

50376
1973
45-1
N^o d'ordre 359

50376
1973
45-1

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DE LILLE

THESE

présentée à

l'Université des Sciences et Techniques de Lille

pour obtenir

LE TITRE DE DOCTEUR TROISIÈME CYCLE

par

José Godin

Etude morphologique, anatomique, morphogénétique

et cytologique des LAURENCIA de la Manche



MEMBRES DU JURY : MM. R. LINDER PRESIDENT

M. BODARD RAPPORTEUR

E. BONNOT EXAMINATEUR

J. FELDMANN INVITÉ

REMERCIEMENTS .

-0-0-0-0-0-0-0-0-0-

Avant de présenter ce mémoire, j'ai l'agréable devoir de remercier mon Maître, le Professeur BODARD, d'avoir bien voulu accepter dans son laboratoire un transfuge, venu d'une autre discipline, qui par surcroît se montre souvent plus naturaliste que spécialiste, et désire le rester. Qu'il trouve ici le témoignage de ma plus profonde gratitude pour les encouragements qu'il a toujours su me manifester, pour la liberté qu'il m'octroie, et pour tous les conseils qu'il m'a prodigués.

Je remercie le Professeur LINDER d'avoir accepté de présider mon Jury de Thèse, et je lui sais gré des facilités qu'il m'a accordées.

Que le Professeur BONNOT soit assuré de ma plus profonde reconnaissance pour tous les conseils que j'ai reçus de lui, et pour les contacts, toujours fructueux qu'il m'a réservés.

La présence du Professeur FELDMANN est pour moi un grand honneur. Je lui adresse mes sincères remerciements pour l'intérêt qu'il a accordé à mon travail et pour les conseils qu'il m'a prodigués au cours des conversations que j'ai pu avoir avec lui.

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans les installations du Laboratoire de Biologie Animale, du Centre de Recherche sur la Cellule, et du Laboratoire de Bryologie et de Cytologie Végétale. Je me fais une joie d'en

remercier leur directeur respectif et leur personnel qui m'ont toujours manifesté leur sympathie.

Je remercie encore mes collègues, et amis, dont la bonne humeur m'a toujours permis de reprendre courage dans les moments difficiles.

Que tout le personnel du laboratoire, chercheurs, technicien et secrétaire soient sincèrement remerciés pour l'aide qu'il m'ont apportée, ne ménageant ni leur peine, ni leur temps.

T A B L E D E S M A T I E R E S .

-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-

	Pages.
INTRODUCTION.	1
I - HISTORIQUE DE LA NOMENCLATURE SYSTEMATIQUE.	2
1 - Laurencia obtusa.	2
2 - Laurencia hybrida.	2
3 - Laurencia pinnatifida.	3
II - MATERIEL ET TECHNIQUES.	4
1 - Récolte.	4
2 - Quelques données écologiques sur les Laurencia.	4
a) Laurencia hybrida et Laurencia pinnatifida au Cran aux Oeufs.	4
b) Laurencia hybrida et Laurencia pinnatifida à Roscoff.	4
c) Laurencia obtusa.	5
3 - Mise en culture.	6
a) Le milieu.	6
b) Température.	6
c) La lumière : intensité et photopériode.	7
d) L'aération.	7
4 - Techniques.	7
a) Microscopie photonique.	7
- Fixateurs.	8
- Déshydratation et inclusion.	8
- Colorations.	9

b) Microscopie électronique.	10
- Fixateur et tampon.	10
- Déshydratation.	11
- Inclusion.	11
- Confection des coupes.	11
- Coloration.	12
- Observations.	12
III - MONOGRAPHIE SUCCINCTE DES ESPECES CHOISIES.	13
1 - <i>Laurencia obtusa</i> (fig. 1).	13
a) Morphologie.	13
b) Anatomie.	14
2 - <i>Laurencia hybrida</i> (fig. 5).	15
a) Morphologie.	15
b) Anatomie.	15
3 - <i>Laurencia pinnatifida</i> (fig. 10 à 13).	16
a) Morphologie.	16
b) Anatomie.	17
4 - La crypte apicale (fig. 17).	18
a) Morphologie.	18
b) Anatomie.	18
IV - CROISSANCE ET MORPHOGENESE.	20
1 - Chez <i>Laurencia obtusa</i> .	20
2 - L'apex de <i>Laurencia hybrida</i> .	22
3 - L'apex de <i>Laurencia pinnatifida</i> .	22
4 - Morphologie du trichoblaste.	23
a) Lês notions de phyllidies, trichoblastes, brachycladomes.	23
b) Morphologie du trichoblaste de <i>Laurencia obtusa</i> .	24
c) Morphologie du trichoblaste de <i>Laurencia hybrida</i> et <i>Laurencia pinnatifida</i> .	25

V - DISCUSSION A PROPOS DE LA CROISSANCE ET DE LA MORPHOGENESE.	26
1 - L'édification du thalle.	26
2 - La symétrie.	27
3 - Comparaison des résultats avec d'autres travaux.	28
4 - Hypothèses de travail.	29
5 - Discussion à propos des trichoblastes.	30
a) Comparaisons avec les cladomes vrais.	30
b) Comparaisons avec les trichoblastes des autres Rhodomélacées.	31
c) L'édification du trichoblaste.	32
VI - ETUDE CYTOLOGIQUE DE LAURENCIA OBTUSA.	34
1 - La paroi.	34
2 - Les synapses.	35
3 - Le corps en cerise.	37
a) Localisation - Morphologie.	37
b) Nature physicochimique et structure du corps en cerise.	38
c) Le pédicelle du corps en cerise et la zone du hile.	40
4 - Les plastes.	41
5 - Le noyau.	42
6 - Les mitochondries et les corps multivésiculaires.	42
7 - L'appareil de Golgi.	43
8 - Le cytoplasme.	43
9 - L'amidon floridéen.	44
10 - Les globules lipidiques.	44
11 - Les différents types cellulaires.	45
a) La cellule axiale.	45
b) La cellule apicale.	45
c) La cellule corticale.	45

d) Les cellules du pseudoparenchyme et les cellules profondes du thalle.	46
e) Les cellules trichoblastiques.	47
VII - DISCUSSION A PROPOS DE LA CYTOLOGIE.	48
1 - La paroi.	48
2 - Les synapses.	48
3 - Le corps en cerise.	50
4 - Le pédicelle.	53
5 - Les plastes.	54
6 - Le noyau.	55
7 - Les mitochondries et les corps multivésiculaires.	55
8 - L'appareil de Golgi.	56
9 - Le cytoplasme.	56
10 - L'amidon floridéen.	56
11 - Les globules lipidiques.	56
12 - Le vacuome.	57
13 - Discussion à propos des pseudo-tissus.	57
CONCLUSION.	59
BIBLIOGRAPHIE STRICTE.	61
OUVRAGES CONSULTÉS.	67
REFERENCES.	69

"Seul un fou vaniteux croit ne jamais se tromper".

HARTERT E.

- Die Vögel der paläarktischen Fauna: -

I N T R O D U C T I O N

- - - - -

L'étude expérimentale d'un matériel implique que l'on connaisse sinon parfaitement, du moins dans leurs grandes lignes un certain nombre de faits que nous allons évoquer.

1 - Il est tout d'abord nécessaire de connaître le nom des espèces et leurs synonymes éventuels pour être sûr de la qualité du matériel. Ceci entraîne une recherche bibliographique importante qui s'étalera le plus possible dans le temps malgré certaines conceptions qui font que l'on a souvent tendance à négliger les auteurs anciens.

2 - Il est nécessaire, ensuite, de reprendre les travaux antérieurs, et de rechercher par soi-même si, grâce à des techniques nouvelles, on peut leur apporter quelques améliorations, tant par des observations personnelles que par des travaux parallèles.

Une description minutieuse du matériel s'impose, mettant en évidence les caractères propres aux espèces que l'on envisage d'étudier. Dans notre travail, ces caractères seront d'ordre morphologique, anatomique, histologique, cytologique et morphogénétique.

3 - Le but de nos travaux ultérieurs étant d'étudier expérimentalement les potentialités de chacun des types cellulaires, leurs relations l'un par rapport à l'autre, l'existence de phénomènes tels la différenciation cellulaire etc..., il est obligatoire de définir parfaitement le comportement de ces cellules dans l'édification du thalle.

Ce travail peut paraître trop descriptif et souffrir d'un manque d'expérimentation. En fait, nous considérons que c'est en commençant par l'étude statique, patiente et minutieuse du matériel fixé que l'on peut espérer un jour acquérir des données suffisantes pour pouvoir envisager l'étude expérimentale de la dynamique des phénomènes vitaux.

"C'est seulement en supprimant la fantaisie que l'uniformité peut être stable et durable. N'oublions pas que le meilleur caractère d'authenticité d'une observation, nous est fourni par la nomenclature, c'est-à-dire par le nom latin qui est compris, connu et accepté dans tous les pays".

A. MENEGAUX

- Les Oiseaux de France -

I - HISTORIQUE DE LA NOMENCLATURE SYSTEMATIQUE

C'est LAMOUREUX, en 1813 dans son "Essai sur les genres de la famille des Thalassophytes non articulées" qui créa le genre *Laurencia*, le dédiant à Monsieur DE LA LAURENCIE.

Avant d'entreprendre l'étude des trois espèces qui ont été l'objet de notre travail :

Laurencia obtusa (HUDS.) LAMOUR.,

Laurencia hybrida (D.C.) LENORM.,

Laurencia pinnatifida (HUDS.) LAMOUR.,

nous ferons un rapide inventaire de leurs synonymes et des auteurs les ayant étudiés du point de vue systématique.

1 - Laurencia obtusa (HUDS.) LAMOUR.

HUDSON (1778) décrit le premier cette algue sous le nom de *Fucus obtusus*. Puis, après la création du genre *Laurencia* par LAMOUREUX (1813), l'espèce est étudiée successivement par GREVILLE (1830), HARVEY (1848), KÜTZING (1849 - 1868), AGARDH (1863 - 1876), DE TONI (1903), YAMADA (1931), INAGAKI (1933) TAKAMATSU (1936 - 1938 a, b - 1939), CRIBB (1958), TOKIDA et MASAKI (1959), TAYLOR (1960), KANAMORI (1965), NODA (1967), SAÏTO (1969).

2 - Laurencia hybrida (D.C.) LENORM.

La description de DE CANDOLLE (1815) concerne un *Fucus hybridus*, et c'est LENORMAND (1830) qui définit l'espèce *Laurencia hybrida*. Elle est ensuite étudiée ou décrite successivement par KÜTZING (1849 - 1868), AGARDH (1863 - 1876), DE TONI (1903), COTTON (1912), NEWTON (1931), YAMADA (1931).

Elle est souvent confondue avec d'autres genres tels le genre *Chondria* ou le genre *Fucus* (*Chondria hybrida* de CHAUVIN, et *Fucus pinnatifidus* var. *angustus* (TURNER 1808 - 1819)). De même certains auteurs mêlent souvent le *Laurencia hybrida* avec d'autres espèces de *Laurencia* ou des variétés du *Laurencia pinnatifida*, ainsi, HARVEY (1871) décrit un *Laurencia caespitosa* (1871), un *Laurencia angusta* (1871) et un *Laurencia pinnatifida* variété *cylindrica* (1871), CROUAN et LLOYD un *Laurencia caespitosa*, KÜTZING, un *Laurencia cylindrica* (1849 - 1868) et un *Laurencia platycephala* (1849 et 1868), et GREVILLE, un *Laurencia*

pinnatifida variété *angusta* (1830).

3 - Laurencia pinnatifida (HUDS.) LAMOUR.

L'histoire systématique du *Laurencia pinnatifida* est aussi confuse que celle des deux autres espèces. HUDSON (1762) et GMELIN (1768) décrivent cette espèce sous le nom de *Fucus pinnatifidus* ainsi que SMITH (1808) et HORNEMANN (1813). HUDSON (1808 - 1819) en fait un *Fucus pinnatifidus* et un *Fucus multifidus*. LYNGBYE (1819) évoque un *Gelidium pinnatifidum*, enfin AGARDH (1863) décrit un *Chondria pinnatifida*. Cependant, c'est OEDER (1765) qui découvre sans doute le second cette algue, et qui en fait un *Fucus ramosissimus*. Toutes ces espèces différentes correspondent en fait au *Laurencia pinnatifida* étudié par LAMOUREUX (1813), GREVILLE (1830), KÜTZING (1849 - 1868), AGARDH (1863 - 1876 - 1879), HARVEY (1871), ARDISSONE (1883), KOLKWITZ (1900), FALKENBERG (1901), DE TONI (1903), KYLIN (1907 - 1917 - 1923), ROSENVINGE (1909).

*"... Vingt fois sur le métier remettez votre ouvrage,
Polissez le sans cesse et le repolissez".*

Nicolas BOILEAU

- Art poétique -

II - MATERIEL ET TECHNIQUES

1 - Récolte

Notre matériel a été récolté dans deux stations :

- *Laurencia obtusa* est originaire des côtes du Finistère Nord, en particulier du chenal séparant Roscoff de l'Ile Verte.
- *Laurencia hybrida* et *Laurencia pinnatifida* proviennent des côtes du Boulonnais, presque essentiellement du Cran aux Oeufs au sud du Cap Gris Nez. Il nous a semblé important de ne pas récolter les espèces dans la même station afin de tenir compte des différences d'ordre géographique, c'est pourquoi nous avons récolté aussi ces deux espèces à Roscoff.

2 - Quelques données écologiques sur les Laurencia

a - Laurencia hybrida et Laurencia pinnatifida au Cran aux Oeufs.

- Sur les côtes du Boulonnais, ces deux espèces ne sont pratiquement jamais épiphytes, mais poussent directement sur le substrat qui peut être la coquille d'un animal. Elles sont caractéristiques d'un faciès rocheux, ou rocheux ensablé. Toujours exposées au flot, elles marquent une nette préférence pour le mode battu. Si ces deux espèces s'étalent en masses importantes sur les parois verticales ombragées, elles peuvent néanmoins constituer des tapis assez décolorés à la belle saison, sur les sommets des rochers.
- Leur stratification horizontale est assez nette. Elles oscillent entre le médio-littoral inférieur et moyen. Il est rare de les trouver dans des cuvettes.
- Au Cran aux Oeufs, *Laurencia pinnatifida* est nettement plus abondant que *Laurencia hybrida*, le rapport étant de l'ordre de 1 pour 500 à 1 pour 1000 selon les endroits. Généralement, les pieds de *Laurencia hybrida* sont groupés par trois ou quatre dans les larges plages de *Laurencia pinnatifida* à un niveau souvent bien défini. *Laurencia hybrida* semble être plus sensible à la lumière que *Laurencia pinnatifida* car il est assez rare de le trouver au sommet des rochers.

b - Laurencia hybrida et Laurencia pinnatifida à Roscoff.

- A Roscoff, *Laurencia hybrida* n'est jamais épiphyte. C'est aussi une algue caractéristique des faciès rocheux à rocheux ensablé. Il n'est pas rare de la

découvrir dans les mares bien qu'on la trouve le plus souvent sur les rochers exposés au flot. Contrairement à ce que l'on observe sur les côtes du Cap Gris Nez, la répartition horizontale n'est pas très nette. Les plants sont disséminés çà et là dans des endroits où les conditions requises à leur existence sont réalisées. Ce sont surtout des conditions ayant trait à la lumière et à la température, ce qui explique que l'on peut trouver *Laurencia hybrida* soit sur un rocher ombragé exposé au flot, soit dans une mare profonde beaucoup moins exposée, ensoleillée, et présentant un faciès nettement sableux.

— *Laurencia pinnatifida* est encore plus répandu à Roscoff qu'au Cap Gris Nez. Sa répartition horizontale et sa répartition verticale sont impossibles à définir puisqu'on le rencontre presque partout, depuis la ceinture à *Fucus vesiculosus* jusqu'aux laminaires. Nous avons déjà fait remarquer qu'il supportait mieux la lumière et la dessiccation que *Laurencia hybrida*, toutefois, il constitue dans les zones exposées des peuplements qui, manifestement présentent des difficultés de survie, la taille des sujets et leur couleur en témoignant. Les modes battu ou abrité ne constituent pas non plus un critère de répartition de l'espèce. Cependant, les sujets atteignent leur taille maximale dans les stations rocheuses basses assez agitées, peu exposées à la lumière ou dans les stations plus calmes, à faciès sableux comme les mares où ils sont assez souvent épiphytes d'espèces comme *Polysiphonia nigrescens* (DILLW.) GREV., *Rhodomela confervoïdes* (HUDS.) SILV... Cette tendance à l'épiphytisme se manifeste également dans les stations plus hautes. C'est ainsi qu'on peut le rencontrer épiphyte de *Fucus* ou de *Chondrus crispus* (LINN.) LYNGB.

c - *Laurencia obtusa*.

Cette espèce est de loin la moins commune des trois, et sans doute celle qui est la plus localisée. Elle se situe dans l'étage médio-littoral inférieur. Nous ne l'avons trouvée que dans le chenal de l'Ile Verte, dans les mares assez profondes où elle est généralement épiphyte de *Laurencia pinnatifida*, (HUDS.) LAMOUR., *Rhodomela confervoïdes*, (HUDS.) SILV., *Chondria dasyphylla* (WOODW.) C. AGARDH, *Polysiphonia nigrescens* (DILLW.) GREV., bien que l'on puisse la trouver parfois sur les rochers. Cette espèce occupe les zones où le substrat est constitué d'un sable graveleux ennoyant des petits rochers rarement émergés. Les plants sont souvent cachés sous leur hôte ou sous les tapis d'*Himantalia elongata* (LINN.) GRAY. Ils supportent très mal la lumière. Ils sont localisés et groupés par quelques individus (2, 3, 4) dans

un rayon de un mètre environ, formant ainsi des foyers très souvent distants les uns des autres. Dans les "mares", ils sont très rarement émergés supportant la dessiccation encore plus mal que l'ensoleillement.

3 - Mise en culture

Il n'a jamais été dans notre intention de pratiquer une culture exhaustive des espèces récoltées. Nous avons simplement tenté de les maintenir en vie en constatant de visu et par des méthodes cytologiques si des transformations importantes n'affectaient pas les individus. C'est pourquoi le lecteur ne trouvera ci-dessous ni étude physiologique ni courbe de croissance, mais simplement la constatation suivante : l'algue survit ou l'algue meurt. Nous avons procédé par essais parallèles systématiques en éliminant au fur et à mesure les conditions néfastes aux algues.

a - Le milieu.

