

Nº d'ordre 647



THESE

présentée à

L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour l'obtention du grade de

DOCTEUR-ES SCIENCES NATURELLES

par

JOSE GOD IN

BIOLOGIE DES LAURENCIA DU LITTORAL BOULONNAIS



soutenue le 22 mars 1985, devant la Commission d'Examen :

Membres du Jury : M. le Professeur Mme le Professeur M. BODARD R. BOURIQUET J.M. GEHU H. JUPIN L. LACOSTE M.Th. L'HARDY-HALOS

Travail réalisé au Laboratoire d'Algologie de l'Université des Sciences et Techniques de Lille sous la direction du Professeur M. BODARD

A ma famille

"Et quant à la cognoissance des faicts de nature, je veulx que tu t'y adonnes curieusement, qu'il n'y ait mer, rivière, n'y fontaine dont tu ne cognoisses les poissons ; tous les oiseaux de l'air, tous les arbres, arbustes et fructices des forêts, toutes les herbes de la terre, tous les métaux cachés au ventre des abysmes, les pierreries et tout orient et midi, rien ne te soit inconnu... Je voye un abysme de science, ... mais ... science sans conscience n'est que ruine de l'âme".

RABELAIS

REMERCIEMENTS

Avant d'entreprendre l'exposé des résultats de mes recherches, j'ai l'agréable tâche de remercier tous ceux qui, à un titre ou à un autre, ont contribué à l'accomplissement de ce travail.

Monsieur le Professeur M. BODARD, Directeur du Laboratoire d'Algologie et de Biologie végétale marine de l'Université de Lille I, a accepté de recruter un Assistant non algologue, peu botaniste, biologiste animaliste de formation et naturaliste par affinités qui postulait pour des raisons autres que la vocation. Je pense que sous sa férule, je suis devenu ce que je n'étais pas ou peu ; mais je suis resté ce que j'étais, un peu contre sa volonté. Je le remercie donc de ce qu'il m'a appris, de n'avoir pas exigé l'impossible, de m'avoir fait confiance et je m'acquitte aujourd'hui avec plaisir d'une partie de la dette que j'ai envers lui.

Je me permettrai ensuite de saluer la mémoire de deux éminents botanistes disparus : les Professeurs M. CHADEFAUD et J. FELDMANN, trop rarement rencontrés et qui m'ont prodigué des conseils de grande valeur.

Je dois à Madame M. Th. L'HARDY-HALOS, Maître de Recherches au CNRS à l'Université du Mans, le remaniement de la rédaction de ma Thèse. Grâce à elle, je pense avoir su dire l'essentiel. Je la remercie de la peine qu'elle a pris à la correction du manuscrit, de ses encouragements et d'avoir bien voulu accepter la charge de Rapporteur.

Monsieur le Professeur J.M. GEHU, de la Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques de Paris V, a accepté lui aussi la charge de Rapporteur ; je lui en sais gré et j'ai apprécié ses suggestions qui ont amélioré le volet écologique de mon travail. Depuis de nombreuses années, j'ai l'occasion de travailler épisodiquement ou plus régulièrement en collaboration avec l'équipe du Professeur GEHU ou sous sa direction ; je dois lui dire aujourd'hui tout le plaisir que j'ai éprouvé à travailler dans ces conditions, et tout le bénéfice intellectuel que j'ai tiré de cette collaboration. J'exprime mes vifs remerciements à Monsieur le Professeur H. JUPIN, du Laboratoire de Physiologie Végétale de l'Université de Perpignan, pour sa participation au Jury en tant qu'Examinateur. Je lui dois la suggestion d'expériences dont les résultats ont donné plus de poids aux conclusions qui avaient été préalablement tirées.

Monsieur le Professeur L. LACOSTE, du Laboratoire de Cryptogamie de l'Université de Lille I, a été sollicité un peu tardivement pour juger mon travail en tant que Cryptogamiste et Ecophysiologiste. Je le remercie d'avoir accepté.

Monsieur le Professeur R. BOURIQUET, du Laboratoire de Physiologie Végétale de l'Université de Lille I, m'a fait l'honneur d'examiner ce Mémoire et de présider le Jury. Je lui sais gré des conseils qu'il m'a prodigués et de sa fidélité puisqu'il présidait déjà mon Jury de D.E.A.

Ce travail a été facilité par l'accueil qui m'a été réservé dans différents Laboratoires et par les aides qui m'ont été apportées. Je remercierai :

- Les Collègues du Laboratoire d'Algologie et de Biologie végétale marine et en particulier mon ami Robert KLING dont l'ingéniosité n'est plus à démontrer, et qui a contribué à la mise au point de l'appareillage destiné à "créer les marées" ; Mademoiselle M.C. VERDUS qui a relu attentivement la partie Cytologique ; les jeunes chercheurs toujours enthousiastes travaillant au sein de l'équipe de "Biologie des Populations" ;

- M. le Professeur E. VIVIER, du Laboratoire de Protistologie de l'Université de Lille I, et son équipe chez qui le volet cytologique du travail a été réalisé ;

- L'équipe du Laboratoire de Cryptogamie (Professeur L. LACOSTE), de l'Université de Lille I : B. DEHORTER, G. BOUDARD et J.P. REMY pour l'accueil réservé dans leur service, le libre accès au matériel et l'initiation au maniement du spectrophotomètre ;

- M. le Professeur R. LEFEBVRE, de l'Institut des Sciences Agricoles de Lille, pour le prêt de son matériel de dosage d'oxygène ;

- M. le Professeur S. FRONTIER, du Laboratoire d'Ecologie numérique de l'Université de Lille I, qui m'a conseillé dans le traitement statistique des données ;

- M. le Professeur E.J. BONNOT, du Laboratoire de Bryologie de l'Université de Lille I, qui n'a jamais manqué de me transmettre une référence bibliographique digne d'intérêt ;

- Mme Th. DUBOIS-TYLSKI, Maître-Assistante au Laboratoire de Cryptogamie (Professeur LACOSTE) de l'Université de Lille I, qui m'a initié à l'utilisation du microscope électronique à transmission ;

- M. D. PETIT, Maître-Assistant au Laboratoire de Génétique écologique et de Biologie des populations végétales (Professeur VERNET) de l'Université de Lille, pour son aide dans l'édification des tableaux phytosociologiques ;

- M. G. PONCHEL, Technicien CNRS, pour sa contribution en microscopie électronique à balayage ;

- M. LAZARECKI, Photographe.

- M. FAUQUEMBERGUE, de l'atelier de Reprographie de l'U.E.R. de Physique.

