *Conjugatae und Chlorophyceae. Verlag von Wilhelm Engelmann. Leipzig.*

WUJEK, D. E. & CHELUNE, P. 1975. The taxonomic position of *Chaetopeltis*. *British Phycological Journal* 10(3): 265-268.

WUJEK, D. E. & THOMPSON, R. H. 1999. The Algal Genera *Chaetopeltis*, *Oligochaetophora*, and *Polychaetophora* (*Chaetopeltidales, Chlorophyta*). *Transactions of the Kansas Academy of Science* 102(1-2): 40-46.

SITES INTERNET

JENNI, B. (réf. a). *Coleochaete sp.* – Vidéo YouTube : https://youtu.be/iZnRD_eH80k

WIKIPÉDIA (réf. b). https://de.wikipedia.org/wiki/Coleochaete

JENNI, B. (réf. c). Chaîne YouTube, playlist « stades juvéniles » : https://www.youtube.com/playlist?list=PLyn9F8HbHjLJfh_bpFQM5z1c1EE6goyv_