Le premier problème qui nous a préoccupé a été celui du milieu. Nous avons depuis plus d'un an du *Gracilaria verrucosa* en culture. Il se comportait particulièrement bien dans un milieu à base d'extrait de terre. Ceci nous a conduit à penser que puisque nous rencontrions souvent au Cap Gris Nez le *Gracilaria* en compagnie du *Laurencia pinnatifida* et du *Laurencia hybrida*, ce milieu pourrait convenir aux *Laurencia*. L'expérience prouva qu'aucune des deux espèces ne résistait plus de 8 à 15 jours dans ce milieu tandis que les témoins cultivés dans l'eau de mer filtrée résistaient bien à condition qu'il n'y ait que quelques pieds dans l'aquarium. De même, les différents milieux de MIQUEL et de KILLIAN, de réalisation simple donnèrent de mauvais résultats. Nous nous sommes donc borné à maintenir nos algues en vie dans de l'eau de mer filtrée.

b - Température.

Nous n'avons pu réaliser que quatre conditions avec le matériel dont nous disposons : 8°, 10°, 15°, 18°.

A 18°, les algues ne résistent pas une semaine, à 15°, on peut les conserver environ un mois tandis que 10° et 8° semblent être les températures adéquates de la survie.

c - La lumière : intensité et photopériode.

L'installation dont nous disposons est une étagère dont les "planchers" supportent les aquariums et les "plafonds", les tubes au néon assurant l'éclairage des objets. Deux tubes au néon sont disposés côte à côte et donnent en fonctionnant tous deux un éclairage de 1600 lux au niveau des objets. Très vite, nous avons vu nos spécimens se dépigmenter, verdier et dépérir. L'intensité lumineuse était beaucoup trop forte. Le même phénomène se reproduisait avec un seul tube au néon (- 800 lux), mais a beaucoup plus longue échéance. Nous avons alors coiffé nos bacs de culture de deux types d'écrans, ce qui nous donna des éclairages respectifs de 650 lux et 550 lux. Dans ces conditions, les *Laurencia* se dépigmentaient beaucoup moins et survivaient.

Quant à la photopériode, après avoir testé des photopériodes de 10 à 14 heures d'éclairage, nous sommes parvenu à la conclusion que la photopériode la plus favorable était de 10 h de jour et de 14 h de nuit.

d - L'aération.

Nos expériences personnelles nous ont montré que l'aération par l'air comprimé, même à faible courant jouait plutôt un rôle néfaste dans la survie des algues. Nous l'avons donc supprimée sans pour cela provoquer l'asphyxie de notre matériel.

4 - Techniques

Pour envisager la série de problèmes qui nous ont été posés, nous avons décidé d'effectuer des observations sur des échantillons fixés, complétées par l'étude directe de matériel frais et vivant que nous avons en culture.

Notre travail sera donc uniquement une analyse des résultats obtenus par l'étude cytologique et "histologique" d'échantillons en microscopie photographique et électronique.

a - Microscopie photonique.

- Les échantillons frais disposés sur lames creuses ou planes ont été étudiés à la loupe binoculaire et au microscope. Nous avons complété cette observation de matériel, tel qu'on le trouve "in natura", par une observation de pièces colorées vitalement (par le rouge neutre, le rouge de ruthenium, le sulfate bleu de Nil, le bleu de crésyle).

- Fixateurs.
.....

- Des échantillons ont été fixés par les fixateurs suivants :
 - . Acide osmique à 1 % dans l'eau de mer (24 h).
 - . Liquide chromoacétique (24 h).
 - . acide chromique à 1 % dans l'eau de mer : 25 cc.
 - . acide acétique cristallisable à 1 % dans l'eau de mer : 10 cc.
 - . eau de mer : 65 cc.
 - . Fixateur de Westbrook (24 h).
 - . acide acétique glacial : 2,5 cc.
 - . formol neutre : 6,5 cc.
 - . alcool 50 % : 100 cc.
 - . Fixateur de Navaschin (24 h).
 - acide chromique : 2 g.
 - Solution A acide acétique : 20 g.
 - eau distillée : 130 g.
 - Solution B formol : 37 cc.
 - eau distillée : 150 cc.
 - . Fixateur de Karpechenko (24 h).
 - acide chromique : 1 g.
 - Solution A acide acétique glacial : 5 cc.
 - eau de mer : 65 cc.
 - Solution B formol neutre : 40 cc.
 - eau de mer filtrée : 35 cc.

- Déshydratation et inclusion.
.....

A leur sortie, les pièces sont lavées 24 à 48 h dans un flacon laveur puis incluses dans la gélose à 2 %, formolée à 2,5 %.

Les blocs de gélose sont ensuite déshydratés dans des bains progressifs d'alcool éthylique, et stockés dans l'alcool 70°.

Au fur et à mesure des besoins, les pièces sont reprises, déshydratées et incluses dans la paraffine selon le protocole suivant :

- alcool 80 ° : 2 h.
- alcool 90° : 1 h.
- alcool 95° : 1 nuit.

- alcool 100° : 2 h.
- alcool 100° : 3 h.
- alcool 2/3 xylène 1/3 : 1 h.
- alcool 1/2 xylène 1/2 : 1 h.
- alcool 1/3 xylène 2/3 : 1 h.
- xylène pur : 1 nuit.
- xylène + paraffine chaude : 1 jour.
- paraffine chaude : 1 jour et 2 nuits.
- paraffine d'inclusion.

Les fixations, déshydratations et inclusions ont toujours été réalisées de manière parallèle : sur un matériel provenant de la même station pour chacune des espèces, et sur les trois espèces étudiées.

Ensuite, des coupes sériées de 5 μ , 7,5 μ ou 10 μ sont réalisées et collées par le "Haupt adhesive" :

- gélatine : 100 cc.
- phénol : 2 g.
- glycérine : 15 cc.

Le déparaffinage effectué 48 h au moins après le collage a suivi le protocole suivant :

- xylène chaud : 5 mn.
- xylène : 10 mn.
- xylène + alcool 100 : 10 mn.
- série des alcools (95, 70, 50) : 10 mn.
- eau.

- Colorations.
.....

Les coupes au tétr oxyde d'osmium sont montées directement au baume du Canada après le deuxième bain de xylène, tandis que les coupes issues de pièces traitées par les autres fixateurs ont subi différentes colorations :

- Hématoxyline :
 - . mordantage à l'alun de fer 24 h,
 - . lavage à l'eau distillée,
 - . coloration 48 h par l'hématoxyline de Régaud,
 - . rinçage à l'eau,
 - . différenciation par l'acide picrique à 1 %.

- . Carmin acétique :
 - . coloration par le carmin acétique de Belling 24 h au moins.
- . Bleu de méthylène, rouge de ruthénium :
 - . coloration 5 minutes dans le bleu de méthylène à 1 % aluné à 10 %,
 - . lavage à l'eau,
 - . coloration 10 minutes dans le rouge de ruthénium.
- . Rouge de ruthénium :
 - . coloration 20 minutes dans le rouge de ruthénium.
 - . lavage à l'eau.
- . Safranine, bleu à l'eau :
 - . coloration 24 h dans la safranine à 1 % dans l'alcool 50 %,
 - . regresser dans l'alcool chlorhydrique à 0,25 %,
 - . laver à l'eau,
 - . colorer par le bleu de méthyl à 1 %,
 - . chauffer jusqu'à émission de vapeurs,
 - . laver à l'eau.

Pour chacune de ces colorations sauf le carmin acétique et l'hématoxyline, des essais parallèles ont été pratiqués sur du matériel provenant du même bloc, stocké dans l'alcool 70 °, rehydraté et coupé au microtome à congélation.

b - Microscopie électronique.

Une seule espèce a été étudiée en microscopie électronique : le *Laurencia obtusa*.

- Fixateur et tampon.
.....

Nous avons déjà remarqué en étudiant le *Laurencia scoparia*, GODIN (D.E.A.) que seul l'acide osmique pouvait convenir pour obtenir une fixation correcte. Nous nous sommes donc borné à fixer le *Laurencia obtusa* par une solution de tétroxyde d'osmium à 1 % dans l'eau de mer, celle-ci constituant à notre avis un tampon beaucoup plus correct que le tampon phosphate ou le tampon de Michaelis qui, nous l'avons également constaté, provoquent des phénomènes tels que l'éclatement des enveloppes plastidales.

- Déshydratation.

La déshydratation des pièces végétales, et en particulier des algues, nécessite des temps très longs par rapport à ceux nécessaires à la déshydratation des fragments animaux. Ainsi, nous avons dû suivre le protocole suivant :

- . acétone 25 % : 3 h,
- . acétone 50 % : 1 nuit,
- . acétone 75 % : 3 h,
- . acétone 100 % : 5 h.

- Inclusion.

Tous nos échantillons ont été inclus dans l'araldite avec les proportions suivantes :

- Préinclusion sous vide :

- acétone 3/4 - mélange araldite + durcisseur volume à volume
1/4 : 1 nuit,
- acétone 1/2 - mélange araldite + durcisseur volume à volume
1/2 : 1/2 jour,
- acétone 1/4 - mélange araldite + durcisseur volume à volume
3/4 : 1/2 jour,
- mélange araldite + durcisseur volume à volume : 1 nuit.

- Inclusion sous vide :

- mélange araldite + durcisseur volume à volume + 13 gouttes d'accélérateur par 10 cc de mélange : 2 h.

- Prépolymérisation à 50° : : 1/2 journée.

- Polymérisation à 60° : : 24 h au moins.

- Technique au styrène métacrylate :

Nous n'avons utilisé qu'une seule fois la technique au styrène métacrylate, abandonnée ensuite pour des raisons de sécurité. Nous avons suivi le protocole indiqué par KUSHIDA H. et STOCKEM W et KOMNICK H.

- Confection des coupes.

Les coupes fines ont été réalisées sur l'ultramicrotome à l'aide de couteaux de verre fabriqués sur knife-maker. La fragilité du matériel, surtout au niveau de la crypte à trichoblastes ne nous a pas permis de réaliser

des coupes de moins de 800 Å.

- Coloration.
.....

Les coupes obtenues ont été observées soit directement sans coloration, soit après coloration par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb.

Cette opération s'effectue dans une chambre de coloration où les objets et les colorants sont mis à l'abri du gaz carbonique.

L'acétate d'uranyle est employé en solution à 2,5 % dans l'alcool 50° pendant 3 minutes. Puis après un lavage soigneux à l'eau distillée, les coupes sont colorées dans une solution de citrate de plomb à 0,2 % dans l'eau distillée, additionnée de 5 cc de soude normale pour 50 cc d'élution.

- Observations.
.....

Les observations ont été réalisées sur le microscope Hitachi Hs 75.

"Et quant à la cognoissance des faicts de nature, je veulx que tu t'y adonne curieusement : qu'il n'y ait mer, rivière, n'y fontaine ; dont tu ne cognoisse les poissons; tous les oiseaux de l'air, tous les arbres, les arbustes et fructices des forêts... Par fréquentes anatomies, acquiers toi parfaite cognoissance... Je voye un abysme de science... Mais science sans conscience n'est que ruine de l'âme".

F. RABELAIS

- Pantagruel -

III - MONOGRAPHIE SUCCINCTE DES ESPECES CHOISIES

Cette monographie se bornera à l'étude de la partie végétative du thalle.

Les trois espèces choisies dans le genre *Laurencia* l'ont été pour des raisons ayant trait à leur symétrie et à leur structure cellulaire. Ainsi, nous avons retenu :

Laurencia obtusa (HUDSON) LAMOUREUX caractérisé :

- par sa symétrie axiale,
- par la présence du "corps en cerise", inclusion contenue dans toutes les cellules corticantes.

Laurencia hybrida (DE CANDOLLE) LENORMAND caractérisé :

- par sa symétrie axiale présentant encore assez souvent des traces de symétrie dorsiventrals,
- par la présence de très nombreuses synapses.

Laurencia pinnatifida (HUDSON) LAMOUREUX caractérisé :

- par sa symétrie dorsiventrals,
- par le fait que ses cellules sont beaucoup plus ténues que celles des autres espèces.

1 - Laurencia obtusa (fig. 1)

a - Morphologie .

Le thalle de *Laurencia obtusa* à symétrie axiale présente une silhouette assez complexe. Il est attaché au substratum par une base discoïde à partir de laquelle se dressent un ou plusieurs axes se ramifiant très abondamment et donnant naissance à des rameaux primaires qui différencient des rameaux secondaires lesquels produisent des ramifications tertiaires, etc... Les éléments ultimes, renflés en massue sont creusés d'une dépression : la crypte à trichoblastes.

Le type de ramification est confus, et les interprétations sont sensiblement différentes : les rameaux étant opposés, alternes, subverticillés ou verticillés selon les auteurs.

En vue superficielle, (fig. 2) et en coupe longitudinale (fig. 3) on s'aperçoit que la forme des cellules, leur arrangement et leur comportement sont différents selon les niveaux auxquels on s'adresse.

Les cellules qui tapissent la crypte à trichoblastes et les bords de l'orifice (fig. 3 a) sont très serrées et dessinent une palissade de cellules hautes de 25 à 30 μ sur 8 à 10 μ dont le plus grand côté est perpendiculaire au grand axe du thalle.

Celles qui recouvrent les parties jeunes du thalle ont tendance à devenir cuboïdes et peuvent selon les échantillons avoir une arête de 20 à 40 μ .

Dans les parties âgées (fig. 3 b) à très âgées, les cellules s'allongent selon une direction parallèle au grand axe du thalle et leur ensemble constitue un tapis monostromatique de cellules parallélépipédiques à parois épaisses, qui dans les parties les plus âgées semblent étirées.

Toutes les cellules superficielles contiennent apparemment dans leur vacuole une inclusion réfringente : le corps en cerise (fig. 2).

b - Anatomie.

Les coupes longitudinales (fig. 3) et transversales (fig. 4) montrent également une complexité certaine ; bien que les cellules semblent disposées sans ordre, et constituer un faux parenchyme, il est possible de discerner les relictés d'une structure ordonnée, surtout dans les parties jeunes du thalle.

Il existe une zone médullaire et une zone corticale :

-- La zone médullaire est composée de deux parties.

- L'axe du thalle constitué par une file de cellules zigzagantes longues et étroites.

- La zone médullaire externe à cellules ovoïdes, énormes, disposées selon l'axe du thalle, et s'anastomosant entre elles et avec les cellules axiales par des synapses assez nombreuses. C'est cette zone qui occupe la majeure partie du thalle.

-- La zone corticale, externe, enserrant la partie médullaire, est composée de quelques couches de cellules seulement.

Les plus internes sont encore plus grandes, et disposées selon l'axe du thalle, mais à mesure que l'on s'écarte vers l'extérieur, les cellules de la zone corticale ont tendance à se disposer selon une direction perpendiculaire au grand axe du thalle. Les deux dernières couches : la couche superficielle, et celle qui se trouve sous celle-ci réalisent parfaitement cette disposition. A mesure que l'on s'approche des cellules superficielles, la taille des cellules

diminue, et leurs dimensions se modifient, si bien qu'elles sont presque cubiques au niveau de la zone superficielle.

Dans les zones âgées, cette structure n'est généralement plus discernable. Toutes les cellules ont tendance à s'allonger selon la direction du grand axe du thalle, et on peut rarement encore deviner une cellule axiale écrasée entre les masses de cellules du pseudoparenchyme.

Sur les coupes transversales et longitudinales, il faut également remarquer une différence notable entre les parties jeunes et les parties plus âgées du thalle.

Dans les parties jeunes (fig. 3 a - 4 a), les cellules sont beaucoup plus grandes et moins nombreuses que dans les parties âgées (fig. 3 b - 4 b), pour deux rameaux de même diamètre. Ceci est dû à un phénomène d'allongement des cellules et à une élaboration intense de pseudoparenchyme dans les régions situées quelques millimètres sous la base de la crypte à trichoblastes.

2 - Laurencia hybrida (fig. 5)

a - Morphologie.

Le thalle a encore une symétrie axiale, mais, souvent, dans les parties jeunes, et plus rarement, dans les parties âgées, il est possible de discerner les traces d'une symétrie dorsiventrale.

Le thalle a les mêmes caractéristiques que celui de *Laurencia obtusa*, et lui ressemble beaucoup. Cependant, il en diffère par sa symétrie, par sa texture plus serrée, et par la coloration beaucoup plus sombre et moins rougeâtre.

Le type de ramification est encore assez confus comme chez l'espèce précédente. Cette ramification est beaucoup moins exubérante, surtout chez les échantillons du littoral du Pas de Calais, chez qui les rameaux sont le plus souvent opposés ou subverticillés.

En vue superficielle (fig. 6), le cortex a la même apparence que celui de *Laurencia obtusa* en ce qui concerne l'arrangement et la disposition des cellules. Cependant, il est à remarquer que les cellules sont nettement plus petites : 20 μ de longueur au maximum.

b - Anatomie.

En coupe longitudinale (fig. 7) et transversale (fig. 8), on peut également reconnaître les mêmes zones que celles qui ont été décrites chez

Laurencia obtusa. Toutefois, plusieurs remarques sont à faire.

- Bien que le nombre des cellules soit beaucoup plus important que chez *Laurencia obtusa*, il est plus facile de reconnaître dans les parties jeunes les différents types cellulaires à savoir :

- cellules axiales, cellules de la zone médullaire externe, cellules de la zone corticale,

- Les synapses sont particulièrement nombreuses, apparentes et de grande taille, par rapport au reste de la cellule.

- Dans les parties âgées (fig. 9), il est tout à fait impossible de reconnaître ces structures.

Comme chez *Laurencia obtusa*, les cellules superficielles ont tendance à être plus petites dans les parties âgées (fig. 6 b) que dans les parties jeunes (fig. 6a). De plus, la paroi s'épaissit nettement et le contenu de la cellule devient difforme.

Il n'existe pas de corps en cerise dans la vacuole des cellules superficielles.

3 - *Laurencia pinnatifida* (fig. 10 à 13)

a - Morphologie.

Chez *Laurencia pinnatifida*, le thalle à symétrie nettement dorsiventrale, a une structure dont la variabilité n'égale que la complexité.

Il existe quatre types fréquemment rencontrés que l'on peut rassembler en deux groupes.