Je tiens à remercier très sincèrement le personnel du Laboratoire avec lequel j'ai eu jusqu'à présent les meilleures relations : Mme P. DANNOOT, M. J. DELVINQUIER compagnon de route dès mon arrivée au Laboratoire avec B. BRUNIN et sur lequel on sait qu'on peut compter ; Mlle M. DELECOURT, une secrétaire exemplaire qui a réalisé pour moi un travail énorme, souvent dans des conditions difficiles mais toujours avec beaucoup de goût et une conscience professionnelle digne d'éloges.

Mme G. ROELANTS, Mlle C. LEFEBVRE, ainsi que mon épouse et ma fille qui ont traqué sans pitié la faute d'orthographe et la faute de frappe dans le manuscrit.

Je ne saurais oublier que notre statut d'enseignant-chercheur nous confère une double mission.

La tâche d'enseignant nous octroie le privilège d'être au contact d'une éternelle jeunesse ; elle nous impose une perpétuelle remise en question et un continuel recyclage au même titre que la tâche de chercheur. Si d'aucuns ont tendance à l'oublier, j'ai toujours eu la chance d'avoir reçu dans notre Université un enseignement de qualité et je m'en voudrais de ne pas faire l'effort d'essayer d'être à la hauteur de ma mission d'enseignant ici et à l'extérieur. J'ai bénéficié en tant qu'étudiant, puis en tant qu'enseignant et chercheur débutant de la tutelle de Mme DUBOIS-TYLSKI. Au contact des époux DUBOIS, on mesure pleinement la signification des mots "**pédagogie**" et **"culture**". Je dois à M. et Mme DUBOIS l'essentiel de mes connaissances botaniques et fongiques ; ils sont pour moi un exemple, et je reste leur élève attentif.

Enfin, je remercie pour leur amitié et pour les services rendus tous les Collègues Enseignants, Chercheurs et ATOS du SN2, mes amis de l'U.E.R. de Biologie (M. DELSAUT, J. MALECHA, M. MOUZE, D. VINCKIER), de l'U.E.R. des Sciences de la Terre et de l'U.E.R. de Géographie.

INTRODUCTION

Les recherches entreprises sur les Laurencia sont le plus souvent fragmentaires et n'envisagent que des angles géographiques ou thématiques assez stricts : travaux de systématique sur des ensembles géographiques plus ou moins vastes, travaux phytogéographiques, travaux morphogénétiques sur une espèce ou un groupe d'espèces, travaux cytologiques descriptifs, etc... Par contre, les travaux de synthèse sur les Laurencia sont rares voire inexistants ; c'est pourquoi nous avons étudié dans le contexte géographique assez restreint qu'imposait la récolte du matériel, les trois espèces de Laurencia présentes sur le littoral boulonnais.

La première partie de ce Mémoire consiste en une analyse des caractères systématiques permettant d'intégrer les Laurencia de la Manche dans les classifications publiées. Elle débouche sur la description morphologique des individus et sur l'estimation des caractéristiques de leurs peuplements en fonction des conditions de l'environnement.

Dans une deuxième partie, des recherches morphogénétiques complétées par un volet cytologique expliqueront les modalités d'édification des thalles, la restitution des frondes blessées et la stratégie déployée par les Laurencia pour maintenir leurs populations et coloniser le milieu.

La troisième partie établit expérimentalement l'influence combinée des principaux facteurs de l'environnement sur le développement et explique la répartition des deux espèces dans la zonation.

Le but de ce travail est de contribuer à la connaissance de la biologie des Laurencia du littoral boulonnais. Nous prendrons en compte le seul aspect végétatif, laissant volontairement de côté l'aspect sexuel. La reproduction sexuée s'exprime d'ailleurs très rarement sur les côtes que nous avons étudiées.

2

PREMIERE PARTIE

CARACTERES SYSTEMATIQUES ET ECOLOGIQUES DES LAURENCIA DU LITTORAL BOULONNAIS

- 0 0 0 -

CHAPITRE I

INTEGRATION DES LAURENCIA ETUDIES DANS LES DIFFERENTES CLASSIFICATIONS USUELLES ET ANALYSE DE LEURS CARACTERES DISTINCTIFS

I. - INTRODUCTION

Les algues sont sans doute les végétaux au sujet desquels les interprétations systématiques ont été les plus nombreuses. La systématique est une science difficile et l'interprétation des observations doit être très prudente. La correction des erreurs n'est pas aisée et revêt un caractère d'actualité ; c'est pourquoi nous ferons le point sur la classification des espèces du genre Laurencia et rappellerons les "aventures" systématiques des trois espèces qui ont servi de matériel à notre étude : le Laurencia obtusa (Hudson) Lamouroux, le Laurencia hybrida (De Candolle) Lenormand et le Laurencia pinnatifida (Hudson) Lamouroux.

II. - EXPOSE DES DIFFERENTES CLASSIFICATIONS

LAMOUROUX (1813) créa le genre Laurencia ; avant lui, les auteurs rangeaient les espèces dans le genre Fucus (JUSSIEU 1789). YAMADA (1931), SAITO (1966, 1967, 1969) et SAITO et WOMERSLEY (1974) ont fourni une classification des espèces du genre Laurencia.

A. - La classification de YAMADA (1931)

La systématique de ce genre est compliquée et repose sur des caractères parfois difficiles à apprécier. YAMADA (1931) propose une classification en 4 sections :

- la section **Palisadae** dont les cellules corticales externes à disposition radiale sont palissadiques en coupe transversale ;

- la section Forsterianae qui ne possède pas les caractères précédents mais une fronde légèrement aplatie, et des épaississements lenticulaires nombreux dans les parois cellulaires de la région médullaire ;

- la section **Cartilaginae** avec peu ou pas de cellules à épaississements lenticulaires ;

- la section Pinnatifidae où les frondes sont nettement aplaties.

4

B. - La classification de SAITO (1966)

La classification de SAITO (1966) repose sur la présence ou l'absence de synapses secondaires entre les cellules corticales superficielles. Il décrit deux sous-genres :

- le sous-genre **Eulaurencia** (TOKIDA et SAITO) qui regroupe les sections obtusae (TOKIDA et SAITO), Forsterianae (YAMADA) et Pinnatifidae (AGARDH J.), se caractérise par la présence de synapses secondaires entre les cellules corticales superficielles et par l'arrangement parallèle des tétrasporocystes ;

- le sous-genre Chondrophycus (TOKIDA et SAITO) avec les sections Palisadae (YAMADA), Cartilaginae (YAMADA, TOKIDA, SAITO), est généralement dépourvu de synapses secondaires et les tétrasporocystes sont perpendiculaires les uns aux autres.

C. - La classification de SAITO (1967)

En 1967, SAITO publie son étude sur les espèces japonaises de Laurencia et reconduit sa classification en deux sous-genres : le sous-genre Laurencia équivalent au sous-genre Eulaurencia et le sous-genre Chondrophycus.