L'un caractérisé par un aplatissement fort peu marqué et par le fait que les rameaux secondaires présentent une légère constriction à leur base comme chez *Laurencia obtusa* et *Laurencia hybrida*.

L'autre caractérisé par un aplatissement très important, et par le fait que les rameaux secondaires sont attachés sur les rameaux principaux par une base très large et aplatie.

A l'intérieur de ces deux catégories on peut faire deux sous-groupes basés sur la densité de la ramification.

Il est à remarquer avant d'entreprendre la description sommaire de ces quatre formes courantes sur le littoral de nos côtes que l'on ne rencontre jamais plusieurs types de port réunis sur le même pied.

- Type 1 (fig. 10).

C'est le type de port le plus simple : le thalle a un aspect très allongé : on le dirait étioilé. La ramification est rare, et fort peu développée sauf dans les parties basales du thalle où la taille des rameaux secondaires arrive à concurrence de celle du rameau principal.

Les ramifications semblent opposées dans les parties basales avec une tendance à devenir subverticillées dans les parties jeunes.

- Type 2 (fig. 11).

Il semble issu d'une complication du type 1 : le thalle est encore très peu aplati, mais la majeure partie de la fronde se trouve cette fois dans la moitié supérieure de l'algue : la ramification est intense, et son type est subverticillé.

- Type 3 (fig. 12).

Cette fois, le thalle est franchement aplati. La ramification n'est pas très intense, et les rameaux secondaires sont opposés décalés. Les digitations du sommet de la fronde sont portées par une base souvent bien élargie tandis que les ramifications de la base du thalle peuvent encore présenter une légère constriction au niveau de leur insertion.

- Type 4 (fig. 13).

Le thalle est très aplati, les rameaux sont très nombreux, et les parties sommitales de la fronde ont l'aspect d'une lame épaisse, profondément découpée. Dans les parties basses du thalle, de rares rameaux présentent encore une légère constriction à leur base.

Il y a cependant une tendance très nette à l'aplatissement, qu'on peut déjà déceler dans les parties basses du thalle du type 3 chez qui les rameaux secondaires peuvent aussi présenter à quelques millimètres de leur point d'attache un élargissement important.

Comme dans le cas du type 2, les rameaux sont opposés décalés dans les parties basses et subverticillés dans la région apicale.

L'observation des cellules superficielles (fig. 14) a montré qu'elles sont disposées sans ordre défini, comme chez les deux autres espèces. Si on ne s'attache qu'à l'observation superficielle, les cellules plus jeunes (fig. 14) semblent plus grandes que les plus âgées (fig. 14 b). Leur paroi est très épaisse et leur taille n'excède pas 20 μ dans les parties jeunes et 15 μ dans les parties âgées.

b - Anatomie.

L'observation de coupes longitudinales (fig. 15 a) et transversales (fig. 15 b) nous a montré que le comportement des cellules du *Laurencia*

pinnatifida à l'intérieur des pseudo-tissus était fort voisin de celui des deux autres espèces, et que les dispositions réciproques des cellules donnaient l'aspect de l'anatomie des autres espèces. Cependant, il faut remarquer que la zone corticale est beaucoup plus importante chez *Laurencia pinnatifida* que chez *Laurencia obtusa* et *Laurencia hybrida*. De plus, si on pratique des coupes au niveau des parties aplaties du thalle (fig. 16), on se rend compte qu'il est difficile de reconnaître les cellules axiales même dans les régions très proches de l'apex, et que les cellules sont très nettement orientées dans les parties âgées de la fronde. Les cellules de la zone médullaire ont leur grand axe presque parallèle à celui du thalle, mais, dans les zones voisines des extrémités du thalle au niveau de sa plus grande dimension, les cellules sont inclinées et leur grand axe est sécant de celui du thalle selon un angle aigu. Les cellules médullaires des extrémités, semblent de ce fait plus grandes que celles du centre.

4 - La crypte apicale (fig. 17)

a - Morphologie.

Son aspect est identique chez les trois espèces : au sommet de tous les rameaux sied une dépression en forme de bouteille à gros ventre, la crypte à trichoblastes. Elle s'ouvre à l'extérieur par un orifice de forme variable, arrondi à étoilé par où s'échappent des bouquets de filaments articulés : les trichoblastes. Les parois de cette crypte sont tapissées de cellules très petites et nombreuses, de forme palissadique.

Au fond de la crypte se dresse un petit massif cellulaire : l'apex. A partir de celui-ci, et dans les zones très proches s'échappent des files de cellules à éléments presque tous identiques : les trichoblastes jeunes. A mesure que l'on s'approche du col menant à l'orifice, ces files de cellules ont tendance à se ramifier et à devenir des trichoblastes âgés comportant des éléments de plus en plus allongés qui semblent perdre beaucoup en densité cytoplasmique, et gagner corrélativement une vacuole importante dans le cas des trois espèces, et un corps en cerise dans le cas de *Laurencia obtusa*.

b - Anatomie.

Si l'on dissèque cet apex, on remarque en l'étudiant dans le sens longitudinal qu'il est coiffé par une cellule unique : la cellule apicale. Sous celle-ci se développent plusieurs files de cellules se déployant dans des directions opposées. Sous cette partie qui se trouve en fait hors du thalle

proprement dit, la structure devient rapidement indiscernable. A quelques épaisseurs de cellules plus bas, on rencontre d'énormes cellules ovoïdes entre lesquelles, régulièrement, et toujours dans des directions opposées, apparaissent de très longues cellules, parfois filiformes, qui emportent jusqu'au bord du thalle des bouquets de trichoblastes.

Si l'on étudie des coupes transversales dans la crypte à trichoblastes (fig. 18), on reconnaît la limite de cette crypte constituée de cellules corticales, très riches en cytoplasme et en inclusions, et fort peu vacuolisées; Dans une espèce de couronne, on peut observer la section de cellules apparemment isolées : ce sont les sections des rameaux trichoblastiques. Enfin, au centre existe un groupe de trois cellules disposées en triangle : l'apex.

Des coupes réalisées sous la crypte à trichoblastes nous ont fait remarquer qu'au centre du thalle, on retrouvait une cellule issue de l'apicale : la cellule axiale autour de laquelle on peut reconnaître une couronne de cellules souvent réunies à la cellule axiale par des synapses plus ou moins nombreuses selon l'espèce et le niveau de coupe. Ces cellules constituent sans doute un groupe de péricentrales comme l'admettent différents auteurs. Elles sont elles mêmes entourées d'un pseudoparenchyme et d'un cortex.

Seule une étude en coupes sériées pouvait nous permettre de préciser cette structure compliquée.

"... La morphologie descriptive et comparée des Algues fournit les matériaux indispensables à la compréhension des mécanismes qui règlent la différenciation et l'évolution des éléments morphologiques d'une fronde cladomienne les uns par rapport aux autres".

Marie-Thérèse L'HARDY-HALOS

- Thèse -

IV - CROISSANCE ET MORPHOGENESE

1 - Chez *Laurencia obtusa*

Nous avons donc étudié le mode de croissance et la morphogénèse de *Laurencia obtusa*, et nous avons vérifié les similitudes avec les deux autres espèces.

Les observations réalisées nous ont fait conclure qu'au sommet de l'apex, une cellule apicale (fig. 19 - 20) assure la croissance du thalle par une série de divisions obliques inclinées à 45° engendrant les segments sous-jacents. Chaque segment, dès sa formation, se scinde en deux suivant un plan perpendiculaire à celui de la première division (fig. 19).

Ainsi se retrouve, au début du fonctionnement de l'apex, le schéma classique des cladomes à croissance monopodiale édifiés par le fonctionnement d'une initiale axiale génératrice de l'axe cladomien, et d'initiales latérales productrices des ramifications secondaires.

Les initiales latérales subissent une série de divisions suivant des plans grossièrement parallèles à celui de la division qui les a engendrées. Il en résulte une file de cellules correspondant au stade juvénile du trichoblaste (fig. 19 - 20) : jeune phyllidie à tagmatisation monomère. Cette structure demeure nettement reconnaissable jusqu'au 5° ou 6° segment. Il n'y a, à ce stade, qu'une seule péricentrale par cellule axiale, laquelle est surmontée uniquement par un jeune trichoblaste.

La structure se complique ensuite très rapidement. A partir de chaque coxale, parallèlement au trichoblaste, se développe une pleuridie à cellules ovoïdes, énormes, très vacuolisées. Les pleuridies se ramifient selon un mode pseudodichotome : le filament pleuridien primaire donnant des filaments pleuridiens secondaires, tertiaires, (fig. 19) etc... Les cellules distales de tous les filaments pleuridiens sont en contact avec l'extérieur et constituent le cortex. Ces cellules corticales sont beaucoup plus petites que les cellules pleuridiennes sous-jacentes, cuboïdes, très riches en organites et inclusions. A ce moment, les trichoblastes ont acquis leur forme définitive : la cellule basale du trichoblaste, portée par la coxale a l'aspect d'une bouteille dont le col s'érige hors du thalle et constitue une hampe portant à son sommet un bouquet de rameaux (fig. 20).

La division de la cellule apicale et les divisions ultérieures, ainsi que les transformations des différentes cellules s'effectuent selon une séquence bien définie dont la représentation graphique est assimilable à une hélice tristique dextrogyre. Des coupes transversales sériées dans la crypte à trichoblastes nous ont en effet montré que toutes les cellules, y compris la cellule suprabasale, sont disposées en une spirale à divergence de $1/3$ (fig. 21). De même, des coupes transversales réalisées sous la crypte à trichoblastes nous ont appris que sur le même niveau de coupe, trois cellules "péricentrales" sont visibles. Cependant, ce nombre peut s'élever à 6 ou 7 dans les parties basales du thalle (fig. 22). A partir de ce phénomène, et après une étude approfondie de la structure du thalle, la conclusion de nos observations permet de mettre en doute la formation des péricentrales selon le processus décrit par différents auteurs.

A chaque cellule axiale ne correspond qu'une seule coxale qui, en vieillissant, devient identique aux cellules pleuridiennes auxquelles elle a donné naissance (fig. 20) alors que le développement des cellules axiales est beaucoup plus réduit. De ce fait, ces cellules axiales des zones âgées sont "entourées" de coxales qu'elles n'ont pas engendrées. Par la suite, des synapses secondaires s'établissent entre ces différentes cellules.

D'autre part, les trichoblastes des *Laurencia* sont caducs. Leur chute se produit quand la croissance générale du thalle leur a fait atteindre les parties supérieures de la crypte apicale. Après la chute du trichoblaste, la coxale engendre une seconde pleuridie constituée également d'un filament pleuridien primaire porteur de filaments pleuridiens secondaires etc... Sa structure est identique à celle de la première pleuridie. Les cellules pleuridiennes bouchent la cavité laissée par la disparition du trichoblaste, et s'insinuent entre les autres cellules du thalle masquant la morphologie primaire (fig. 19).

La division au niveau de la cellule coxale s'effectue suivant une direction plus longitudinale que les premières par rapport à l'axe de la cellule coxale. Ces phénomènes, associés à la croissance et à la multiplication du système pleuridien assurent la pseudoparenchymatisation du thalle.

Chez les autres *Laurencia*, *hybrida* et *pinnatifida*, le système de croissance est identique à celui qui a été observé chez *Laurencia obtusa* ainsi que le montrent les figures 23 à 29. Cependant, chaque espèce présente de légères particularités ou des caractéristiques intéressantes à souligner.

Après avoir étudié comment se comporte le *Laurencia obtusa*, nous étudierons donc l'apex du *Laurencia hybrida* et du *Laurencia pinnatifida* en soulignant leurs particularités.

2 - L'apex de *Laurencia hybrida*

Il est identique à celui de *Laurencia obtusa*. Cependant, la taille des cellules étant plus petite, il est plus facile de se représenter le schéma d'élaboration du thalle.

Des coupes transversales (fig. 23) au niveau de l'apex révèlent clairement que celui-ci se comporte comme l'apex de *Laurencia obtusa*. Il est possible de repérer les différents supports des trichoblastes, et de retrouver leur chronologie. Leur disposition s'effectue selon une hélice tristique dextrogyre.

Chez *Laurencia hybrida*, les différences se situent dans le comportement du trichoblaste. Des coupes longitudinales (fig. 24 - 25) nous ont montré que la crypte à trichoblastes contient beaucoup plus de trichoblastes juvéniles et matures que celle de l'autre espèce. Ceci est dû à deux particularités : d'une part, le trichoblaste semble plus "solide", d'autre part, la cellule suprabasale du trichoblaste présente la faculté de s'allonger énormément, de devenir filiforme, et de s'insinuer entre les cellules, de sorte qu'elle peut longtemps réaliser son rôle : maintenir le trichoblaste au niveau de la crypte à trichoblastes.

Des coupes transversales sous la crypte à trichoblastes (fig. 26) à des niveaux différents nous ont montré les sections de ces cellules supra basales et leur disposition. L'accroissement rapide de leur nombre, sur des coupes relativement proches prouve que, contrairement à ce qui se produit chez *Laurencia obtusa*, il peut exister des trichoblastes portés par une cellule axiale situés à plus de 10 unités de la cellule apicale. De même, des coupes longitudinales sériées nous ont conduit à observer que les cellules supra basales prennent une allure hélicoidale et suivent : ainsi le mouvement que le fonctionnement de la cellule apicale imprime au thalle.

3 - L'apex de *Laurencia pinnatifida*

Il suit les mêmes règles que celui des deux autres espèces. Il respecte la même cinétique : disposition des cellules support des trichoblastes selon une hélice tristique dextrogyre en particulier (fig. 27) Cependant, si l'apex

est peu différent ; il semble plus compliqué, plus "touffu" que celui de *Laurencia obtusa* et *Laurencia hybrida*. Les cellules très petites et très nombreuses s'agencent et s'imbriquent de manière si étroite qu'il est impossible de retrouver les cellules axiales à quelques millimètres de l'apex. Les figures 28 et 29 montrent quatre aspects de cet apex en coupe longitudinale. Il existe des différences morphologiques avec *Laurencia obtusa* et *Laurencia hybrida*. Les jeunes coxales qui se développent aussitôt après la formation de la cellule axiale passent par une sorte de temps de latence, et ne donnent pas immédiatement un jeune trichoblaste. Il semble y avoir une discontinuité entre ce massif cellulaire et le reste de la crypte hérissée de trichoblastes.

Les cellules des trichoblastes de *Laurencia pinnatifida* sont très courtes et très aplaties, beaucoup plus que chez les deux autres espèces. La ramification est moins abondante, et le trichoblaste ne présente pas cet aspect luxuriant reconnu chez *Laurencia obtusa* et *hybrida*.

La cellule support qui a le même comportement que chez *Laurencia hybrida* (fig. 28 a - 29 a - 29 b) n'a cependant jamais cette apparence effilée que l'on observe chez *Laurencia hybrida*.

4 - Morphologie du trichoblaste

Après avoir relaté le comportement de l'apex des *Laurencia obtusa*, *hybrida* et *pinnatifida*, nous terminerons cette étude morphogénétique par la description du trichoblaste de *Laurencia obtusa*.

Cependant, avant d'entreprendre cette étude, il est bon de rappeler quelques définitions.

a - Les notions de phyllidies, trichoblastes, brachycladomes.

"M. CHADEFAUD (1960) appelle du nom de phyllidie, les rameaux à croissance réduite qui, chez les *Rhodomélacées*, se développent près du sommet des segments axiaux où ils accompagnent un cycle de coxales pleuridiennes (péri-centrales). D'abord interprétées comme des pleuridies majeures, elles sont actuellement considérées comme des axes de cladomes courts dont la régression évolutive est plus ou moins importante. Les phyllidies primitives ont une structure proche des cladomes et sont constituées d'un ou plusieurs brachycladomes (L'HARDY-HALOS, 1966) et lorsqu'elles sont évoluées, elles se réduisent à des trichoblastes". M. Th. L'HARDY-HALOS (1970). F. ARDRE (1966 - 1967) désigne sous le nom de brachyblaste, un système de brachycladomes.

b - Morphologie du trichoblaste de *Laurencia obtusa*.

Les trichoblastes de *Laurencia obtusa* (HUDS.) LAMOUR., situés dans la crypte apicale des extrémités des rameaux sont des phyllidies épicoxales à tagmatisation monomère disposées suivant une hélice tristique dextrogyre. Ces formations sont engendrées directement par la cellule coxale ou péricentrale, précédemment isolée par la cellule axiale. Près de l'apex, c'est une file de quelques segments cuboïdes à cytoplasme très riche et densément osmiophile. Dressés dans la crypte terminale à trichoblastes, ils sont alors fort peu ramifiés et n'entrent pas dans la structure complexe du thalle proprement dit. Après la 5e ou 6e division de la cellule apicale, à l'aisselle du trichoblaste et à partir de la coxale se développe un rameau pleuridien dont les cellules terminales tapissent les parois de la crypte ; les trichoblastes acquièrent alors leur forme définitive (fig. 20). La cellule basale, issue de la coxale prend l'aspect d'une bouteille dont le col se prolonge par une cellule suprabasale (fig. 20) longue et étroite. C'est à partir de la cellule contigüe à la cellule suprabasale que les digitations du trichoblaste vont se disperser suivant un ordre bien défini (fig. 30 - 31 - 32). Cette cellule (1) cuboïde a les faces supérieures tronquées. A partir des celle-ci se dressent deux segments, l'un (2) ayant l'aspect de la cellule qui est à son origine, supporte une fraction plus importante des ramifications du trichoblaste, tandis que l'autre, article jumeau (2), plus allongé, est à l'origine de ce que l'on pourrait appeler un rameau secondaire. Ainsi, la partie favorisée a pour base une cellule (2), base d'une ramification ayant pour résultat une cellule favorisée (3) et une cellule dominée (3) (fig. 30 - 31 - 32). Ce phénomène se manifestera régulièrement jusqu'à la 3e division. A partir de la 4e division la ramification ne se produit pas directement sur une cellule favorisée. Elle se réalise sur une cellule de type dominé intercalaire (fig. 32). Cette cellule semble drainer les potentialités de la cellule favorisée, sans pouvoir les exprimer.

Il est aussi possible que certaines cellules favorisées donnent naissance à deux cellules de type favorisé, mais c'est un cas exceptionnel (fig. 31).

Les rameaux secondaires du trichoblastes, portés par une (fig. 1- 2) ou parfois deux cellules dominées (fig. 2), ont une structure identique à celle du rameau principal. Ils portent des rameaux tertiaires dont les files de cellules terminales sont limitées à 5 articles (fig. 30 - 31 - 32).

Les brachycladomes secondaires sont disposés suivant une hélice tristique dextrogyre. De même, les brachycladomes tertiaires sont disposés suivant une hélice identique sur les brachycladomes secondaires.

c - Morphologie du trichoblaste de Laurencia hybrida et Laurencia pinnatifida.

Chez ces deux espèces, le comportement des cellules trichoblastiques est identique, il n'existe que des différences d'ordre morphologiques qui ont été ou seront indiquées.

V - DISCUSSION A PROPOS DE LA CROISSANCE ET DE LA MORPHOGENESE

1 - L'édification du thalle

L'anatomie des *Laurencia* a déjà été étudiée par plusieurs auteurs.

NAEGELI (1847) décrit le premier l'anatomie du *Laurencia obtusa* et du *Laurencia papillosa* (qu'il considère comme les *Chondrus tenuissima* et *dasyphylla*). Selon cet auteur, les cellules axiales sont si courtes et les cellules péricentrales si longues qu'à 1 cellule péricentrale correspondent trois cellules axiales si bien qu'en coupe transversale, la cellule axiale semble entourée de trois cellules péricentrales.

FALKENBERG (1901) et KYLIN (1923 - 1928 - 1956) reprenant les travaux de NAEGELI et étudiant le *Laurencia pinnatifida* pensent que les segments se forment selon une spirale dextre à divergence de $2/5 - 3/8$. Une cellule se forme en premier, puis cette cellule donne naissance à deux cellules qui se décalent; l'une vers la droite et l'autre vers la gauche, si bien que la cellule centrale se trouve entourée par trois cellules péricentrales, ce qui donne l'impression comme le relate FRITSCH (1952) d'un axe entouré de trois rangées de cellules.

Nous avons montré par l'étude systématique des apex que la structure du *Laurencia obtusa* est différente de ce qu'ont observé ces auteurs et qu'en fait, l'organisation observée est un compromis des deux théories de l'organisation de ces thalles complété par des observations inédites.

- A une cellule axiale ne correspond qu'une seule cellule coxale,
- l'ampleur des cellules coxales fait qu'une cellule axiale peut se trouver en rapport avec plusieurs cellules coxales qu'elle n'a pas engendrées,
- les cellules sont disposées suivant une hélice tristique dextrogyre à divergence de $1/3$.

La première affirmation, si elle n'est pas clairement émise par NAEGELI (1847) est tout au moins sous-entendue. La seconde relève de l'hypothèse de NAEGELI (1847) mais tient également de celles de FALKENBERG (1901) et de KYLIN (1923 - 1928 - 1956) qui ont remarqué, l'un, que des cellules se trouvant en contact ne forment pas forcément une succession filiale, et les autres que les cellules axiales et coxales sont morphologiquement différentes. La troisième a été émise par FALKENBERG (1901) et KYLIN (1923 - 1928 - 1956) qui

montrent que les cellules sont disposées selon une hélice tristique dextrogyre.

Nos propres observations complétant celles des auteurs précédents permettent de démontrer que le comportement des cellules proches de la région apicale, bien défini et logique, autorise à présenter un schéma d'élaboration du thalle qui ne soit pas en contradiction avec ce que l'on observe chez d'autres algues systématiquement proches, mais bien au contraire place les *Laurencia* dans un type d'organisation bien précis.

Toutefois, le fait que les trichoblastes sont de formation antérieure aux pleuridies est sans aucun doute un élément nouveau, qui, jusqu'à présent, est propre aux *Laurencia*, et en tout cas, reste différent de ce que l'on observe chez les autres *Rhodomélacées*.

Nos observations tendent à montrer que le thalle des *Laurencia* se présente dans un premier temps comme une série d'éléments, tous identiques, empilés les uns sur les autres, et légèrement décalés les uns par rapport aux autres (structure périodique). A ce premier stade, la cellule coxale issue de l'axiale donne naissance à une jeune phyllidie.

Dans un deuxième temps, la structure se complique par l'élaboration d'une pleuridie à partir de la coxale.

Enfin, après la chute du trichoblaste, l'édification du thalle se complète par la pseudoparenchymatisation qui masque la structure primitive.

En résumé, le thalle se présente comme une file plus ou moins nette de cellules axiales à croissance indéfinie supportant selon une tagmatisation monomère des pleuridies à croissance limitée qui s'agencent et forment de faux tissus. Cette définition correspond à celle d'un cladome uniaxial à croissance monopodiale. Le thalle du *Laurencia obtusa* est donc un thalle cladomien à structure rhodoméloïde et à pseudoparenchyme. Son édification est d'origine pleuridienne et se rapproche de ce que l'on observe chez certaines *Delesseriacées* à cellules intercalaires.

2 - La symétrie

Il est un problème à discuter qui semble à première vue difficile à expliquer : comment se fait-il que le thalle présente chez le *Laurencia obtusa* une symétrie axiale, chez *Laurencia hybrida* une symétrie axiale avec des traces de symétrie dorsiventrale, et chez le *Laurencia pinnatifida* une symétrie dorsiventrale. Il faut tout d'abord mettre certaines choses au point.

1 - Les apex sont identiques chez les trois espèces étudiées. Les quelques différences qui se font jour ne peuvent suffire à expliquer la différence de symétrie.

2 - Il ne faut pas non plus exagérer les types de symétrie. Nous avons souvent trouvé, tout au moins en ce qui concerne les échantillons récoltés au "Cran aux Oeufs" des *Laurencia pinnatifida* qui ressemblaient fort au *Laurencia hybrida* et chez qui la symétrie dorsiventrale n'était pas très marquée. Il semble que souvent, il ne faille pas chercher ailleurs que dans les premiers stades, c'est-à-dire dans les parties jeunes, des types de symétrie bien définis.

Dans les parties âgées, la pseudoparenchymatisation a souvent tôt fait de masquer les traces de la symétrie dorsiventrale même chez le *Laurencia pinnatifida*. L'examen de coupes transversales nous a montré que bien plus qu'à un fonctionnement différent de l'apex, les différentes symétries étaient dues à une disposition, un agencement, différents des cellules, et même plus, à une forme différente de celles-ci.

Chez le *Laurencia obtusa*, les cellules sont de formes subcylindrique et alignées presque parallèlement au grand axe du thalle. De ce fait, la symétrie est forcément axiale.

Chez le *Laurencia hybrida*, les cellules ont tendance à devenir ellipsoïdes. Les différences de dimensions entre les deux axes de l'ellipse sont faibles et les grands axes ont tendance à s'orienter selon une direction préférentielle. De ce fait, le thalle s'aplatit.

Chez le *Laurencia pinnatifida*, assez souvent, les cellules sont franchement ellipsoïdes et les différences de longueur d'axe sont importantes. Comme dans le cas précédent, les grands axes sont disposés selon une direction bien définie. Le thalle est plat et présente une symétrie dorsiventrale, mais non bilatérale stricte. Toutefois, dans certains cas, lors de la pseudoparenchymatisation, et surtout, dans les parties âgées, cette disposition peut être plus ou moins bien respectée, ce qui explique le fait que l'on puisse trouver des thalles peu aplatis.

3 - Comparaison des résultats avec d'autres travaux

Les résultats que nous avons obtenu dans l'étude de la morphogénèse du *Laurencia obtusa* s'intègrent fort bien dans une série de travaux à partir desquels des auteurs comme CHADEFAUD, ARDRE ou l'HARDY-HALOS n'ont pas hésité à

donner des définitions bien précises tirées de l'analyse du comportement de leur matériel. Nous tenterons d'établir des analogies entre les résultats obtenus par ces auteurs et nos propres travaux, et de replacer notre étude au sein de son contexte.

L'étude du fonctionnement de l'apex a montré qu'il existait plusieurs constantes dans l'élaboration du thalle.

- 1 - Edification du trichoblaste juvénile.
- 2 - Transformation du trichoblaste juvénile en trichoblaste mature et formation de la pleuridie.
- 3 - Chute du trichoblaste et début de pseudoparenchymatisation.

Nous n'avons aucune expérimentation qui nous permette de conclure à un enchaînement de ces faits, c'est-à-dire à une réaction de l'un due à l'action de l'autre, mais la succession est beaucoup trop rigide et impérative pour être soumise uniquement au hasard.

Nous avons montré lors de l'étude descriptive qu'il existait un rythme dans le comportement des cellules. Ce rythme a déjà été étudié par CHADEFAUD, ARDRE, et surtout L'HARDY-HALOS en particulier chez les *Céramiacées*.

Nos observations se superposent parfaitement avec ce que cet auteur observe chez les petites *Céramiacées*, et les définitions qu'il reprend (cladomes, pleuridies) sont parfaitement adaptées à notre matériel puisque nous y retrouvons les mêmes structures (péricentrales, filaments pleuridiens d'ordre 1, 2, 3 etc...). Les seules différences se manifestent au niveau du trichoblaste. Nous en discuterons plus loin. Cependant, dès maintenant, nous pouvons émettre quelques hypothèses au sujet des interrelations entre les trichoblastes et le reste du thalle.

L'HARDY-HALOS (1966 - 1968 - 1971) a montré qu'il existait des inhibitions dues à l'axe affectant les pleuridies et les basales des filaments pleuridiens secondaires, et une hiérarchisation de la fronde (1969 - 1970).

En ce qui concerne le *Laurencia obtusa*, le trichoblaste semble jouer un rôle important vis à vis de la coxale pleuridienne (qui est en fait la cellule basale du trichoblaste) puisqu'il est nécessaire qu'il atteigne une certaine morphologie pour que naisse la pleuridie.

4 - Hypothèses de travail

D'autre part, remarquons encore que, pour que se produise ce phénomène, il faut que le trichoblaste juvénile possède un certain nombre de cellules.

Nous pouvons émettre à ce sujet trois hypothèses que nous n'avons pu vérifier dans le présent travail. Nous nous évertuerons à déceler les mécanismes de fonctionnement dans un travail ultérieur malgré les difficultés d'ordre technique.

1 - Toute cette série de phénomènes peut être due uniquement à une inhibition de l'apicale qui ne permettrait que la formation des files de cellules trichoblastiques. Il y aurait un gradient d'inhibition décroissant à partir de l'apicale, et l'inhibition de la coxale serait levée au niveau où nous décelons l'apparition du trichoblaste mature et de la pleuridie.

2 - Il est aussi possible que la coxale soit inhibée par la cellule terminale du trichoblaste qui pourrait être considérée comme une apicale secondaire.

L'inhibition serait levée quand la cellule trichoblastique serait assez éloignée de la seconde (existence à nouveau d'un gradient). Il y aurait alors développement du trichoblaste juvénile en trichoblaste mature.

3 - Ou bien encore, et beaucoup plus probablement, il s'agit d'une combinaison des deux avec des réactions en cascade.

- Il y aurait une inhibition du trichoblaste par l'apicale comme en 1.

- Il y aurait inhibition de la coxale par la cellule terminale du trichoblaste (apicale secondaire).

Ces deux inhibitions se manifesteraient selon un gradient décroissant de la cellule terminale vers le centre du thalle.

Lorsque l'inhibition du trichoblaste par l'apicale cesserait, celui-ci formerait ses ramifications, ce qui leverait l'inhibition par la cellule terminale trichoblastique sur la coxale. Il y aurait alors édification de la pleuridie. La chute du trichoblaste leverait complètement toute trace d'inhibition ce qui expliquerait que la pseudoparenchymatisation ne s'effectue qu'après la chute du trichoblaste. Une série d'expériences théoriquement faciles à réaliser pourrait confirmer ces présomptions.

5 - Discussion à propos des trichoblastes

a - Comparaisons avec les cladomes vrais.

A la lumière de ce qui vient d'être dit, et en accord avec M. Th. HALOS (1966) et F. ARDRE (1967) le trichoblaste du *Laurencia obtusa* se comporte comme

un brachyblaste ou système de brachycladomes. Une cellule privilégiée joue le rôle d'apicale secondaire. Elle coiffe l'axe du trichoblaste ou rameau principal et correspond à celle coiffant l'axe du cladome vrai. Les ramifications dominées à croissance limitée ou axes secondaires du trichoblaste, que l'on peut qualifier de brachycladomes, et dont l'ensemble s'insère à partir d'une cellule dominée sur l'axe du trichoblaste, correspondent à un axe cladomien secondaire latéral porteur d'un axe cladome tertiaire dont le développement est limité à 5 cellules.

Les similitudes avec le cladome vrai semblent donc évidentes :

- 1 - Par la présence d'un filament axial porteur de ramifications latérales,
- 2 - par une tagmatisation et une phyllotaxie très précises identiques à celles du cladome père.

b - Comparaisons avec les trichoblastes des autres Rhodomélacées.

Comme chez les autres *Rhodomélacées*, les trichoblastes sont portés par une axiale, et leur tagmatisation est monomère. Mais, contrairement à certaines autres *Rhodomélacées*, le trichoblaste semble étranger à l'appareil reproducteur. Le sens de l'hélicométrie (dextre) et la divergence (1/3) sont nettement fixés : ils sont les mêmes que ceux du cladome père, et identiques pour les brachycladomes secondaires et tertiaires.

Il n'existe ni cellules coxales ni pleuridies sur ces formations.

Ces formations appellent des discussions et des commentaires.

1 - Les formations phyllidiennes de *Laurencia obtusa* ne sont pas des cladomes à cause de leur développement plus limité.

2 - Elles ont des affinités certaines avec les brachycladomes, mais il est difficile de les loger dans cette catégorie compte tenu du fait que ces formations sont caduques, et semblent donc incapables de rendre un cladome.

D'autre part, contrairement aux autres formations secondaires leur genèse s'effectue avant celle des pleuridies, et non pas après celle-ci.

3 - Enfin, il est aussi difficile de les classer dans la rubrique trichoblastes. Ce sont évidemment des éléments caducs, mais des indices d'ordre cytologique (présence du corps en cerise chez *Laurencia obtusa* dans les trichoblastes et dans les cellules corticantes du thalle, richesse du cytoplasme dans les stades jeunes), alliés à des indices morphologiques ou morphogénétiques

(équivalence de structure avec les cladomes, tagmatisation identique, phyllo-taxie, précocité de formation) trahissent une ressemblance trop étroite avec les cladomes pères. Les phyllidies de *Laurencia obtusa* semblent donc être des formations d'aspect trichoblastique, à structure de brachyblastes, sans doute plus évoluées que ceux-ci puisqu'elles précèdent la formation des pleuridies bien qu'étant issues de la même coxale.

c - L'édification du trichoblaste.

Nous avons montré que certaines cellules trichoblastiques supportaient une fraction plus importante du trichoblaste que leurs jumelles. Il y a donc répartition inégale des potentialités dans deux cellules issues de la même cellule mère, on peut donc parler de dominance de l'une sur l'autre, c'est pour-quoi nous avons fait une distinction entre des cellules favorisées et des cellules dominées. Il semble fort probable que ce phénomène s'apparente à ce qui a été envisagé dans le cas de la cellule apicale. Nous avons envisagé que le trichoblaste ne se transformait en trichoblaste mature que lorsque la cellule "apicale" du trichoblaste était située à quelques cellules de distance de la cellule où apparaissait la ramification. Dans le cas où ce phénomène serait dû à une dominance "apicale", il est logique d'envisager l'existence d'un gradient. D'autre part, nous avons montré que la ramification se produisait à partir de la cellule contiguë à la cellule suprabasale, c'est-à-dire au niveau du troisième article.

L'ensemble des rameaux s'insère selon une hélice tristique dextrogyre (comme les pleuridies du cladome). Chaque ramification donne naissance à une cellule favorisée et une cellule dominée. Ce système édifie un trichoblaste qui présente l'aspect d'un cladome et laisse présumer d'un fonctionnement analogue.

1 - La cellule coiffant l'axe du rameau trichoblastique principal à fonction d'apicale empêcherait la formation de rameaux trichoblastiques aussi importants que celui-ci.

2 - Les cellules terminales des rameaux trichoblastiques secondaires sont de deux types : les unes, cellules terminales des rameaux secondaires favorisés, inhiberaient le développement des rameaux issus de cellules dominées, les autres, cellules terminales dominées subirait ce phénomène.

3 - Remarquons qu'au cours de l'édification du trichoblaste la répartition des potentialités dans les différentes cellules dominantes pourrait très bien faire que ces potentialités divisées n'exercent plus de rôle suffisamment important pour empêcher que la coxale élabore la pleuridie. De même, après la chute du trichoblaste le déclenchement de la pseudoparenchymatisation se trouve expliqué pour les mêmes raisons.

"Comparée à l'atome, grain de matière inorganique, la cellule apparaît comme un grain naturel de vie. Elle constitue l'unité vitale dans tout organisme".

Andrée TETRY

- La vie -

VI - ETUDE CYTOLOGIQUE DE LAURENCIA OBTUSA

L'étude cytologique de *Laurencia obtusa* fut entreprise parallèlement à l'étude morphogénétique pour tenter de découvrir s'il existait des interférences notoires entre les situations et les destinées des cellules et leur contenu.

Après avoir étudié dans un premier temps les éléments cellulaires par l'observation de coupes colorées par les méthodes citées au paragraphe "techniques", nous sommes passé rapidement à l'étude ultrastructurale des différents éléments. C'est pourquoi, nous nous apesantirons uniquement sur les observations réalisées en microscopie électronique, et nous citerons uniquement les détails originaux observés en microscopie photonique.

1 - La paroi

Elle est fort complexe et présente des variantes selon les points où on l'étudie.

La paroi séparant deux cellules corticales, une cellule corticale et une cellule sous-corticale, ou deux cellules du pseudoparenchyme est formée d'empilements lâches de fibrilles longues, densément osmiophiles, avec à certains niveaux des zones plus marquées, déposées sur la lamelle moyenne peu opaque aux électrons.

Secondairement, dans les parois âgées, (Pl. 1 a) les fibrilles s'anastomosent et forment un réseau à maille de plus en plus ténue à mesure que l'on s'approche de la lamelle moyenne. Celle-ci subit elle aussi la même modification et présente par endroits des corps très osmiophiles. Toutefois, le réseau de fibres est toujours beaucoup moins lâche que dans la paroi primaire. Les parois âgées peuvent ainsi atteindre des dimensions importantes (4 μ).