Si cette classification convient pour les algues du Japon (SAITO 1966, 1967), celles des Iles Hawaï, des Philippines et des régions voisines (SAITO 1969a), elle ne s'adapte pas à celles des côtes pacifiques nord-américaines (SAITO 1969b). Certaines présentent en effet, à la fois des caractéristiques du sous-genre Laurencia et du sous-genre Chondrophycus. SAITO (1969b) est alors conduit à définir un groupe Spectabilis dont les espèces possèdent des synapses secondaires entre les cellules corticales adjacentes (comme dans le sous-genre Chondrophycus) et des tétrasporocystes en disposition parallèle à l'axe (comme dans le sous-genre Laurencia). Les Laurencia du "groupe Spectabilis" se caractérisent encore par la position adaxiale des initiales des tétrasporocystes, lesquelles sont abaxiales chez les espèces japonaises, et par la localisation des spermatocystes. Ceux-ci sont logés au fond de cryptes fertiles mâles situées sur de petites ramifications naissant à partir d'une cellule apicale qui n'est pas retrouvée au fond de la crypte. La crypte fertile suivante naît au-dessus de la précédente et cette disposition est comparable à celle des fleurs dans une inflorescence indéfinie. Chez les algues japonaises, au contraire, les spermatocystes sont portés par des trichoblastes à l'intérieur de réceptacles fertiles situés au sommet de petites ramifications. On retrouve la cellule apicale au

fond du réceptacle, mais les réceptacles fertiles suivants s'élaborent en-dessous des réceptacles plus âgés et cette disposition est comparable à celle des fleurs dans une inflorescence définie (SAITO 1969a).

SAITO (1969b) pense que ces espèces pourraient être réunies en un nouveau sous-genre, mais quelques unes d'entre elles restent difficiles à classer car elles possèdent des caractères intermédiaires. Il s'agit en particulier du Laurencia pinnatifida à spermatocystes terminaux nés à partir d'un trichoblaste comme les espèces japonaises, mais dont l'initiale du tétrasporocyste naît en position adaxiale comme chez les espèces nord-américaines, et du Laurencia ligulata des lles Galapagos dont les spermatocystes ont une disposition intermédiaire entre celle des espèces japonaises et américaines (cryptes fertiles profondes mais situées à l'extrémité d'une ramification).

D. - La classification de SAITO et WOMERSLEY (1974)

SAITO et WOMERSLEY (1974) ont élaboré une classification des espèces de Laurencia d'Australie du Sud. Les points communs entre les espèces japonaises et australiennes sont assez évidents : la plupart ont un tétrasporocyste qui s'isole de manière abaxiale et possèdent un réceptacle fertile mâle en position terminale sur les rameaux. Puisque le chef de file de la section Pinnatifidae, le L. pinnatifida, ne présente pas ces caractères, SAITO et WOMERSLEY (1974) proposent la création d'une nouvelle section : la section Planae pour les espèces australiennes et japonaises à thalle aplati et à ramifications disposées dans un même plan. Ces auteurs pensent que les espèces d'Australie du Sud et du Japon sont morphologiquement uniformes ; néanmoins, il n'existe que quatre espèces communes aux deux régions. Les caractéristiques des sous-genres et des sections résistent à l'examen simultané des espèces japonaises et australiennes sauf pour la section Forsterianae (YAMADA 1931, SAITO 1967) chez qui la présence d'épaississements lenticulaires ne peut pas être retenue comme caractère de cette section puisque certaines espèces, telle le L. forsteri en possèdent et d'autres, comme le L. filiformis en sont totalement ou partiellement dépourvus.

III. - USAGE DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES EN VUE D'INTEGRER LES ESPECES FRANCAISES DANS LES CLASSIFICATIONS EXISTANTES

Le genre Laurencia est répandu sur le littoral des divers continents, et les côtes atlantiques et pacifiques semblent les plus riches en espèces selon les travaux de YAMADA (1931), SAITO (1967), SAITO (1969), SAITO et WOMERSLEY (1974).

En France et dans les régions voisines, il n'existerait que 8 espèces d'après FELDMANN (1942, 1954, 1977) et MAGNE (1980). Ce sont : L. hybrida (D.C.) Lenorm. ex Duby, L. obtusa (Huds.) Lamour., L. paniculata (C. Ag.) J. Ag., L. papillosa (Forsk.) Grev., L. pelagosae Schiff., L. pinnatifida (Huds.) Lamour., L. platycephala Kütz., L. undulata Yam..

Nous avons retenu comme matériel d'étude les trois espèces qui vivent sur les côtes françaises du détroit du Pas-de-Calais où elles sont connues depuis bien longtemps : le L. obtusa et le L. hybrida au Cap de la Crèche (LEBLOND 1925), le L. pinnatifida au Cap Gris-Nez et au Portel (DEBRAY 1883, 1885, 1889). Une mention spéciale sera réservée au L. platycephala souvent confondu avec le L. pinnatifida.

A. - <u>Description des Laurencia de la Manche</u> (tab. 1, fig. 1 à 6)

1 - Laurencia obtusa (Hudson) Lamouroux (fig. 1-2)

LAMOUROUX (1813) décrit une espèce qu'il appelle L. obtusa et les nombreux auteurs qui l'étudieront par la suite lui conserveront ou non son appellation légitime ; dans le premier cas se situent les travaux de DE CANDOLLE et DUBY (1830), GREVILLE (1830), HOOKER (1833), ENDLICHER (1843), MONTAGNE (1849-1850), HARVEY (1846-1851), KUTZING (1849), AGARDH (1863), KUTZING (1865), AGARDH (1876), DE TONI (1903), TAYLOR (1928), NEWTON (1931), YAMADA (1931), YAMADA in OKAMURA (1936), INAGAKI (1933), TAKAMATSU (1936, 1938a,b, 1939), FELDMANN (1954), CRIBB (1958), TOKIDA et MASAKI (1959), KANAMORI (1965), NODA (1967), SAITO (1967, 1969a). Dans le deuxième cas, il faut noter les synonymies suivantes : Fucus obtusus (HUDSON 1762, TURNER 1802), Chondria obtusa (AGARDH 1824), L. pyramidalis (BORY in KUTZING 1849), L. multiflora, L. oophora et L. cymosa (KUTZING 1865), L. intricata, L. gelatinosa, L. lutea et L. cyanosperma (LAMOUROUX 1813). Le thalle de L. obtusa a une symétrie axiale et une silhouette assez complexe (fig. 1). Il est attaché au substratum par une base discoîde à partir de laquelle se dressent un ou plusieurs axes abondamment ramifiés et donnant naissance à des rameaux primaires, eux-mêmes à l'origine de rameaux secondaires engendrant des ramifications tertiaires, etc... Les éléments ultimes renflés en massue sont creusés d'une dépression apicale : la crypte à trichoblastes. Le type de ramification est confus et les interprétations sont différentes selon les auteurs qui découvrent des rameaux opposés, alternés, subverticillés ou verticillés.