La paroi en contact avec le milieu extérieur (Pl. 1 b) a une texture beaucoup plus serrée que la paroi de l'autre type. Les fibrilles sont plus courtes et de plus en plus serrées vers l'extérieur. La partie externe est très osmiophile. A ce niveau, certaines structures sont discernables. Elles seront décrites par la suite. Comme dans le cas précédent, des anastomoses orthogonales s'établissent entre les fibrilles principales.

Au niveau des jonctions entre plusieurs cellules (Pl. 1 c); dans les angles laissés "vides", c'est la lamelle moyenne qui emplit l'espace "libre".

Comme précédemment, la lamelle moyenne présente un réseau de fibrilles très important, surtout dans le cas de cellules âgées. Elles sont beaucoup plus denses aux électrons que celles de la paroi primaire et, dans les parties proches de la jonction, cette structure se poursuit entre les parois. Le réseau y est plus prononcé, et la maille plus fine.

Dans les deux exemples cités, les fibrilles peuvent dans certains cas se plisser et former des successions "en accordéon".

En microscopie photonique, la coloration par le bleu de méthylène associée au rouge de ruthénium, et le rouge de ruthénium seul, a donné une belle coloration rouge violacé dans le premier cas, et rouge rosé dans le deuxième cas, ce qui indique que la paroi est riche en composés pectiques.

La coloration bleue intense obtenue par l'action de la safranine associée au bleu à l'eau montre que cette paroi est riche en cellulose.

Dans les parois en contact avec le milieu extérieur, que ce soient les parois d'une cellule apicale, d'un trichoblaste ou d'une cellule corticale, il est possible de distinguer des structures entrant dans la composition de la paroi.

Cette paroi est limitée vers l'extérieur par 4 couches :

1 - une couche externe A de 20 A° d'épaisseur, peu dense aux électrons (Pl. XIV C).

2 - Une couche médiane B fine de 15 A° , opaque aux électrons (Pl. XIV C).

3 - Une couche interne C un peu moins opaque que la couche interne, et d'épaisseur égale à celle-ci (Pl. XIV C).

4 - Une couche profonde D (ID) de 10 A° très opaque aux électrons qui doit retenir toute notre attention : dans les cellules corticales, il existe au niveau du plasmalemme des extrusions cytoplasmiques individualisées par une membrane (Pl. I B). Ces extrusions contiennent des substances dont l'osmiophilie est comparable à celle de la couche profonde (Pl. I B). On les retrouve dans la zone à texture lâche proche du cytoplasme (Pl. I B), mais aussi dans la zone à texture plus serrée (Pl. I B). Elles donnent l'impression de se former par vagues successives (Pl. I B) qui progressent à l'intérieur de la paroi et qui aboutissent à la couche profonde.

2 - Les synapses

Les synapses, ou "pit connections" des algues rouges ont été observées au microscope photonique et au microscope électronique.

En microscopie électronique, elles se présentent sous la forme de masses réfringentes in vivo ou après fixation. De forme lenticulaire, elles sont enchâssées dans la paroi séparant deux cellules.

Elles donnent l'impression d'être situées au bout d'un pédoncule cytoplasmique, et leur aspect conduit à penser qu'elles assurent une liaison entre les deux cellules séparées par la paroi. Il est possible de les colorer par le rouge de ruthénium et le bleu de méthylène.

Au niveau des contacts entre la paroi cellulaire et la synapse, la paroi est brutalement interrompue sans qu'aucun amincissement ne prépare l'interruption.

L'étude de la synapse en microscopie électronique nous a montré qu'elle avait en coupe longitudinale une forme parallélépipédique, ou lenticulaire plus ou moins allongée (II A, B, C, D). Les dimensions sont assez peu variables dans la même espèce (2μ x $0,6 \mu$).

En coupe longitudinale tangentielle (II B, II D) les extrémités de la synapse apparaissant arrondies, sont débordées par la paroi. En coupe longitudinale radiale, il existe une échancrure au niveau des extrémités de la synapse (II A, II C). A partir de cette échancrure s'échappe un faisceau de matériel fibrillaire dense aux électrons (II A - II C).

En coupe transversale, la synapse se présente sous la forme d'un bouton pression qui pince la paroi cellulaire (II E). La partie de la paroi constituée par la matrice peu opaque parcourue par un réseau de fibrilles est amincie au niveau du contact avec la synapse, tandis que la lamelle moyenne aurait plutôt tendance à s'écraser.

Du point de vue de sa structure, la synapse est hétérogène (II A, B, C, D, E). Elle est limitée par une paroi très dense aux électrons, d'épaisseur constante (20 \AA), visible sur toutes les faces. Elle contient un matériel d'aspect granuleux qui peut englober des inclusions beaucoup plus osmophiles, de taille variable (II B, II D).

L'étude en microscopie électronique montre qu'il n'existe aucune communication entre deux cellules voisines par l'intermédiaire de la synapse.

A ce niveau, le plasmalemme présente des structures caractéristiques qui seront décrites dans le paragraphe traitant du cytoplasme.

3 - Le corps en cerise

Nous avons repris l'étude du corps en cerise à la lumière des travaux de (J. et G. FELDMANN (1958)) sur le *Laurencia obtusa*, des travaux de BODARD (1968) sur le *Laurencia scoparia*, et de nos travaux personnels (GODIN (1970)) réalisés sur le corps en cerise du *Laurencia scoparia*.

a - Localisation - Morphologie.

Le corps en cerise est une inclusion logée dans une évagination du cytoplasme s'introduisant dans la vacuole des cellules corticales du thalle, et des trichoblastes. Chez le *Laurencia obtusa*, il existe en général un corps en cerise par cellule, parfois deux.

Des comptages réalisés dans différentes parties du thalle montrent que sa répartition est uniforme quelle que soit la partie du thalle à laquelle on s'adresse comme en témoigne le tableau ci-dessous.

(:	:	:	:)
(Nombre de corps en cerise par cellule	:	0	:	1	:
(:	:	:	2	:
(:	:	:	:)
(Axes	:	24	:	965	:
(:	:	:	11	:
(:	:	:	:	1000
(:	:	:	:)
(Rameaux secondaires	:	13	:	946	:
(:	:	:	41	:
(:	:	:	:	1000
(:	:	:	:)
(Rameaux terminaux	:	18	:	953	:
(:	:	:	29	:
(:	:	:	:	1000
(:	:	:	:)

Toutefois, le corps en cerise n'existe ni dans les cellules de l'apex, ni dans les cellules proches de l'apex (certaines cellules trichoblastiques et certaines cellules tapissant la paroi de la crypte à trichoblastes).

En observation in vivo, le corps en cerise apparaît comme une inclusion très réfringente, subsphérique à reniforme selon les faces où l'on observe, présentant en son centre une légère dépression au creux de laquelle s'érige un mamelon.

A partir de celui-ci un fin tractus, souvent sinueux le relie au cytoplasme pariétal. Parfois, d'autres tractus traversant la vacuole le rattachent à d'autres parties du cytoplasme. Le corps en cerise paraît ne subir

aucune évolution : il a toujours la même taille (15 μ) à 1 ou 2 μ près dans toutes les cellules où il est présent, y compris les trichoblastes.

Au niveau de la crypte à trichoblastes, le corps en cerise apparaît brusquement, à partir d'un certain niveau sans que l'on puisse déceler en microscopie photonique aucune trace de sa formation, tout au moins dans les cellules corticales. Cependant, en microscopie électronique, nous avons reconnu dans les trichoblastes des ébauches de corps en cerise présentant une structure organisée comme nous l'avons déjà signalé chez *Laurencia scoparia* GODIN (1970).

En microscopie photonique, aucune coloration, même pas celle obtenue par l'action du tetroxyde d'osmium qui est le seul fixateur à conserver assez bien le corps en cerise, et qui le colore en brun noir, n'a pu mettre cette structure en évidence. Un autre problème nous a préoccupé : le fait que le corps en cerise ne soit pas présent près de l'apex.

Nous avons pensé que c'était une question de lumière : le fond de la crypte étant dans l'ombre, les corps en cerise auraient répondu à la loi du tout ou rien : une certaine quantité de lumière aurait été nécessaire à leur présence ; au dessous de ce seuil il n'y aurait pas eu de corps en cerise, et au dessus de ce seuil, il aurait été présent. Nous avons expérimenté en plaçant des échantillons à l'obscurité complète. Ils conservèrent leurs corps en cerise comme les témoins. Il en fut de même dans toutes les cellules corticales d'échantillons ne recevant qu'un fin pinceau lumineux sur une partie de la surface de leur thalle.

Nous avons pensé à un tel type de phénomène parce que le corps en cerise apparaît au même niveau dans les cellules de la crypte apicale et dans les trichoblastes. Cependant, après l'étude de la croissance et de la morphogénèse de *Laurencia obtusa*, nous sommes enclin à penser que tout est fonction de la maturité de la cellule, mais ce problème nécessitant une longue expérimentation sort pour l'instant du cadre fixé à notre travail.

b - Nature physicochimique et structure du corps en cerise.

La microscopie électronique nous a apporté des informations intéressantes du point de vue de la nature physicochimique du corps en cerise.

J. et G. FELDMANN (1958) ont montré que le corps en cerise subit lors de la mort naturelle de la cellule des transformations caractéristiques.

1 - L'invagination ombiliquée disparaît par gonflement.

2 - Le contenu du corps en cerise devient granuleux.

3 - L'enveloppe cytoplasmique du corps en cerise craque. La substance granuleuse I du corps en cerise s'écoule dans la vacuole.

4 - A l'intérieur du corps en cerise persiste une substance finement granuleuse II dont les gouttelettes fusionnent et donnent de grosses gouttes d'aspect huileux.

5 - L'enveloppe cytoplasmique devient de plus en plus indistincte à partir de l'éclatement.

Il y a donc dans le corps en cerise deux substances distinctes dont l'existence est confirmée par l'étude chimique du corps en cerise réalisée par J. et G. FELDMANN (1958) que nous avons reprise en obtenant des résultats identiques. Ces observations montrent qu'il existe deux composés ; l'un de nature lipodique, l'autre représentant une fonction aldéhydique.

Les observations réalisées au microscope électronique semblent confirmer ces résultats. Le corps en cerise, d'aspect homogène en microscopie photographique se présente en microscopie électronique sous des aspects différents. Il est possible de faire des rapprochements entre les structures que nous avons observées et les transformations du corps en cerise décrites par J. et G. FELDMANN (1958).

1 - Le corps en cerise peut se présenter sous la forme d'une masse sombre homogène, très opaque aux électrons. Dans ce cas, il ressemble à s'y méprendre à un globule lipidique.

2 - Le stade 2 correspond à une transformation du contenu du corps en cerise. L'osmiophilie diminue de manière notable et de petits éléments s'individualisent à l'intérieur du corps en cerise. Ce sont les "alvéoles" décrites par BODARD (1968).

Entre ces alvéoles, on discerne de très fins granules osmiophiles qui s'agencent autour des alvéoles dans une trame transparente aux électrons (III A).

Ces transformations affectent également la zone du hile (III B).

3 - Dans le cytoplasme entourant le corps en cerise apparaissent alors des sortes de saccules (III B, C, E) qui ont tendance à se regrouper mais qui fusionnent rarement (III E).

4 - Le corps en cerise acquiert alors une structure caractéristique en nid d'abeille : les "alvéoles" ont complètement disparu ; le corps en cerise semble être constitué d'une sorte de réticule à maille souvent hexagonale de dimension relativement constante (III C, IV A).

Dans une étape suivante, certains "bâtonnets" décrits par BODARD (1968) disparaissent, et la maille du réticule devient de plus en plus importante (IV C).

A ce stade, le reste du corps en cerise ressemble parfois étrangement à la paroi (IV B, IV C).

5 - Durant toute cette évolution, l'enveloppe cytoplasmique du corps en cerise a tendance à disparaître et devient invisible en fin d'évolution, quand il ne persiste plus que le réseau à maille lâche.

Il est indéniable qu'il existe des similitudes sinon de composés, du moins de constructions ou de structures entre le corps en cerise et la paroi. Ces faits sont corroborés par les résultats de l'observation du pédicelle du corps en cerise déjà entreprise sur le *Laurencia scoparia* et reprise sur le *Laurencia obtusa*.

c - Le pédicelle du corps en cerise et la zone du hile.

Comme celui du *Laurencia scoparia*, le pédicelle du corps en cerise du *Laurencia obtusa* a la même structure que la paroi et s'anastomose avec elle.

Le pédicelle en coupe transversale présente des aspects différents selon les niveaux où on l'étudie, près de la jonction avec la paroi, et du centre vers la périphérie, le pédicelle est composé d'un axe ténu (V A) formé d'une structure opaque aux électrons constituée par un faisceau de fibrilles semblables à celles qui composent la lamelle moyenne séparant les parois de deux cellules (I). Autour de cet axe opaque se dessine une couronne sans structure apparente de 30Å d'épaisseur. Vient ensuite une seconde couronne formée de fibrilles anastomosées constituant un réseau plus ou moins serré selon les endroits. Toute cette structure est englobée dans un manchon cytoplasmique contenant des organites et des inclusions que nous décrivons par la suite.

Au niveau de la jonction entre le pédicelle et la paroi, le pédicelle peut ne pas être séparé de la paroi par le cytoplasme sur tout son pourtour. Cependant, dans ce cas, les fibrilles du pédicelle et celles de la paroi sont en discontinuité, déjà à l'intérieur de la paroi, le pédicelle se présente

comme une entité, et ceci, d'autant plus clairement que la paroi est âgée (III B).

L'axe du pédicelle peut parfois acquérir des dimensions importantes. Dans ce cas la structure opaque aux électrons est déportée vers la périphérie, et l'axe proprement dit est occupé par un réseau à maille beaucoup plus lâche que le reste du pédicelle. Dans les parties moyennes, le pédicelle peut acquérir des dimensions très réduites (V C). La diminution des mensurations s'effectue aux dépens des fibrilles de la couronne externe moins nombreuses et moins tassées que celles des parties proches de la paroi.

Dans la région proche du hile, la structure du pédicelle est maintenue comme le montre une coupe passant par une inflexion du pédicelle le découvrant en coupe transversale, longitudinale, radiale et tangentielle (V D). Sur cette électrographie, une partie du hile est également visible. De même l'électrographie III A montre une discontinuité très nette entre le hile et le pédicelle du corps en cerise. Le hile a la même structure que le corps en cerise. Son extrémité distale vient s'enfoncer dans l'extrémité du pédicelle ou s'appuyer contre lui.

4 - Les plastes

Les plastes se présentent sous la forme d'organites lenticulaires limités par une membrane double : l'enveloppe plastidale (VI - VII). Dans un stroma granuleux (VI - VII) se dessinent des thylacoïdes (VI - VII). Ils sont formés de deux zones opaques aux électrons séparées par une zone claire. La distance qui sépare les deux éléments opaques est fort variable, et il peut se former des espaces relativement importants.

Les lamelles les plus externes épousent les contours de l'enveloppe plastidale (VI - VII) tandis que dans la partie profonde du plaste, elles sont disposées selon une direction parallèle au grand axe de celui-ci (VI - VII).

Parfois, certains thylacoïdes peuvent s'arranger selon des directions autres, mais c'est un cas relativement rare. Aux extrémités du plaste, les lamelles ont tendance à concourir et parfois elles s'anastomosent.

Entre les thylacoïdes, on note la présence de granules très osmiophiles : les globules lipidiques (VI - VII) disposés dans le stroma. Ils peuvent repousser les thylacoïdes. Il existe des taches osmiophiles formées de granules disposés par groupes de part et d'autre des thylacoïdes : les phycobilisomes, supports du pigment surnuméraire.

Parfois, entre les thylacoïdes on note la présence de taches claires qui peuvent présenter une structure légèrement réticulée. Sans vouloir présumer de leur nature nous discuterons de leurs affinités dans un paragraphe suivant (VI - VII).

Dans certains cas, les thylacoïdes s'écartent et des alvéoles transparentes aux électrons se forment (VII) :

Elles restent d'abord réunies l'une à l'autre par de fins tubercules, puis s'isolent en présentant une nette tendance à s'aligner selon la direction du grand axe du plaste comme les thylacoïdes (VII). Ces observations ne correspondent pas à une structure de dégradation du plaste que nous avons suivie. Lors de sa dégénérescence, le plaste voit ses thylacoïdes disparaître et se "dissoudre" dans la matrice qui devient extrêmement granuleuse et très riche en globules lipidiques.

5 - Le noyau

Nous l'avons étudié coloré par l'hématoxyline selon REGAUD, et par le carmin acétique. Il se présente différemment selon les types cellulaires dans lesquels on l'étudie comme nous en discuterons par la suite.

En microscopie électronique, il a l'aspect d'une masse granuleuse limitée par une enveloppe interrompue par des pores. A l'intérieur de cette matrice, il existe une masse très osmiophile, fragmentée, constituée par des granules à degré d'osmiophilie variable : le nucléole. Il peut émettre des extrusions se présentant sous la forme de granules ténus et très denses aux électrons disposés dans des parties privilégiées du noyau.

Le long de l'enveloppe nucléaire, il existe des granulations à osmiophilie moyenne que l'on retrouve également dans la matrice. Nous n'avons pu jusqu'à présent déceler leur origine. Assez souvent le noyau est entouré de grains d'amidon floridéen.

6 - Les mitochondries et les corps multivésiculaires

Les mitochondries caractéristiques sont des mitochondries à tubules de ($1\mu \times 0,5\mu$). Les dimensions des tubules contenus dans l'enveloppe double varient entre 20 \AA et 30 \AA .

A côté de ces mitochondries normales, il existe d'autres structures à aspect de mitochondries, mais dont le comportement ne permet pas de les classer

dans cette rubrique. Cesont les corps multivésiculaires émettant dans le cytoplasme des substances osmiophiles et des vésicules.

Les substances osmiophiles se forment dans les tubules, passent dans la matrice du corps multivésiculaire et se retrouvent dans le cytoplasme qui l'entoure.

Les vésicules se forment aux dépens de l'enveloppe du corps multivésiculaire. Cette enveloppe est constituée d'une double membrane. L'espace séparant ces deux membranes s'élargit en certains points privilégiés. Les deux membranes ont tendance à s'arquer (surtout l'extérieure). Une alvéole se forme, qui s'isole du corps multivésiculaire, et qui emporte dans le cytoplasme une substance à osmophilie moyenne.

7 - L'appareil de Golgi

A côté des structures classiques qui ont déjà été décrites, nous avons rencontré un appareil de Golgi à structure originale.

Son aspect est celui d'un empilement de fins tubules ou saccules golgiens interrompus, très arqués, presque repliés sur eux-mêmes. Ces saccules sont disposés en deux rubans qui se rejoignent aux extrémités de l'appareil de Golgi. Tous les tubules sont enveloppés par une membrane.

Aux extrémités de l'appareil de Golgi, se forment des vésicules aux dépens de l'enveloppe externe, à laquelle on peut parfois les trouver encore réunies.

Ces vésicules golgiennes nombreuses, groupées, et de taille relativement constante (120 \AA) ne semblent pas contenir de substances osmiophiles.

Après leur formation, les vésicules s'écoulent le long des tubules et se répartissent dans le cytoplasme.

8 - Le cytoplasme

Il occupe l'espace limité par deux membranes : le plasmalemma plaqué contre la paroi, et le tonoplasme limitant la vacuole. Le cytoplasme présente des aspects très variés. Il existe des plages claires qui ne sont limitées par aucune membrane, contenues dans des zones à osmophilie moyenne. Parfois, dans ces plages claires, il peut exister des structures réticulées. La matrice à osmophilie moyenne est bourrée de ribosomes. On peut distinguer des structures tubulaires constituant l'ergastoplasme.

Ces structures de l'ergastoplasme ont une morphologie très variable. Elles constituent parfois de longs éléments sinuant dans la matrice, où sont disposées en îlots où elles sont alignées parallèlement l'une à l'autre. Aux environs du pédicelle du corps en cerise, elles peuvent être groupées en anneaux concentriques. Dans le cas d'autres inclusions, elles peuvent les contourner (globules lipidiques, par exemple).

Le long de la paroi et le long de la synapse, le plasmalemme prend des aspects particuliers.

Le long de la paroi, il peut être rectiligne (XA), ou avoir tendance à se friper (XC) jusqu'à devenir parfois frisé sur la paroi (XB - D). Au niveau de la synapse, le plasmalemme est nettement festonné (II B - D - E). Il se trouve parfois à une certaine distance de la synapse (II E). L'espace séparant la synapse du plasmalemme est rempli par une substance un peu moins osmio-phile que le cytoplasme (II E).

9 - L'amidon floridéen

En microscopie photonique, nous l'avons mis en évidence par l'iodure de potassium, qui lui fait prendre une teinte très sombre. En microscopie électronique, cet amidon floridéen extraplastidal apparaît sous la forme d'éléments de taille variable, souvent groupés et généralement localisés entre les plastes. Il n'est pas du tout opaque aux électrons et manifeste un éclat gras dans certaines conditions. Les grains d'amidon floridéen ont souvent des formes régulières, mais dans le cas où ils sont assez tassés, ils peuvent prendre des aspects très différents et anguleux. On ne peut pas dire que le grain d'amidon floridéen du *Laurencia obtusa* a une forme propre.

10 - Les globules lipidiques

Dans les cellules du *Laurencia obtusa*, on rencontre aussi très souvent des globules lipidiques. On peut suggérer l'existence de plusieurs types de globules lipidiques :

- ceux qui sont libres dans le cytoplasme, souvent de grande taille, de forme variable, et que l'on retrouve entre les grains d'amidon floridéen, dans les zones voisines du corps en cerise et de son pédicelle.

- ceux, différents, qui sont fixés aux plastes, de taille beaucoup plus restreinte, de forme régulière, et dont le nombre est variable selon les plastes.

Tous se présentent sous la forme d'inclusions très osmiophiles et homogènes.

11 - Les différents types cellulaires

L'étude morphogénétique menée conjointement à l'étude cytologique nous a permis de nous rendre compte que, s'il n'existait pas de tissus au sens strict, il existait tout au moins des groupes de cellules à aspect identique et à vocation similaire. Nous avons distingué ainsi plusieurs types cellulaires, que nous allons décrire.

a - La cellule axiale.

Au niveau de l'apex et dans les régions voisines, ce sont des cellules triangulaires à cytoplasme très riche en ribosomes, à nombreux plastes et mitochondries, et à noyau important. La vacuole presque inexistante grandit corrélativement au développement de la cellule au fur et à mesure que la cellule axiale s'éloigne de l'apex. Les cellules disposées en zigzag et réunies entre elles par des synapses principales s'allongent en conservant leur arrangement (surtout en ce qui concerne le *Laurencia hybrida*). Des synapses secondaires s'établissent alors avec les cellules voisines et le contenu des cellules axiales devient identiques à celui des cellules de pseudoparenchyme.

b - La cellule apicale.

C'est une cellule axiale privilégiée. Il est intéressant de noter que la moitié du volume de la cellule est occupée par le noyau qui comporte un nucléole fragmenté. On ne reconnaît pas d'autres inclusions dans l'exemple présenté.

c - La cellule corticale.

Les cellules tapissant extérieurement le thalle des *Laurencia* sont sans aucun doute les cellules qui assurent le maximum du travail d'assimilation comme en témoigne leur contenu.

Dans la crypte à trichoblastes, les cellules se présentent sous deux aspects :

Les cellules proches de l'apex sont très riches en organites (plastides, mitochondries, appareil de Golgi) et en inclusions (globules lipidiques).

Curieusement, l'amidon floridéen fait presque défaut. Chez *Laurencia obtusa*, ces cellules ne comportent pas de corps en cerise. Le noyau est encore très important, et possède des masses de chromatine très nombreuses. Le vacuome commence à s'édifier, et se présente sous la forme de fosses séparées par des trabécules cytoplasmiques.

Les cellules palissadiques tapissant le haut de la crypte à trichoblastes, qui ont une morphologie différente des cellules corticales banales aplaties, n'ont pas la même diversité en organites et inclusions.

Dans les cellules palissadiques, le vacuome s'est notablement agrandi aux dépens du cytoplasme. Le noyau n'a pas du tout le même aspect que celui des cellules proches de l'apex : l'enveloppe nucléaire à nombreux pores ne contient qu'une substance faiblement granuleuse qui n'a rien de comparable avec ce qui a été reconnu dans la cellule apicale et les cellules de la crypte.

Les plastes, souvent groupés, sont beaucoup plus nombreux ainsi que les grains d'amidon floridéen qui les avoisinent. Les mitochondries sont très nombreuses, mais l'appareil de Golgi semble réduit. L'osmophilie est beaucoup plus faible, surtout au niveau du cytoplasme nettement moins riche en ribosomes.

Dans les cellules aplaties, les organites et inclusions sont moins nombreux, et la vacuole plus importante.

d - Les cellules du pseudoparenchyme et les cellules profondes du thalle.

Elles voient leur cytoplasme et leurs organites et inclusions se restreindre au profit du vacuome. Les cellules sous-corticales ont une paroi relativement peu épaisse. Le cytoplasme est tassé contre la paroi sous la pression d'une vacuole qui dans certains cas montre des structures réticulées.

Le cytoplasme restreint épouse la forme des plastes qui sont isolés et disposés en chaîne le long de la paroi. Dans les cellules corticales, on peut également rencontrer de grosses inclusions très osmiophiles localisées près des plastes.

Plus les cellules sont éloignées de la zone corticale, plus elles augmentent de taille, et plus la paroi devient épaisse et complexe. Le cytoplasme est peu important, et fort peu riche en ribosomes. Les tubules ergastoplasmiques sont rares. Quant aux plastes, ils ont tendance à régresser ; leurs inclusions osmiophiles sont moins nombreuses et moins grosses, les lamelles

plastidales s'estompent, et l'amidon floridéen est presque inexistant. Le noyau est souvent très difficile à observer et occupe un volume réduit par rapport au reste de la cellule. Le vacuome, par contre est très important. Il existe chez certaines cellules profondes du thalle des corpuscules osmiophiles disposés entre le plasmalemme et la paroi. Ces corpuscules s'agglomèrent parfois en amas à forte densité, et parviennent à séparer le plasmalemme de la paroi.

e - Les cellules trichoblastiques.

Elles sont sans aucun doute les cellules les plus riches de tout le thalle des *Laurencia*, tout au moins au début de leur existence. Elles présentent des structures particulières que nous allons décrire.

La paroi du trichoblaste comporte de l'extérieur vers l'intérieur les mêmes zones que celles qui ont été décrites à propos de la cellule banale : à savoir une partie complexe formée de plusieurs unités : une couche A, B, C et D. Toutefois, la couche A peut être décomposée en deux unités à osmophilie différente : une partie externe aussi osmophile que la zone B et une partie interne beaucoup moins osmophile, un peu plus que la couche C. Dans la paroi profonde à structure lamellaire, et non pas réticulée, on retrouve également des concrétions issues du plasmalemme.

Le cytoplasme des cellules trichoblastiques est très dense et très important. Les ribosomes sont nombreux ainsi que les tubules ergastoplasmiques. Par contre les vésicules que l'on rencontre dans les cellules profondes du thalle sont rares.

Dans ce cytoplasme se trouvent de nombreux organites et inclusions : les plastes contiennent peu de lamelles, mais on reconnaît à l'intérieur de l'enveloppe plastidale de grandes plages marquant le stroma de taches claires. L'appareil de Golgi montre des dictyosomes nombreux, et de taille importante. Le nombre des mitochondries est élevé. Dans le trichoblaste, on ne rencontre pas de grains d'amidon floridéen. Par contre, les globules lipidiques sont bien représentés. La vacuole qui n'est importante que dans les trichoblastes âgés n'a jamais montré de structure réticulée.

VII - DISCUSSION A PROPOS DE LA CYTOLOGIE

1 - La paroi

Le coloration intense obtenue par l'action du rouge de ruthénium en microscopie photonique semblait indiquer que la paroi était de nature pectique. La microscopie électronique a permis de montrer que cette paroi a en fait une structure fort complexé. Elle est, en effet, formée de zones bien distinctes, à osmophilie différente, et de nature chimique sans doute dissemblable.

Les structures observées à propos du *Laurencia obtusa* sont identiques à celles qu'ont reconnu BISALPUTRA, RUSANOWSKI et WALKER (1967) sur le *Laurencia spectabilis*, tout au moins en ce qui concerne la cellule corticale. C'est ainsi qu'à leur suite, nous avons retrouvé une zone A à osmophilie moyenne, une zone B, très contrastée, une zone C à osmophilie moyenne, et une zone irrégulière D interne, opaque aux électrons. Toutefois, ces auteurs ne relatent aucune observation de la paroi du trichoblaste.

L'étude de la paroi du trichoblaste du *Laurencia obtusa* en microscopie électronique nous a permis de compléter les données obtenues sur le *Laurencia scoparia* (GODIN 1970), chez qui la partie externe de la paroi est entourée d'une double gaine de fibrilles à orientation définie et orthogonale l'une par rapport à l'autre.

La couche externe A de la paroi du trichoblaste se compose de deux sous-couches l'une, (e) externe, très contrastée, et l'autre, (i) interne, peu contrastée comme nous l'avons montré sur les documents électronographiques.

Les éléments issus du cytoplasme pénétrant dans la paroi, qui se forment aux dépens du plasmalemme, et qui ont tendance à se diriger vers la couche D sont assimilables à des lomasomes. Ils contiennent une substance particulière, de densité électronique comparable à la substance constituant la couche D. Nous ne connaissons ni sa nature chimique ni son rôle.

La partie la plus volumineuse de la paroi reste cependant une couche hétérogène épaisse qui s'étend de la lamelle moyenne à la couche D et que l'on retrouve chez de nombreuses espèces étudiées par les phycologues électroniciens.

2 - Les synapses

Les synapses que nous avons vues sur le *Laurencia obtusa* sont fort semblables à celles décrites par CHADEFAUD (1963), BISALPUTRA, RUSANOWSKI et WALKER (1967), RAMUS (1969 - 1971), J. et G. FELDMANN (1970), GODIN (1970),

LEE (1971), mais elles sont notablement différentes dans leur structure de celles observées par PRIOU (1962 - 1969).

La synapse se présente sous la forme de deux lames biconvexes, très contrastées en microscopie électronique, enserrant une substance hétérogène d'aspect solide. La synapse du *Bornetia secundiflora* étudiée par PRIOU possède bien deux lames biconvexes, mais ces lames enferment une série de trabécules et de vésicules contenant semble-t-il une substance d'aspect liquide. L'étude du *Laurencia obtusa* nous a permis de montrer qu'il existait à l'intérieur de la synapse des corps osmiophiles qui ne sont pas signalés par les auteurs. Nous n'avons jamais rencontré de concentrations d'inclusions au niveau de la synapse comme CHADEFAUD (1963) qui observe des concentrations d'amidon chez certaines *Céramiacées* filamenteuses dont le *Rhodotamniella floridula*. Tout au plus, avons nous reconnu des condensations du cytoplasme près des synapses, ou des concentrations de lomasomes assez peu importantes.

La comparaison de nos observations avec celles des autres auteurs semble indiquer :

- que la synapse n'est pas une structure simple et bien connue,
- qu'il existe sans aucun doute plusieurs types de synapses qui n'ont peut être pas le même rôle ni la même origine. L'étude systématique des synapses de nombreuses algues rouges éclairerait sans doute ces problèmes sous un jour nouveau.

L'étude en microscopie photonique a montré que ces organites étaient colorables par le bleu de méthylène et le rouge de ruthénium. Cette deuxième coloration indique qu'ils sont sans doute de nature pectique ou pecto-cellulosique. CELAN (1939) conclut son étude sur les synapses des algues rouges en disant que "en résumé, ces constatations montrent l'existence d'une membrane lipidique hautement différenciée et paraissant constituée en grande partie de lecithines, à la surface du cytoplasme au niveau des plasmodesmes, c'est-à-dire dans les conduits par lesquels ont lieu chez les algues rouges les échanges entre cellules. Cette membrane n'est d'ailleurs que l'exagération, en un lieu où les échanges sont particulièrement intenses, d'un dispositif existant d'une manière très discrète, autour de toute la cellule. Pour la première fois, la membrane lipidique, dont l'existence à la surface de la cellule a été supposée par divers physiologistes, est ici observée directement, d'une manière indubitable."



Nous n'avons malheureusement pas pu suivre la formation des synapses chez le *Laurencia obtusa* comme l'a fait RAMUS (1969) chez *pseudogloiophloea confusa*, mais l'aspect des synapses aux stades auxquels nous les avons observées nous permet de conclure comme RAMUS (1970) en disant que les synapses matérialisent une discontinuité entre deux cellules. En aucun cas tout au moins à leur stade ultime, elles n'assurent une quelconque jonction entre deux cellules voisines. Leur individualisation de la paroi le prouve, de même que le plasmalemma, festonné le long de la synapse montre par sa continuité qu'il n'existe pas de relation entre deux cellules contiguës par l'intermédiaire de la synapse.

Après ces différents travaux, il convient de distinguer les plasmodesmes de la synapse.

Lors de sa formation, la synapse présente certes des analogies de configuration avec les plasmodesmes. Ainsi, RAMUS nous affirme que "pit connection formation occurs in 2 stages ; first the formation of a septum with a central aperture ; and second, the closing of the aperture with a plug". Elle a sans doute au début de sa genèse la même fonction, et peut être même une fonction plus "élargie" que les plasmodesmes puisqu'il peut arriver qu'au niveau de la synapse en formation, des plastes et autres organites soient pincés et qu'on les retrouve de part et d'autre de l'orifice. Dans un stade ultérieur, quand il ne subsiste que des canalicules, la synapse est fonctionnellement l'équivalent d'un plasmodesme, mais, bien vite, ces canalicules s'estompent, et la synapse devient l'obstacle que nous connaissons.

3 - Le corps en cerise

Le corps en cerise nous a livré quelques informations qui complètent celles que nous avons déjà pu recueillir et qui induisent les recherches en une direction nouvelle.

La découverte des relations étroites existant entre la paroi et le corps en cerise (GODIN 1970) nous a conduit à étudier de plus près cette inclusion sur une autre espèce : le *Laurencia obtusa*.

Les relations du corps en cerise avec la paroi chez le *Laurencia obtusa* se sont avérées être les mêmes que celles que nous avons déjà mises en évidence sur le *Laurencia scoparia* de Dakar (GODIN 1970). Le corps en cerise est supporté par une hampe à structure caractéristique, reliée à la paroi et de même nature que celle-ci.

Le corps en cerise du *Laurencia obtusa* avait déjà été observé, décrit ou étudié par les frères CROUAN (1867), BERTHOLD (1882), WAKKER (1888), HANSEN (1893), GOLENKIN (1894) DANGEARD (1940), J. et G. FELDMANN (1950) et FUNK (1955). BODARD entreprend l'étude de l'infrastructure du corps en cerise du *Laurencia scoparia* que nous avons nous même poursuivie. En particulier, BODARD (1968) démontre l'existence d'une structure bien caractéristique du corps en cerise dite structure en nid d'abeille que nous avons retrouvée sur le *Laurencia scoparia* (GODIN 1970) et sur le *Laurencia obtusa*. L'étude de la dégradation du corps en cerise du *Laurencia obtusa* réalisée par J. et G. FELDMANN (1950) nous a donné l'idée de tenter d'établir des analogies entre leurs observations et celles que nous avons faites en microscopie électronique, et nous sommes en droit de penser que lors de sa dégradation, le corps en cerise acquiert une structure fort proche de celle de la paroi. Dès lors, la structure en nid d'abeille n'est peut être pas une structure caractéristique du corps en cerise qui peut se présenter sous la forme d'une inclusion homogène, mais une étape de sa dégradation. La formation du réseau représente sans doute une séparation en deux phases distinctes. La perte de l'osmophilie est l'image de la disparition par dissolution dans la vacuole à travers le cytoplasme, de la phase soluble, alors que la phase insoluble est représentée par les bâtonnets et la trame claire. La disparition de certains bâtonnets peut en microscopie photonique donner l'impression que des granules fusionnent.

Ce qu'il faut remarquer surtout, c'est que le corps en cerise, à son stade ultime de dégradation montre des similitudes étroites avec la paroi à laquelle il est relié. Les structures observées suggèrent que le corps en cerise pourrait être l'équivalent d'un fragment de la zone interne de la paroi qui se chargerait de certaines substances. Des études cytochimiques que nous comptons entreprendre pourraient nous le prouver.

Le problème qui se pose immédiatement est celui de la genèse du corps en cerise et de son rôle.