La forme des cellules superficielles, leur arrangement et leur comportement sont variables selon la région du thalle observée. Les cellules qui tapissent la crypte à trichoblastes et les bords de l'orifice sont très serrées et dessinent une palissade de cellules hautes de 25 à $30 \mu m$ sur 8 à $10 \mu m$ dont le plus grand côté s'oriente perpendiculairement au grand axe du thalle. Les cellules corticantes des parties jeunes ont tendance à devenir cubiformes et atteignent selon les échantillons 20 à $40 \mu m$ d'arête. Dans les parties âgées, voire très âgées, les cellules s'allongent parallèlement au grand axe du thalle, et l'ensemble construit un tapis monostromatique de cellules parallélépipédiques à parois très épaisses qui paraissent étirées dans les parties les plus anciennes. La vacuole de toutes les cellules superficielles contient une inclusion réfringente : le corps en cerise.

Les coupes longitudinales et transversales (fig. 2) révèlent la structure complexe d'un faux parenchyme constitué de cellules disposées sans ordre ; mais, dans les régions les plus jeunes du thalle on distingue deux grandes zones : - une zone médullaire comprenant elle-même deux parties : l'axe du thalle aux cellules unisériées, allongées, étroites et zigzagantes, reconnaissable uniquement à proximité de la crypte à trichoblastes ; et la partie proximale des rameaux à cellules ovoïdes, énormes, alignées selon l'axe du thalle et attachées les unes aux autres par de nombreuses synapses ;

- une zone corticale également constituée de deux parties : une couche corticale externe à cellules plus ou moins cubiques, non palissadiques en coupe transversale et reliées entre elles par des synapses secondaires ; une couche corticale interne dont les cellules sont peu différentes de celles de la couche précédente si on excepte l'absence de corps en cerise.

La zone médullaire occupe toujours une place plus importante que la zone corticale.

Il faut souligner deux faits importants. Le premier concerne la variabilité de forme des cellules corticales internes et externes selon l'âge de la zone étudiée ; ainsi les cellules sont beaucoup plus larges et donc moins nombreuses à la surface d'un rameau jeune qu'à celle d'un rameau âgé de même diamètre. On peut expliquer ce fait par l'élaboration intense de pseudoparenchyme médullaire dans les régions

8

voisines de la crypte à trichoblastes et par l'allongement des cellules au cours du vieillissement. Le second est l'absence de limite entre les différents types cellulaires alors que les extrêmes sont profondément dissemblables, ne serait-ce que par leur disposition. Vues en coupes longitudinales, les cellules les plus internes sont en effet alignées parallèlement à l'axe du thalle, alors que les cellules les plus externes ont tendance à se disposer perpendiculairement à l'axe. Dans les régions très âgées, les cellules superficielles sont aussi allongées que les cellules internes.

2 - Laurencia hybrida (De Candolle) Lenormand (fig. 3-4)

La description de DE CANDOLLE (1815) concerne un Fucus hybridus et c'est LENORMAND in DE CANDOLLE et DUBY (1830) qui définit l'espèce L. hybrida étudiée ou décrite successivement sous son nom légitime par KUTZING (1849), AGARDH (1863), KUTZING (1865), AGARDH (1876), DE TONI (1903), COTTON (1912), NEWTON (1931), YAMADA (1931). Longtemps classé dans le genre Fucus [Fucus hybridus DE CANDOLLE (1815), Fucus pinnatifidus var. angustus TURNER (1808-1810)], puis Chondria [Ch. hybrida CHAUVIN in DE CANDOLLE et DUBY (1830), Ch. pinnatifida var. angusta (AGARDH (1822-1824)], et enfin Laurencia [L. caespitosa HARVEY (1846-1851), L. cylindrica et L. platycephala KUTZING (1849-1869), L. pinnatifida var. angusta HARVEY (1846)], le L. hybrida a finalement acquis le statut d'espèce. Enfin, d'autres confusions paraissent plus difficiles à débrouiller puisque HARVEY (1871) place le L. caespitosa de LAMOUROUX (1813) en synonymie avec le L. hybrida de LENORMAND in DE CANDOLLE et DUBY (1830), le L. pinnatifida var. angusta de GREVILLE (1830), le F. hybridus de DE CANDOLLE (1815) ; mais AGARDH (1876) rétablit les synonymies suivantes : L. caespitosa de HARVEY (1846-1851) = Fucus pinnatifidus var. angustus de TURNER (1802), L. pinnatifida var. angusta de HARVEY (1871), L. cylindrica, L. platycephala et L. hybrida de KUTZING (1865) ; il conserve en tant qu'espèce le L. caespitosa de LAMOUROUX (1813) assimilé au L. corymbifera de KUTZING (1865). Si l'on s'en tient à ce qu'écrivent DE CANDOLLE et LENORMAND (1830), il faut rassembler le L. caespitosa de LAMOUROUX (1813), le Fucus pinnatifidus var. angustus de TURNER (1802), le Chondria pinnatifida var. angusta de AGARDH (1822-1824) et le Chondria hybrida de CHAUVIN in DE CANDOLLE et DUBY (1830) sous le nom de L. hybrida.

Le thalle a une symétrie axiale (fig. 3), mais souvent dans les parties jeunes (plus rarement dans les parties âgées), on distingue les traces d'une symétrie dorsiventrale. Le type de ramification est encore assez confus, les rameaux étant opposés à subverticillés. Cette espèce se distingue assez facilement du **L. obtusa** par

9

sa symétrie plus ou moins radiale, sa coloration (plus sombre moins rougeâtre), son port (ramifications moins exubérantes et plus serrées).

En vue superficielle, l'arrangement des cellules corticales du L. hybrida est semblable à celui du L. obtusa. La différence apparaît au niveau des dimensions cellulaires qui sont nettement plus réduites (pas plus de 20 μ m de longueur) chez L. hybrida.

En coupes longitudinales et transversales (fig. 4), on retrouve les mêmes zones que chez L. obtusa mais il convient de faire les remarques suivantes : le nombre de cellules est beaucoup plus important que chez L. obtusa ; l'axe y est plus facilement repéré dans les parties jeunes mais devient totalement méconnaissable dans les parties âgées ; les synapses sont nettement visibles, particulièrement nombreuses et de grande taille, et les corps en cerise absents. Comme chez le L. obtusa, les cellules superficielles sont plus petites dans les parties âgées que dans les parties jeunes, et au cours de leur vieillissement leur paroi s'épaissit nettement et leur plasmalemme prend un contour irrégulier.