A ces deux questions, nous n'avons pas de réponse précise à donner, tout au plus pouvons nous émettre quelques opinions à ce sujet.

Le corps en cerise est présent dans toutes les cellules corticales du thalle, sauf dans certaines cellules de la crypte apicale. De même, il est présent dans certaines cellules trichoblastiques.

Le corps en cerise apparaît dans les cellules de la crypte à trichoblastes et dans les cellules trichoblastiques à un même niveau correspondant à un même âge des cellules.

Nous n'avons jamais rencontré de "formes jeunes" du corps en cerise, il semble être immuable et n'être affecté par aucun accroissement ni aucune croissance. C'est-à-dire que le corps en cerise (en microscopie électronique tout au moins, et dans la cellule corticale) est dans la cellule et reste identique à lui même tout au long de la vie de celle-ci. J. et G. FELDMANN (1958) ont montré en microscopie photonique que le corps en cerise se formait dans les trichoblastes par accumulation de substances dans un pseudopode protoplasmique intravacuolaire. Il est indéniable que dans le trichoblaste, et dans la cellule corticale, il y a au niveau du corps en cerise une activité importante. Dans la cellule corticale, la faible couche de cytoplasme qui est plaquée contre le corps en cerise, contient de nombreux plastes, mitochondries, grains d'amidon floridéen, globules lipidiques, et un reticulum endoplasmique important. Il en est de même dans les tractus cytoplasmiques reliant le cytoplasme localisé à la périphérie du corps en cerise au cytoplasme pariétal. Cependant à ce stade le corps en cerise est enfoncé dans la vacuole et n'est plus en relation avec le cytoplasme. Dans les trichoblastes, nous avons montré en microscopie électronique (GODIN 1970) que le corps en cerise avait une structure caractéristique et un peu différente de celle que l'on observe dans la cellule corticale. Cette structure est comparable à ce que l'on reconnaît sur l'électronographie (III A) qui représente le début de la dégradation du corps en cerise d'une cellule corticale. Il est donc permis de penser que dans les cellules où il peut être possible de suivre sa genèse (à savoir le trichoblaste) la formation du corps en cerise suivrait un processus analogue à celui de sa déformation. D'autre part, il faut remarquer que le corps en cerise, au stade jeune, dans le trichoblaste du *Laurencia scoparia* est enrobé d'un agglutinement de mitochondries, ce qui prouve bien que cette zone est le siège de synthèses actives.

Quant à son rôle, nous n'avons pas d'idée précise à ce sujet :

Le corps en cerise est présent dans toutes les cellules corticales, nous l'avons vu. Comme ces cellules représentent la partie assimilatrice du thalle du *Laurencia*, il semble logique de présumer d'un rôle de réserve nutritive. Mais alors on ne comprend pas pourquoi il est toujours présent et identique à lui-même dans chacune des cellules.

Des auteurs ont comparé le corps en cerise à d'autres inclusions que l'on retrouve chez certains autres végétaux. Ainsi WAKKER (1888) le compara ainsi que les inclusions du *Plocamium coccineum* aux oléocorps des Hépatiques. Il émet l'idée qu'il pourrait être équivalent de l'élaïoplaste. Cette idée est reprise par GOLENKIN (1894) qui étudie le corps en cerise du point de vue cytochimique, et qui conclut des résultats obtenus que les corps en cerise sont à rapprocher des elaioplastes des plantes supérieures. Personnellement, il nous est impossible pour l'instant de donner des éclaircissements sur ce sujet.

4 - Le pédicelle

La structure du pédicelle du corps en cerise du *Laurencia obtusa* nous a livré quelques nouvelles informations.

Il peut se présenter sous des formes assez différentes. Les différences affectent les couches constitutives du pédicelle dans leurs proportions. Certains endroits peuvent être privilégiés dans une couche sans que l'on puisse dire quelles sont les raisons qui font que cette partie est beaucoup plus développée.

Le fait que le pédicelle ne soit pas séparé de la paroi à sa base sur tout son pourtour et que les fibres constitutives ne soient pas orientées comme celles de cette paroi en laisse présumer une origine interne. Cependant, il est aussi permis de penser que lors de son accroissement en épaisseur, la paroi, par dépôt successif de matériaux masque et entoure la zone où naît le pédicelle. Cependant, malgré de très nombreuses préparations, nous n'avons jamais pu déceler l'origine du pédicelle du *Laurencia obtusa* en coupe longitudinale. Des observations ont été réalisées en coupe longitudinale chez le *Laurencia scoparia* de Dakar, et tout porte à croire que le pédicelle naît à partir de la partie interne de la paroi. Cependant, il peut être possible que la paroi s'épaississe au niveau de sa jonction avec le pédicelle comme l'ont montré certaines électro-nographies (GODIN 1970).

Le problème de la zone du hile que nous avons évoqué, s'il n'a pas été totalement résolu a néanmoins dévoilé quelques faits nouveaux. Il est incontestable que la zone du hile a la même structure que le reste du corps en cerise tout au moins en ce qui concerne la partie centrale. Les seules différences qui se manifestent sont des différences de degré d'osmophilie affectant la partie externe du hile.

La jonction entre le corps en cerise et le pédicelle par l'intermédiaire du hile s'est avérée être une jonction par simple contact, sans inter-pénétration des deux parties. Il semble donc qu'il n'y ait pas de relation de continuité entre le corps en cerise et le pédicelle (à structure de paroi). Cependant, lors de la discussion des résultats relatifs au corps en cerise, nous avons montré qu'il pouvait être comparé à un "fragment" de paroi chargé de réserves. Il resterait à montrer comment et pourquoi certaines parties de cet ensemble sont privilégiées et susceptibles de se transformer de telle manière que leur structure primitive devienne si difficile à déceler.

5 - Les plastes

Les plastes du *Laurencia*, en microscopie photonique se présentent sous la forme d'organites lenticulaires plus allongés chez les *Laurencia hybrida* et *pinnatifida* que chez le *Laurencia obtusa*.

Les plastes du *Laurencia obtusa*, étudiés en microscopie électronique ont montré des structures identiques à celles relatées par BISALPUTRA et BISALPUTRA (1967). Comme eux, nous avons retrouvé les plages claires contenant des réseaux de fibrilles correspondant sans doute à des fibrilles de DNA.

La présence de phycobilisomes identiques à ceux décrits par GANTT et CONTI (1966) a pu être mise en évidence. Toutefois, ces phycobilisomes considérés comme le site des pigments surnuméraires sont très espacés le long des thylacoïdes, et de ce fait, se trouvent en nombre beaucoup plus restreint que ceux décrits par PEYRIERE (1968) sur le *Griffithsia flocculosa* en particulier. Ceci est confirmé d'une part par le fait que les *Laurencia* ne sont pas des algues très colorées (la densité de leur pigment est donc plus faible) et d'autre part par le fait que le pigment surnuméraire est très labile, ce qui explique que nous ayons eu du mal à mettre des phycobilisomes en évidence. Les plastes du *Laurencia obtusa* possèdent comme certains autres végétaux des granules osmiophiles assimilables à des globules lipidiques dont l'intégrité constitue d'après BAILEY, WHYBORN, GREENWOOD, LEECH et WILLIAMS (1963) "a characteristic morphological feature of intact chloroplasts".

Les rhodoplastes du *Laurencia obtusa* sont comme nous l'avons fait remarquer, sensiblement différents selon que l'on s'adresse à une cellule corticante du thalle, à une cellule profonde du thalle ou une cellule trichoblastique. Dans le cas de la cellule trichoblastique, les thylacoïdes sont

rares, et le stroma est maculé de plages claires. De même, les globules osmiophiles sont moins nombreux. Dès lors, et compte tenu de ce qui a été discuté précédemment, on comprend pourquoi les trichoblastes ont cet aspect transparent et fort peu coloré qui a fait dire à J. et G. FELDMANN (1958) que les trichoblastes ne possédaient pas de plastes pigmentés.

Dans le cas de la cellule profonde, plusieurs types de manifestations peuvent se produire par rapport aux plastes de la cellule corticale. On peut se rendre compte que les plastes des zones internes ne se trouvent pas à leur optimum : les lamelles sont moins nombreuses, et dans certains cas peuvent prendre des formes arrondies et des dispositions orientées comme nous l'avons déjà décrit chez le *Laurencia scoparia*. Ces structures ne correspondent pas à une dégradation du plaste dont nous avons déjà montré les effets sur celui-ci. Elles peuvent par contre s'apparenter aux "Gas vacuoles" décrites par WHITTON-CARR et CRAIG (1971) après les travaux de BOWEN et JENSEN (1965), SMITH et PEAT ((1967), SMITH, PEAT et BAILEY (1969). Ces "Gas vacuoles" n'ont été jusqu'à présent jamais décelées sur des chloroplastes, mais sont couramment reconnues chez les *Cyano-phyccées*.

Toutes ces observations tendent à montrer que la partie active du thalle du *Laurencia* est constituée presque uniquement par la couche la plus externe de cellules.

6 - Le noyau

Nous n'avons jamais rencontré qu'un seul noyau à la fois dans les cellules du *Laurencia obtusa* en microscopie électronique. Etant donné sa taille relativement réduite, ceci semble tout à fait normal.

La microscopie photonique, par contre nous a permis de mettre en évidence surtout chez le *Laurencia hybrida* la présence de très nombreux noyaux. La présence de synapses secondaires particulièrement abondantes dans le cas de cette espèce en est le témoignage. Le noyau ne présente pas de caractères originaux et n'engage pas à entamer plus loin la discussion.

7 - Les mitochondries et les corps multivésiculaires

Nous avons déjà fait remarquer que ces structures ont des morphologies semblables, mais différent dans leur comportement.

Les mitochondries ont une silhouette tout à fait caractéristique. Les tubules ont une section moins large et sont moins nombreux que ceux des corps multivésiculaires. Les corps multivésiculaires semblent avoir une fonction double : ils émettent des vésicules et des granules osmophiles dans le cytoplasme. Nous ne pouvons momentanément ni donner d'explications relatives à la nature des substances contenues dans les vésicules et émises dans le cytoplasme, ni formuler d'opinion au sujet du rôle de ces substances.

8 - L'appareil de Golgi

Il est classique, lui aussi. Toutefois, nous avons pu mettre en évidence chez le *Laurencia obtusa* un cas où l'appareil de Golgi avait une structure un peu différente de ce que l'on observe habituellement. L'appareil de Golgi est assez souvent entouré de mitochondries.

9 - Le cytoplasme

Le hyaloplasme contenu entre le plasmalemme et le tonoplasme renferme des tubules ergatoplasmiques peu nombreux et assez localisés.

La structure du plasmalemme au niveau de la synapse est originale. Comme dans les travaux récents relatifs à la synapse et cités au paragraphe la concernant, il est clair que la synapse est une discontinuité, mais que la continuité est assurée par un fin manchon de cytoplasme limité par une membrane simple. Il longe la synapse et met les deux cellules en communication. Ces affirmations n'autorisent pas à penser à un transport de matériel qui n'a pas été mis en évidence.

10 - L'amidon floridéen

Il est souvent localisé dans les cellules corticales ou dans les cellules sous-corticales. Dans les cellules profondes du thalle, il est beaucoup plus rare. Dans les trichoblastes, il est inexistant.

11 - Les globules lipidiques

Comme les grains d'amidon floridéen, ils sont nombreux dans les cellules corticales, en particulier au niveau des plastes. Par contre, les globules lipidiques sont très nombreux dans les trichoblastes, alors que l'amidon n'y figure pas. Ce phénomène s'explique aisément par le fait que les plastes des trichoblastes présentent peu de thylacoïdes. Ce sont l'équivalent de proplastides. Les réserves sont de nature lipidique dans la cellule trichoblastique.

12 - Le vacuome

L'importance du vacuome sera discutée dans le paragraphe relatif aux tissus. Cependant, il faut noter la présence de structures réticulées qui peuvent exister dans le vacuome et qui pourraient faire penser à un contenu hétérogène de la vacuole. Toutefois, ces structures ont été observées dans des cellules corticales, nous n'y avons pas observé simultanément le corps en cerise et le réseau. Il pourrait donc être possible que cette structure en réseau que nous n'avons observée qu'un petit nombre de fois soit l'image de la présence dans la vacuole de substances provenant de la dégradation du corps en cerise.

13 - Discussion à propos des pseudo-tissus

Lors de l'étude cytologiques des thalles des *Laurencia*, nous nous sommes efforcé de montrer qu'il existait des catégories de cellules morphologiquement différentes et assurant probablement une fonction physiologique différente et bien précise.

Nous avons ainsi distingué des cellules corticales (cellules de la crypte à trichoblastes, cellules palissadiques, cellules apicales), des cellules du pseudoparenchyme (cellules sous-corticales et cellules profondes), des cellules trichoblastiques.

L'étude de la répartition des organites et inclusions a montré que très probablement, le maximum du travail photosynthétique s'exerçait dans les cellules corticales ou dans les cellules de la couche sous-corticale externe. Ces cellules sont très différenciées et possèdent des caractères cytologiques permettant de suggérer qu'elles exercent cette fonction précise ; l'importance du plastidome et l'importance des réserves amylacées et lipidiques en témoignent. Ces informations permettent de considérer ce pseudo-tissu comme un pseudo-tissu assimilateur.

Il naît de la transformation des cellules de la crypte à trichoblastes qui possèdent des caractères propres aux cellules peu différenciées. Ce sont des cellules jeunes. La crise au cours de laquelle elles se transforment en cellules assimilatrices se produit sans doute au niveau de la "sortie" de ces cellules hors de la crypte à trichoblastes. Elles s'allongent alors, et forment le tissu palissadiques chez qui les plastes ont tendance à évoluer (leur nombre de thylacoïdes s'accroît), et à devenir beaucoup plus nombreux que dans les cellules de la crypte. Au cours de cette évolution, l'aplatissement des cellules concorde avec un changement dans la répartition des plastes dû à deux

phénomènes. Le vacuome qui s'élabore exerce une pression qui tend à coller les plastes contre le plasmalemme. Le changement dans la morphologie des cellules ne permet que la présence du plastidome dans les zones les plus externes des cellules.

Nous avons montré que plus l'on pénètre dans la profondeur du thalle, plus le plastidome tend à régresser. De même, les réserves localisées sous la forme d'inclusions dans le cytoplasme ont tendance également à régresser dans la zone médullaire du thalle. Ceci confirme nos présomptions selon lesquelles les cellules internes seraient des cellules fort peu différenciées qui seraient l'équivalent d'un parenchyme banal et sans grande fonction apparente. Il serait peut être intéressant dans des études de régénération, de voir comment se comportent ces cellules.

Les trichoblastes, s'ils ne constituent par un véritable pseudo-tissu, montrent par leur unité de configuration qu'ils forment cependant un ensemble caractérisé par son homogénéité, tant dans sa localisation que dans sa structure. Il faut cependant distinguer deux stades : l'un précédant l'élongation des cellules, et l'autre, postérieur à celle-ci. Dans ce premier stade, les cellules ont tous les caractères de cellules non différenciées et ressemblent aux cellules tapissant la crypte apicale tout au moins en ce qui concerne leur contenu. Ce sont des cellules jeunes. Dans le stade postérieur, l'édification du vacuome et la présence du corps en cerise les apparente aux cellules corticales banales. Peut-être que les cellules trichoblastiques sont simplement des cellules identiques à celles constituant la couche la plus externe du thalle, d'un type particulier. Le problème suivant à envisager est celui de leur finalité. Nous avons parfois vu lors de l'étude de la région apicale du *Laurencia pinnatifida* des petits massifs cellulaires localisés sur les parois de la crypte à trichoblastes, et qui ressemblaient étrangement à des apex. Ils étaient toujours situés à l'aisselle d'un trichoblaste. La fréquence de l'observation étant trop faible, nous hésitons à tirer des conclusions, d'autant plus que ce phénomène n'a été observé ni chez *Laurencia obtusa* ni chez *Laurencia hybrida*. Cependant, il est possible que ce soit à l'aisselle d'un trichoblaste que se forme la ramification.

C O N C L U S I O N

Au cours des recherches entreprises sur les *Laurencia*, nous avons pu mettre en évidence un certain nombre de faits dignes d'intérêt.

- La morphogenèse du *Laurencia obtusa* en particulier et du genre *Laurencia* en général s'est vue éclairée sous un jour nouveau qui ouvre un certain nombre d'horizons encore vierges à conquérir. En particulier, nous avons reçu un *Laurencia* du Sénégal à allure de *Laurencia pinnatifida*, mais possédant une nervure. Nous comptons entreprendre son étude afin de voir comment se comportent les pseudo-tissus à ce niveau. Ce seul exemple montre combien il serait souhaitable de reprendre l'étude de la morphogenèse des différentes formes de *Laurencia*. L'étude des trichoblastes menée parallèlement à celle de la morphogenèse nous a amené aux pieds d'un colosse : la physiologie. Nous sommes maintenant parvenu à un stade où il s'avère nécessaire de pratiquer des cultures, non seulement de plants entiers, mais encore de fragments isolés et d'échantillons amputés si nous voulons un jour voir clair dans la série de phénomènes qui se produisent lors de la croissance des *Laurencia*.

- La cytologie, elle aussi, nous a apporté des données nouvelles. L'étude descriptive des différents types cellulaires chez le *Laurencia obtusa* nous a montré beaucoup de similitudes avec ce que nous avons obtenu chez les *Laurencia scoparia*, avec ce qu'ont obtenu BISALPUTRA, RUSANOWSKI et WALKER (1967) sur le *Laurencia spectabilis* surtout en ce qui concerne la paroi et la synapse, et avec ce qu'ont obtenu BISALPUTRA et BISALPUTRA en ce qui concerne les plastes. Cependant, dès originalités existent au niveau de la paroi du trichoblaste, au niveau de la synapse et au niveau des plastes. Le corps en cerise nous a livré également quelques données nouvelles relatives à sa structure et à son comportement qui pourraient être exploitées ultérieurement.

Toutes ces observations nous incitent à entreprendre un autre chapitre très important que nous n'avons pu aborder pour des raisons d'ordre technique, la cytochimie qui compléterait très utilement les données acquises, et qui serait un complément indispensable à l'étude physiologique que nous comptons entreprendre.

En résumé, nos observations semblent assez complètes pour permettre des balbutiements d'expérimentation.

B I B L I O G R A P H I E
S T R I C T E .