3 - Laurencia pinnatifida (Hudson) Lamouroux (fig. 5-6)

L'histoire systématique du L. pinnatifida est encore plus compliquée que celle des deux autres espèces. Un Fucus pinnatifidus est décrit par HUDSON (1762) ; il deviendra L. pinnatifida grâce à LAMOUROUX (1813) et sera étudié par GREVILLE (1830), HOOKER W.J. (1833), MONTAGNE (1845, 1849, 1850), ENDLICHER (1843), HOOKER J.D. (1845), HOOKER J.D. et HARVEY (1845), KUTZING (1849, 1869), AGARDH (1863, 1876, 1879), ARDISSONE (1883), HAUCK (1885), KOLKWITZ (1900), FALKENBERG (1901), DE TONI (1903), KYLIN (1907, 1923, 1928), FUNK (1927), ROSENVINGE (1931). Fucus pinnatifidus est cité par HUDSON (1762), GMELIN (1768), STACKHOUSE (1801), TURNER (1802), DE CANDOLLE (1815); Fucus multifidus par HUDSON (1762), Gelidium pinnatifidum par LYNGBYE (1819), Chondria pinnatifida par AGARDH (1863). La variabilité de l'aspect de L. pinnatifida a aussi conduit à décrire un grand nombre de variétés : osmunda, angusta, tenuissima, littoralis. De plus, MAGNE (1980) a montré que le nom L. pinnatifida recouvre deux espèces assez proches : le L. platycephala et le L. pinnatifida. Le premier, décrit par KUTZING (1849, 1869) fut rapporté à L. hybrida par DE TONI (1903) ce qui n'a pas facilité la mise au point concernant ces deux espèces.

Chez L. pinnatifida, le thalle qui montre une symétrie nettement dorsiventrale (fig. 5, 6 a et b) a une structure dont la variabilité n'égale que la complexité. Il existe quatre formes de L. pinnatifida permettant de définir quatre groupes : - Groupe 1 (fig. 5a) : c'est le type de port le plus simple. Le thalle est très allongé, la ramification rare et fort peu développée sauf dans les parties basales où la taille des rameaux secondaires atteint celle du rameau principal. Les ramifications opposées dans les parties basales et subverticillées dans les parties jeunes possèdent une constriction basale.

- Groupe 2 (fig. 5b) : il semble issu d'une complication de la forme précédente. Le thalle est relativement peu aplati, la ramification intense et subverticillée à constriction basale est localisée en majeure partie dans la moitié supérieure de l'algue.

- Groupe 3 (fig. 5c) : le thalle est franchement aplati, la ramification n'est pas intense et les rameaux secondaires sont opposés décalés. A leur point d'insertion, les digitations du sommet de la fronde sont très élargies, tandis que celles de la base sont rétrécies.

- Groupe 4 (fig. 5d) : le thalle est très aplati ; la fronde a l'aspect d'une lame épaisse profondément découpée. Dans les parties basales du thalle, les rameaux distiques, alternes et peu nombreux, présentent une légère constriction, tandis que ceux du sommet, subverticillés et nombreux, en sont dépourvus.

Les cellules superficielles sont disposées sans ordre défini comme chez les deux autres espèces. Les cellules jeunes sont plus grandes (20 μ m) que les cellules âgées (15 μ m).

L'observation de coupes longitudinales et transversales (fig. 6c, d et e) nous a montré une grande analogie avec les autres espèces. Néanmoins, les différences entre les zones corticales et médullaires sont plus marquées car il ne subsiste qu'une ou deux couches de cellules transitoires. Sur les coupes pratiquées dans des zones aplaties du thalle, il est très difficile de reconnaître les cellules axiales, même dans des régions très proches de l'apex. Dans les parties centrales ou âgées de la fronde, le grand axe des cellules médullaires est parallèle à l'axe du thalle tandis que dans les parties périphériques ou jeunes il lui est sécant selon un angle aigu. Le fait qu'en sections transversales les cellules âgées soient plus petites que les cellules jeunes résulte à la fois de leur allongement plus faible et de leur orientation différente. Les cellules profondes du thalle se caractérisent par un épaississement en forme de croissant appelé "épaississement lenticulaire" qui prend place sur la paroi.

4 - Laurencia platycephala Kützing

Le L. platycephala ne fait pas partie des espèces étudiées mais il a souvent été confondu avec le L. pinnatifida. Il figure sous ce nom dans les herbiers pourtant renommés de KUTZING, BORNET-THURET, HOLMES et du British Museum. HARVEY (1846, 1851) dessine deux types d'organes mâles totalement différents pour une même espèce qu'il appelle L. pinnatifida. ROSENVINGE (1909, 1931) et KYLIN (1923) décrivent un L. pinnatifida présentant des caractères du L. platycephala (structure des organes mâles et appareil fixateur). Par contre, COTTON (1912) et ROSENVINGE (1909, 1931) pressentent l'existence des deux espèces en faisant la revue conflictuelle des appareils fixateurs mais n'établissent pas la distinction. C'est MAGNE (1980) qui tire la situation au clair en donnant les critères de détermination des deux Laurencia.

La répartition géographique morcelée de **L. platycephala** englobe une partie des côtes françaises. L'espèce existe dans les lles britanniques et c'est probablement elle que KOLKWITZ (1900) a étudié à Helgoland sous le nom de **L. pinnatifida.** Le **L. platycephala** a peut être été récolté en Scandinavie et au Danemark (à moins qu'il ne s'agisse d'une troisième espèce) mais il n'a pas encore été trouvé sur les côtes du littoral boulonnais. En conséquence, les études antérieures à 1980 et rapportées au **L. pinnatifida** concernent effectivement cette espèce.

5 - Caractères distinctifs des Laurencia du littoral boulonnais (tab. 1)

La description morphologique et anatomique des Laurencia du littoral boulonnais souligne l'importance et l'utilité de quelques caractères d'ordre végétatif dans la distinction des espèces. Il s'agit de la nature du système fixateur, du mode de ramification, de la présence éventuelle de synapses secondaires, d'épaississements lenticulaires ou de corps en cerise. Il faut leur adjoindre un contingent de caractères d'ordre sexuel que nous citerons ici pour mémoire puisque nous avons pris le parti de n'envisager que l'aspect végétatif de ces trois espèces. L'ensemble figure dans le tableau l.

B. - <u>Tentative d'intégration des Laurencia du</u> <u>littoral boulonnais dans les classifications</u> <u>récentes</u> (tab. 2-3)

La prise en compte des travaux systématiques antérieurs permet de distinguer trois sous-genres : Laurencia, Chondrophycus et Spectabilis en fonction de caractères tels que la présence éventuelle de synapses secondaires, le mode de formation et la disposition des tétrasporocystes, la position des organes mâles et la présence éventuelle d'un axe dans les cryptes à spermatocystes (tab. 2).

Si l'on essaie de faire entrer les Laurencia du littoral boulonnais dans le cadre de ces définitions, on se heurte parfois à des obstacles insurmontables. En effet, si L. obtusa appartient incontestablement au sous-genre Laurencia, L. hybrida présente à la fois des affinités pour les sous-genres Spectabilis et Chondrophycus. Par contre, L. pinnatifida ne répond que partiellement à la définition du sous-genre Spectabilis et affiche d'autres caractères non intégrables (tab. 3).

IV. - CONCLUSION

Outre le constat du manque d'homogénéité des classifications, nous sommes en accord avec MAGNE (1980) pour qui les connaissances actuelles sont trop fragmentaires, parfois entachées d'erreurs et finalement insuffisantes lorsqu'il s'agit de bâtir une classification du genre **Laurencia**.

. , .

TABLEAU 1 CARACTERES DISTINCTIFS DE :

Laurencia obtusa (Hudson) Lamouroux, Laurencia hybrida (D.C.) Lenormand, Laurencia pinnatifida (Hudson) Lamouroux

Caractères	L. obtusa	L. hybrida	L. pinnatifida
Couleur sur le frais	Rouge 101,341,342,343 à Verdâtre 333 à 334	Violacé 232,434,435 à Verdâtre 368,369	Rouge brunâtre 128 ầ Jaunâtre 133 ă 134
Système fixateur	disque	disque cespiteux	disque avec rameaux décombants stolonifère
Ramification	dans tous les plans	dans tous les plans	dans un seul plan
Résistance à l'émersion	-	+	+
Position des organes d ⁷	terminale (en coupe hémisphérique)	terminale (en coupe hémisphérique)	latérale (en urne étroite et profonde)
Axe dans les cryptes à spermatocystes	+	_	?
Isolement des tétrasporocystes	abaxial	adaxial	adaxial
Disposition des tétraspores	parallèle	parallèle	parallēle
Synapses secondaires	+	-	_
Epaississements lenticulaires	-	-	+
Corps en cerise	+	~	

Les nombres renvoient au code des couleurs de SEGUY (1936) - D'après MAGNE (1980) modifié GODIN (1984)

TABLEAU.2

CARACTERES DISTINCTIFS DES SOUS-GENRES : LAURENCIA, CHONDROPHYCUS, SPECTABILIS

Caractères	Laurencia	Chondrophycus	Spectabilis		
Synapses secondaires	+	-	-		
Isolement des tétrasporocystes	abaxial	abaxial	adaxial		
Disposition des tétrasporocystes	parallèle	à "angle droit"	parallèle		
Position_des organes d	terminale	terminale	latérale		
Axe dans les cryptes à spermatocystes	présent	absent	absent		

TABLEAU 3

CARACTERES DE SOUS-GENRES DE :

Laurencia obtusa (Hudson) Lamouroux Laurencia hybrida (D.C.) Lenormand Laurencia pinnatifida (Hudson) Lamouroux

Caractères	L. obtusa		L. hybrid	a	L. pinnatifida		
Synapses secondaires	+			e 2	-		
Isolement des tétrasporocystes	ment des abaxial grand sporocystes abaxial grand sition des parallèle grand sporocystes parallèle grand		adaxial	sous-geni tabilis	adaxial	ا s-genre ذلنه	
Disposition des tétrasporocystes			parallèle	comme Spec	parallèle	omme sou Spectab	
Position des organes d	terminale	sous-ge	terminale	is-genre	latérale	- 0	
Axe dans les cryptes à spermatocystes	+		-	comme sou	?		



FIGURE 1

LAURENCIA OBTUSA (Huds.) Lamour.

MORPHOLOGIE

1a - Aspect morphologique d'un fragment de thalle1b - Vue superficielle du thalle : cortex jeune1c - Vue superficielle du thalle : cortex âgé

Légende : c : corps en cerise cc : cellule corticale banale





FIGURE 2

LAURENCIA OBTUSA (Huds.) Lamour.

ANATOMIE

2a -	-	Coupe	transversale dans un fragment de thalle jeune
2 b	-	Coupe	transversale dans un fragment de thalle âgé
2c	-	Coupe	longitudinale dans un fragment de thalle jeune
2d	-	Coupe	longitudinale dans un fragment de thalle âgé
Léa	er	nde : d	: corps en cerise

- ca : cellule axiale
 - cc : cellule corticale banale

 - cm : cellule de la zone médullaire
 - cs : cellule sous-corticale
 - ct : cellule corticale tapissant la crypte à trichoblastes





•

-

.



50µ

-

FIGURE 3

LAURENCIA HYBRIDA (D.C.) Lenorm.

MORPHOLOGIE

3a - Aspect morphologique d'un fragment de thalle
3b - Vue superficielle du thalle : cortex jeune
3c - Vue superficielle du thalle : cortex âgé

<u>Légende</u> : cc : cellule corticale banale





FIGURE 4

LAURENCIA HYBRIDA (D.C.) Lenorm.

ANATOMIE

- 4a Coupe longitudinale d'un fragment de thalle
 4b Coupe transversale dans un fragment de thalle jeune
 4c Coupe transversale dans un fragment de thalle plus âgé
 4d Coupe transversale d'une fronde âgée
- Légende : ca : cellule axiale cc : cellule corticale cm : cellule de la zone médullaire cs : cellule sous corticale



FIGURE 5

LAURENCIA PINNATIFIDA (Huds.) Lamour.

MORPHOLOGIE

5a	-	Aspect	morphologique	d'un	fragment	de	thalle	du	type	1
5b	-	Aspect	morphologique	d'un	fragment	de	thalle	du	type	2
5c	-	Aspect	morphologique	d'un	fragment	de	thalle	du	type	3
5d	-	Aspect	morphologique	d'un	fragment	de	thalle	du	type	4









FIGURE 6

LAURENCIA PINNATIFIDA (Huds.) Lamour.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

- 6a Vue superficielle du thalle : cortex jeune
 6b Vue superficielle du thalle : cortex âgé
 6c Coupe longitudinale dans un fragment de thalle jeune
 6d Coupe transversale dans un fragment de thalle jeune
 6e Coupe transversale d'une fronde âgée
- Légende : cc : cellule corticale cm : cellule de la zone médullaire cs : cellule sous corticale






¢ i -•

CHAPITRE II

ECOLOGIE DES TROIS ESPECES ETUDIEES

I. - INTRODUCTION

L'étude de la biologie des êtres vivants passe obligatoirement par la définition des conditions naturelles de vie dans leurs stations et par la description de l'état du peuplement qui exprime la réponse de l'ensemble des individus à ces conditions.