-O-O-O-O-O-O-O-

- AGARDH J.G. - Species genera et ordines algarum. - Lund, 1863, 2, Sect. 3, 701-1291.
- AGARDH J.G. - Species genera et ordines algarum. Epicrisis systematis Floridearum. - Lipsiae, 1876, 3, Sect. 1, 644-662.
- AGARDH J.G. - Florideernas morfologi. - Stockholm, 1879.
- ARDRE F. - Nouvelles remarques sur la structure des *Pterosiphonia* (Rhodomélacées, Cérariales) et leurs rapports systématiques avec les *Polysiphonia*. - C. R. Acad. Sci., 1967, 264, 2192-2195.
- ARDRE F. - Observations sur le genre *Aphanocladia* (Falkenberg) (Rhodomélacées) et sur ses affinités. Rev. Algol. France. 1970, 10, Fasc. 1, 37-55.
- BAILEY J.L., WHYBORN A.G. GREENWOOD A.D., LEECH R.M. & WILLIAMS J.P. - The osmophilic globules of chloroplasts. - Biochem. J. GB, 1963, 88, n° 2, 27-28.
- BISALPUTRA T. - Electron microscopic study of the protoplasmic continuity in certain brown algae. - Canad. J. Bot., 1966, 44, n° 1, 89-93.
- BISALPUTRA T. & BISALPUTRA A.A. - The occurrence of D.N.A. fibrils in chloroplasts of *Laurencia spectabilis*. - J. Ultrastructure Research, 1967, 17, 14-22.
- BODARD M. - L'Infrastructure des "corps en cerise" des *Laurencia* (Rhodomélacées, Cérariales). - C.R. Acad. Sc. Paris, 1968, 266, 2393-2396.
- BOWEN C.C. & JENSEN T.E. - Blue-green algae : fine structure of the gas vacuoles. Science, 1965, n° 147, 1460-1462.

- CELAN M. - Nouvelles recherches préliminaires sur les synapses des Algues rouges. - C.R. Acad. Sc. Paris, 1939, 208, 116-118.
- CHADEFAUD M. - Traité de botanique systématique : Les végétaux non vasculaires, cryptogamie. - Paris, 1960, 1, 164-166.
- CHADEFAUD M. - Sur quelques détails de l'organisation morphologique des parois cellulaires chez les Floridées filamenteuses. - Bull. Soc. Bot., 1962, 109, n° 7-8, 148-156.
- DANGEARD P. - Recherches sur les enclaves iridescentes de la cellule des algues. - Le Botaniste, série XXXI, 1940, 31-62.
- DE CANDOLLE A.P. - Flore française. - Paris 1815.
- DE TONI J.B. - Sylloge Algarum. - 4, 1903, Sect. 3, Rhodomélacées, Ceramiaceae Patavii, 775-809.
- EYME J. & PARRIAUD H. - Au sujet de l'infrastructure des hyphes de *Clathrus cancellatus* (Tournefort) champignon, gasteromycete. - C.R. Acad. Sci. 1892, 270, 1890-1892.
- FALKENBERG P. - Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. - Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1901, 26.
- FELDMANN G. - Les Ceramiacées d'Afrique du Nord. - Thèse, Alger, 1940.
- FELDMANN J. & G. - Le développement des spores et le mode de croissance de la fronde chez les *Spyridia filamentosa* (Wulf.) Harvey. - Bull. Soc. d'Hist. Nat. A. Nord., 1943, 34, 213-221.
- FELDMANN J. - Inventaire de la flore marine de Roscoff. - Supplément 6 aux Travaux de la station Biologique de Roscoff. Paris 1954.
- FELDMANN J. & G. - Recherches sur quelques Floridées parasites. - Rev. Gen. Bot., 1958, 65, 49-127.
- FELDMANN J. & G. - Sur les *Gymnothamnion elegans* (Schousboe) J. Ag. et la situation des organes femelles chez les Céramiacées. - Rev. Gen. Bot. 1966, 73, 5-15.
- FELDMANN J. & G. - Sur l'ultrastructure des synapses des Algues rouges. - C. R. Acad. Sci., 1970, 271, 292-295.

- FRITSH F.E. - The structure and reproduction of the Algae. Foreword, Phaeophyceae, Rhodophyceae, Myxophyceae. - Cambridge 1952, vol. II.
- GANTT E. & CONTI S.F. - Granules associated with the chloroplast lamellae of *Porphyridium cruentum* - J. Cell. Biol. U.S.A., 1966, 29, n°3, 423-434.
- GINSBURG ARDRE F. - La tagmatisation, la pseudodichotomie, la structure pseudosympodiale et les brachyblastes chez les *Ceramium*. - C.R. Acad. Sci. Paris, 1966, 262, 1216-1219.
- GODIN J. - Ultrastructure du pédicelle du corps en cerise chez les *Laurencia scoparia* - C.R. Acad. Sci. Paris, 1970, 271, 1669-1671.
- GODIN J. - Ultrastructure des trichoblastes chez *Laurencia scoparia*. - C.R. Acad. Sci. Paris. 1970, 271, 2290-2292.
- HALOS M. Th. - Remarque sur la morphologie des Céramiacées : la notion de brachycladome. - C. R. Acad. Sc. Paris., 1966, 262, 64-67.
- HARVEY W.H. - Nereis Boreali Americana. II Rhodospermae. - Smithsonian Contrib. Knowledge, 1852, 5, n° 5, 67-75.
- HARVEY W.H. - Phycologia britannica. Vol. II, Rhodospermae, part I Rhodomela-ceae, *Laurencia* Corallinaceae, Delesseriaceae and Rhodymeniaceae. - London, 1871.
- HARVEY W.H. - Nereis Australis or Algae of Southern Ocean. London 1847-1849, 124 p.
- KOLWITZ R. - Beiträge zur Biologie der Florideen. Wissenschaft Meeres Untersuchung, Helgoland, 1900, 4, 31-62.
- KÜTZING F.T. - Species Algarum. - Lipsiae, 1849, 922 p.
- KÜTZING F.T. - Tabulae Phycologicae. - Nordhausen, 1868.
- KYLIN H. - Die Rhodophyceen der schwedischen Westküste. - Lunds Universit. Arsskr. Adv. 29, Bd 40, Nz 2, 1928, 1-104.

- KYLIN H. - Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. - Akad. Abhand., 1907, 1-288.
- KYLIN H. - Entwicklungsgeschichtliche Florideen Studien. - Lunds Univ. Arsskr. N.F II, 1928, 24, n°4.
- KYLIN H. - Die Gattungen der Rhodophyceen - Lund, 1956.
- LEE R.E. - The pit connections of some lower Red Algae : ultrastructure and phylogenetic significance. - Br. Phycol. J., 1971, 6, n°1, 29-38.
- L'HARDY-HALOS M.Th. - Sur le développement expérimental des pleuridies chez quelques *Antithamnion* (Rhodophycées, Céramiacées). - C. R. Acad. Sci. Paris, 1966, 263, 242-245.
- L'HARDY-HALOS M.Th - Les Ceramiaceae (Rhodophyceae, Florideae) des côtes de Bretagne : 1 - le genre *Antithamnion Nägeli*. - Revue Algologique, 1968, n° 2, 152-183.
- L'HARDY-HALOS M.Th. - La Morphogenèse chez les Ceramiaceae : Organisation hiérarchique de la fronde. - Bull. Soc. Bot., 1969, 142 p.
- L'HARDY-HALOS M.Th. - Recherches sur les Ceramiacées (Rhodophycées, Céramiales) et leur morphogenèse. I - Structure de l'appareil végétatif et des organes reproducteurs. - Rev. Gen. Bot. 1970, 77, 211-287.
- L'HARDY-HALOS M.Th. - Manifestation d'une dominance apicale chez les algues à structure cladomienne du genre *Antithamnion*. - C. R. Acad. Sci., 1971, 272, n° 18, 2301-2305.
- DUBY J.E. & LENORMAND - Botanicon gallicum, 1830.
- NAÉGELI C. - Die neueren Algensysteme. - Zürich, 1847.
- NEWTON L. - Handbook of the British Seaweeds, - London, 1931, 478 p.
- PEYRIERE M. Les problèmes cytologiques de *Rytiphlea tinctoria*, Algue rouge à floridorubine. - C. R. Acad. Sci. Paris, 1968, 266, 2253-2255.
- PRIOU M. L. - Recherches sur la structure et la composition des membranes de quelques Rhodophycées. - Ann. Sc. Nat. Bot. Biol. Vég. France, 1962, 3, n°2, 321-406.

- PRIOU M. L. - Infrastructure des synapses de l'algue rouge *Bornetia secundiflora*. - C.R. Acad. Sci., 1969, Série D, 268, 2177-2178.
- RAMUS J. - Pit connection formation in the red alga *Pseudogloiophloea*. - Journal of Phycology, 1969, vol. 5, n° 1, 57-63.
- RAMUS J. - Properties of septal plugs from the red Alga *Griffithsia pacifica*. - Phycologia, 1971, 10, n° 1, 99-103.
- ROSENVINGE L. K. - The marine Algae of Denmark, Vol I Rhodophyceae. - Dansk. Vidensk. Selsk. Skrift., VII, Nat. Mat. AFD, VII, 1-4, 1909-1931, 403-412.
- ROSENVINGE L.K. - The marine algae of Denmark, Part: III, Rhodophyceae III, (Ceramiales). - Mém. Acad. Roy. Sci. et lettres de Danemark, 7e série, 1931, Sect. sc, 7, n° 4.
- SAITO Y. - On the secondary pit-connections among the cortical cells of some Japanese species of *Laurencia*, with special reference to their systematic significance. - Bull. Jap. Soc. Phyc. 1966, 14, n° 2, 70-75.
- SAITO Y. - Studies on Japanese species of *Laurencia*, with special reference to their comparative morphology. - Mémoires of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University, 1967, vol. 15, n° 1, 1-81.
- SAITO Y. - The algal Genus *Laurencia* from the Hawaiian Islands, the Philippine Islands, and Adjacent Areas. - Pacific. Sci. Hawai, 1969, 2, 148-160.
- SAITO Y. - On morphological distinctions of some species of Pacific North American *Laurencia* - Phycologia, 1969, vol. 8, n°2, 85-90.
- SMITH R.V. & PEAT A. - Comparative structure of the gas-vacuoles of blue-green algae. - Arch. Mikrobiol., 1967, n° 57, 111-122.
- SMITH R.V., PEAT A. & BAILEY C.J. - The isolation and characterization of gas-cylinder membranes and α -granules from *Anabaena flos-aquae* D 124. - Arch. Mikrobiol. 1969, n° 65, 87-97.
- SVEDELIUS N. - Über die Algenvegetation eines ceylonischen Korallenriffes mit besonderer Rücksicht auf ihre Periodizität. - Bot. Stud. Till. F.R. Kjellman, Upsala, 1906, 184-220.

- TAYLOR W.R. - The marine algae of eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. - Ann. Arbor. 1960, 870 p.
- TURNER D. - Historia Fucorum. - Londini, 1808-1819.
- WEBER VAN BOSSE A. - Liste des algues du Siboga II Rhodophyceae - Siboga Exped. Monogr. 59 band c Leiden 1921-1928, 340-349.
- WHITTON B.A., CARR N.G. & CRAIG I.W. - A Comparison of the fine structure and nucleic Acid biochemistry of chloroplasts and blue-green Algae. - Protoplasma, 1971, 72, 325-357.
- YAMADA Y. - Notes on *Laurencia*, with special reference to the japanese species. - University of California Publications in Botany, 1931, vol 16 pl. 1 à 30, 185-310.

O U V R A G E S
C O N S U L T E S .

-O-O-O-O-O-O-

- BARTT P., ROSENBERG M. & LESKO J. - Glycol metacrylate as water-soluble embedding medium for the preparation of ultrathin sections. - Proc. Eur. Conf. on electron microscopy, Deftn Houwink Al et Spit. B. B. J. ed. 1960, 2, n°9, 619-622.
- BORGESEN F. - The marine algae of the Danish West Indies, III Rhodophyceae, Kobenhavn, 1915-1920, 244-254.
- DAWSON E.Y. - Marine Red Algae of Pacific Mexico, Part 8 Ceramiales : Dasyaceae, Rhodomelaceae. - Nova Hedwigia, 1963, vol. VI, n°3, 449-474.
- FRANK W.W., KRIEN S. & BROWN R.M. - Simultaneous glutaraldehyde-osmium tetroxyde fixation with post osmication. - Histochemie Dtsch., 1969, 19; 162-164.
- GAYRAL P. - Les algues des côtes françaises (Manche et atlantique). - Doin Paris, 1966.
- GIMENEZ-MARTIN G., RISUENO M.C. & LOPEZ SAEZ J.F. - A simple staining technique for electron microscopy with lead-uranyl-acetate. - Experientia Suisse, 1967, 23, 4, p16-317.
- GLAUERT A.M. & GLAUERT R.H. - Araldite as an embedding medium for electron microscopy. - J. Biophys. Biochem. Cytol. 1958, 4, 191-194.
- JENSEN W.A. - Botanical histochemistry. - Freeman and Company, 1962, San Francisco, London.
- LISON L. - Histochemie et cytochimie animales. - Gauthier Villars, Paris, 1960.
- LANGERON M. - Précis de microscopie. - Masson et Cie, Paris, 1949.

- LUFT J.H. - Improvements in epoxy resin embedding methods. - J. Biophysico-Biochem. Cytol. 1961, 9, 409-414.
- REYNOLDS E. - The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. - J. Cell. Biol., 1963, 17, 208-212.
- SUN C.N. - Fixing and embedding of plant tissues for electron microscopy. - Protoplasma Österr. 1963, 56, n° 2, 374-376.
- TERZAKIS J. A. - Uranyl acetate, a stain and a fixative. - J. Ultrastructure Research, 1968, 22, 68-184.
- VENABLE J.H. & COGGESHALL R. - A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. - J. Cell. Biol. 1965, 25, 407-408.
- WATSON M.L. - Staining of tissue for electron microscopy with heavy metals. J. Biophys. Biochem. Cytol., 1958, 4, 475-478.
- WESTBROOK M.A. - Observations on nuclear structure in the Florideae. - Beih Bot. Centralbl, 1935, 53, 564-585.

R E F E R E N C E S .

-O-O-O-O-O-O-

- ARDISSONE F. - Phycologia mediterranea. - Mem. Soc. Crittogam. Ital., Varese,
1883, I.
- BERTHOLD G. - Ueber die Verteilung der Algen im Golf von Neapel nebst einen
Verzeichnis der bisher dasebst beobachteten Arten. - Mitt. Zool. Stat. Neapel
III, 1882, 393-536.
- BERTHOLD G. - Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. -
Pringsh Jahrb. Br. 13, 1882, 708 p.
- COTTON A.D. - Clare Island Survey, Pt. 15n Marine Algae. - Proc? Roy. Irish.
Acad., vol 31 1912.
- CRIBB A.B. - Records of marine algae from southeastern Queensland III. -
Univ. Queensland Pap., Depart Bot. 1958, 3; n° 19 159-191.
- CROUAN H.M. - Florule du Finistère.-Brest 1867, 262 p.
- FUNK G. - Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel zugleich mikro-
photographischer Atlas. - Publ. Staz. Zool. di Napoli, 1955, vol. 25,
suppl., 178 p.
- GMELIN S.G. - Historia Fucorum, Petropoli, 1768.
- GOLENKIN M. - Algologischen Notizan. - Bull. Soc. Imper. Naturalistes, Moscou
1894, n°2.
- GREVILLE R.K. - Algae Britannicae, or descriptions of the marine and other inar-
ticated plants of the British Island, belonging to the order algae,
with plates illustrative of the genera. - Edinburgh, 1839, 218 p.
- HANSEN A. - Ueber Stoffbildung bei Meerelalgen. - Mitteil Zool. Stat. Neapel
Bd 11, 1893, S. 255.

- HORNEMANN - Flora Danica. - 1813, 1478 p.
- HUDSON G. - Flora Anglica. - 1778, Ed. 2, London.
- INAGAKI K. - Marine Red Algae of Oshoro Bay, Hokkaido and its adjacent waters. - Kaiso Kenkyusyo Hokoku, 1933, 2; 1-77.
- KANAMORI T. - A list of the marine algae from the coasts of Yamagata. Prefecture and Tobishima Island. - Bull. Jap. Soc. Phyc., 1965, 43, n° 3, 55-65.
- LAMOUREUX J.V. - Essai sur les genres de la famille des Thalassophytes non articulées. - Ann. du Mus. d'Hist. Nat. Paris, 1813, 20, 21-47 ; 115-139 ; 267-293.
- LYNGBYE H. Ch. - Tentamen Hydrophytologiae-Daniace Hafniae. - 1819.
- PHILLIPS R.W. - On the Developpement of the Cystocarp in Rhodomelaceae I. - Annals of Botany, 1896, vol. 10, London.
- NODA M. - The species of Rhodomelaceae from Sado Island in the Japan Sea. - Sci. Rep. Niigata Univ., 1967, Série D, 4, 33-75.
- SMITH - English Botany. - 1808, vol. VII, pl. 1202'.
- STACKHOUSE J. - Nereis britannica. - 1801, Bath.
- TAKAMATSU M. - The marine algae from Matsushima Bay, Miyagi. Prefecture Northeastern Honshu, Japan. - Saito Ho-on Kai Mus. Res. Bull., 1936, 8, 1-43.
- TAKAMATSU J. - Marine algae from Tsugaru Strait, Northeastern Honshu, Japan. - Saito Ho-on Kai Mus. Res. Bull., 1938, 14, 1 - 75.
- TAKAMATSU M. - Marine algae from Sanriku Coast, Northeastern Honshu, Japan. - Saito Ho-on Kai Mus. Res. Bull., 1938, 14, 77-143.
- TAKAMATSU M. - Marine algae from the coast of Japan Sea in Northeastern Honshu, Japan. - Saito Ho-on Kai Mus. Res. Bull., 1939, 17, Bot. 6, 21-83.
- TOKIDA J. & MASAKI T. - A list of marine algae collected in the vicinity of Oshoro Marine Biological Station, at Oshoro, Hokkaido, Japan. - Bull.

Fac. Fish., Hokkaido Univ., 1959, 10, n° 3, 173-195.

WAKKER J.H. - Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. - Jahrb.
Wiss. Bot., 1888, Bd. 19, 488 p.