II. - LES LIEUX DE RECOLTE ET LES CONDITIONS GENERALES DE VIE DES ALGUES DANS LES STATIONS (fig. 7-8)

Le matériel utilisé pour réaliser ce travail provient de deux stations : le chenal de l'Ile verte à Roscoff (récolte du L. obtusa et de quelques échantillons de L. hybrida et L. pinnatifida pour comparaison) et le Cap Gris-Nez au lieu-dit "Le Cran aux Oeufs" (récolte de la plupart des échantillons de L. hybrida et L. pinnatifida).

La côte boulonnaise se présente sous la forme d'une falaise constituée de deux séries d'âge jurassique, l'une basale avec des argiles du Kimmeridgien supérieur entrecoupées de quelques bancs calcaires, l'autre sommitale avec des sables et des grès du Portlandien inférieur. L'érosion produit des glissements avec exportation des matériaux fins (argiles) ou peu compactés (sables) et stockage sur place des éléments grossiers sous forme chaotique (blocs du grès de la Crèche). Au Cap Gris-Nez, la plus grande résistance à l'érosion des grès est la raison de cette pointe qui fait saillie en mer ; tandis qu'au Cran aux Oeufs, l'échancrure est le résultat de la pénétration puis du retrait de la mer dans une vallée à seuil élevé.

Les courants littoraux divergent en deux bras à partir du Cap Gris-Nez ; l'un vers le sud qui dépose des galets, l'autre vers l'est qui dépose du sable. Les deux sites étudiés vont donc se présenter sous la forme de chaos rocheux avec des grès de la Crèche en majorité, associés à des argiles schisteuses et des blocs calcaires plus rares, le tout ennoyé dans des galets du côté du Cran aux Oeufs, et plutôt dans du sable du côté du Cap Gris-Nez.

GLACON (1977) a réalisé des mesures hebdomadaires de température et de salinité et des mesures bihebdomadaires de pH. KLING (1978) a construit, d'après ces mesures effectuées de 1968 à 1974, le diagramme T.S. des moyennes mensuelles de température et de salinité (fig. 7) ; l'abaque de la figure 8 exprime la relation entre le pH, la salinité, la température et le mois de l'année. Les **Laurencia** qui se développent dans la zone de balancement des marées sont soumis à des variations de qualité et d'irradiance lumineuses importantes (IVANOFF 1975) et subissent directement les chocs dus à la houle et à la marée.

III. - ETUDE DE L'ASPECT DES PEUPLEMENTS (tab. 4 à 6, fig. 9)

A. - Méthodologie

Pour bien cerner la position des Laurencia sur nos côtes et leur contexte algologique, nous avons réalisé différents types de relevés durant trois années.

1 - Les relevés de type transect (tab. 4)

Ils sont effectués le long d'une corde tendue perpendiculairement au rivage selon la méthode des radiales. Les relevés sont systématiques et concernent une surface de 25 x 25 cm, explorée tous les 2 mètres à partir du Laurencia situé le plus bas et jusqu'au Laurencia situé le plus haut. Pour chaque relevé, on note la pente, l'exposition, le substratum, la différence d'altitude par rapport au relevé précédent et le recouvrement. La liste des espèces est ensuite établie en donnant à chacune un coefficient d'abondance-dominance. Ce type de relevé a l'intérêt de montrer l'état du peuplement algal en fonction du relief et du degré d'émersion.

2 - Les relevés présence-absence (tab. 5)

50 relevés ont été effectués dans la ceinture des Laurencia et à différents niveaux dans cette ceinture. Les relevés concernent une zone qui nous a paru homogène. Etant donné qu'ils étaient situés tantôt sur des replats, tantôt sur des faces verticales, tantôt sur des plans inclinés, différemment exposés, nous n'avons pu qu'étudier de très petites surfaces ; c'est pourquoi le coefficient d'abondance-dominance qui est donné ne l'est qu'à titre indicatif. De la même manière nous n'avons pas tenté de définir des associations à extrapoler à l'ensemble de la ceinture, ce qui nous paraît très aléatoire dans ces conditions particulières où l'on a fort peu de chances de rencontrer les espèces les plus rares et où les plus grandes (ex. Fucus, Laminaires, etc...) apparaissent dans les relevés sous la forme (i) ou (+) puisque le recouvrement qu'elles occupent à marée basse n'est pas du tout l'expression de celui qu'elles représentent à marée haute. Une liste de présence-absence des espèces permettra de connaître la composition floristique du cortège de la zone des Laurencia sur le secteur étudié et établira le degré de constance des accompagnatrices ; le tableau de relevés selon la zonation donnera les grandes coupures et définira les sous-ensembles de la ceinture des Laurencia.

3 - Les relevés quantitatifs (tab. 6)

24 relevés ont été réalisés le long de 3 transects. Tous les 3 mètres, une surface de 150 cm2 (15 x 10 cm) est totalement raclée et emmenée au Laboratoire. Là, les échantillons sont triés par espèce, lavés, séchés avec du papier Joseph et pesés de manière à avoir la possibilité de calculer la biomasse de chaque espèce par m2 dans la ceinture des Laurencia.

B. - Résultats (Tab. 4, 5, 6; fig. 9)

1 - Les biotopes à Laurencia

L'étude des transects et des relevés montre que le L. pinnatifida et le L. hybrida présentent une préférence pour les zones rocheuses avec une tendance à l'ensablement. Ils occupent principalement les grès, secondairement les calcaires, rarement les argiles schisteuses. Ils marquent une nette prédilection pour les faces exposées au Nord et à l'Ouest, ce qui veut dire que ce sont des algues de mode battu vu le sens de la houle et des courants de marée.

Entre la base et le sommet de la ceinture des **Laurencia**, il existe une dénivellation de 2,85 m pour une distance de 22 m, soit une pente moyenne de l'ordre de 13°. Le recouvrement du peuplement est variable et la densité la plus forte se situe à des hauteurs de + 1,29 m et + 2,59 m par rapport à l'origine (pied du **L. pinnatifida** situé le plus bas).

2 - Description des groupements et leur localisation dans les ceintures algales

Le tableau 5 répertorie les coefficients d'abondance-dominance et de sociabilité, ainsi que les indices de présence bruts et corrigés dans 50 relevés. le L. pinnatifida s'étend de la zone des Laminaires à la zone des Fucus spiralis, soit de l'infralittoral à l'horizon supérieur du médiolittoral. On peut distinguer plusieurs sous-ensembles qui seront répartis selon la zonation habituellement proposée : - Zone comprise entre NIBMVE et NMBMVE à Laminaria digitata.

A la base du peuplement, le L. pinnatifida constitue un peuplement monospécifique à faible recouvrement tantôt sur des platiers, tantôt sur des pentes ou des abrupts de rochers ennoyés dans du sable mais rarement ensablés à leur face supérieure. Le cortège floristique s'allonge dans les niveaux supérieurs de cette zone par l'adjonction d'espèces compagnes fréquentes dans toute la ceinture des Laurencia [Ulva lactuca (III) et Ceramium rubrum (III) plutôt sur les replats ; Cladophora rupestris (II) tantôt sur les platiers, tantôt sur les faces abruptes ; Lomentaria articulata (II) plutôt inféodé aux pentes raides] ou dans une fraction de la ceinture [Gigartina stellata (II) qui n'atteint que la base du Fucus spiralis].

- Zone comprise entre NMBMVE et NMBMME à Fucus serratus.

Cette zone correspondant à l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral peut être décomposée en trois sous-ensembles avec :

- + un groupement à Fucus serratus (III), Plocamium coccineum (I), Chondrus crispus (V), Cystoclonium purpureum (I) et Palmaria palmata (I) sur un substrat rocheux peu ensablé à inclinaisons variables en exposition Nord et Ouest;
- + un groupement à Fucus serratus (II), Laurencia hybrida (V), Polysiphonia urceolata (I), Ceramium Deslongchampsii (I), Polysiphonia lanosa (I), inféodé aux faces subhorizontales des rochers présentant une tendance assez nette à l'ensablement, avec une exposition dominante vers le Nord;
- + un groupement à Fucus serratus (III), Cystoclonium purpureum (I), Polysiphonia urceolata (I), Polysiphonia lanosa (II), Enteromorpha compressa (III) et Griffithsia flosculosa (I) sur substrat rocheux relativement accidenté, avec tendance moyenne à l'ensablement, et sous exposition variable à dominante Ouest.

Il existe une transition entre le deuxième et le troisième groupement par l'intermédiaire d'espèces comme **Polysiphonia lanosa** (épiphyte) et **Enteromorpha compressa.**

- Zone comprise entre le NMBMME et NIPMME à Fucus vesiculosus.

Un seul groupement apparaît, avec Fucus vesiculosus (II), Catenella repens (V), Callithamnion tetricum (II) sur substrat rocheux à rocheux ensablé ; à pente relativement forte et exposée plutôt à l'Ouest ou au Nord-Ouest. Ces groupements sont disposés en couronne sur la face des rochers en front de mer et c'est à ce niveau que l'on trouve les derniers exemplaires du Gigartina stellata.

- Zone comprise entre le NIPMME et NSPMME à Fucus spiralis.

Trois sous-ensembles peuvent encore être distingués :

- + un groupement à Fucus spiralis (V) sur des rochers non ensablés à pente forte et en exposition plutôt Nord, avec quelques rares espèces compagnes ;
- + un groupement avec presque exclusivement L. pinnatifida sur des rochers non ensablés à pente variable et exposé au Nord-Ouest ;
- + un groupement sur le pourtour des cuvettes ou L. pinnatifida est en association avec Corallina officinalis (V).

3 - Comparaison entre analyse qualitative et quantitative

L'analyse quantitative des peuplements de la ceinture (tab. 6) atteste qu'une grande partie de la biomasse algale est représentée par L. pinnatifida. Les espèces les plus importantes sont ensuite Gigartina stellata (21,8 %), Catenella repens (14 %), Ceramium rubrum (9,3 %).

La comparaison des résultats de l'analyse qualitative et quantitative des peuplements le long de ces transects est intéressante. Dans la figure 9, nous avons mis en parallèle d'une part, le recouvrement (en %) et la biomasse (en % représentant la part de L. pinnatifida rapportée à la biomasse totale) ; et d'autre part, le poids moyen de Laurencia dans chacun des groupes de relevés. La courbe représentant le recouvrement illustre que celui-ci est variable et passe par deux maximums ; la courbe représentant le pourcentage de biomasse du L. pinnatifida par rapport à la biomasse totale suit un palier situé entre 55 et 57 % pour la plus grande partie de la ceinture. Il existe deux minimums marqués : l'un à 9 m du point de départ soit à une hauteur de 1,16 m par rapport à l'origine et l'autre à 18 m soit à une hauteur de 2,32 m ; la courbe représentant la biomasse de Laurencia passe par 3 maximums : à 6 m, 12 m et 18 m, soit respectivement à 0,77 ; 1,55 et 2,33 m de hauteur.

Qualitativement, L. pinnatifida serait à son optimum à proximité du milieu de la zone de répartition (10 m/22 m et 1,29 m).

Quantitativement, L. pinnatifida représente plus de la moitié de la biomasse du peuplement algal de la ceinture. Les espèces compagnes les mieux représentées en biomasse (Gigartina stellata 21,8 %, Catenella repens 14 %, Ceramium rubrum 9,3 %) sont celles dont la fréquence en compagnie de L. pinnatifida est assez forte (Ceramium rubrum III, Gigartina stellata II) ou moins élevée (Catenella repens I). Les différences observées entre l'importance quantitative et la constance des espèces compagnes dépendent de l'aspect de leur peuplement (pieds isolés, touffes, gazons) ou de leur répartition (espèce localisée ou à large amplitude). Les maximums des courbes correspondant au recouvrement, au pourcentage de biomasse de L. pinnatifida par rapport à la biomasse totale et à la biomasse de L. pinnatifida ne coïncident pas toujours. L'allure des différentes courbes explique l'aspect du peuplement. Le premier pic de la courbe relative au recouvrement s'identifie très probablement à l'optimum écologique. Là, les pieds de L. pinnatifida sont régulièrement espacés, bien développés et atteignent une dizaine de centimètres. Le pic suivant correspond à un secteur où les L. pinnatifida sont en petits peuplements discontinus, avec des individus petits, prostrés et n'atteignant que 3 à 4 centimètres au maximum, ce qui explique le recouvrement plus faible. Entre

les deux pics, on note un creux important dû à la zone des Balanes qui gêne le développement des populations de **L. pinnatifida.**

La courbe représentant la biomasse de L. pinnatifida passe par un maximum à proximité du milieu de la ceinture (12 m/22). Ce maximum est légèrement décalé par rapport à celui de la courbe précédente ; néanmoins, on peut admettre que la biomasse maximale se trouve à peu près dans la zone de recouvrement maximum du peuplement. Ce décalage peut s'expliquer par le fait que le recouvrement est relatif à l'ensemble du peuplement algal (L. pinnatifida + autres espèces) alors que la biomasse ne concerne que L. pinnatifida.

La courbe représentant le pourcentage de biomasse de L. pinnatifida par rapport au total explique aussi cette différence. Outre qu'il montre la stabilité quantitative du peuplement de Laurencia, il souligne la part des autres algues dans le recouvrement global puisqu'au pic du recouvrement correspond le creux du pourcentage de biomasse. Le creux du recouvrement se rapporte au deuxième creux de pourcentage de biomasse de L. pinnatifida et précise que la zone des Balanes est pratiquement dépourvue d'algues.

IV. - CONCLUSION

L. pinnatifida a une large répartition et constitue bien une ceinture au niveau des basses mers de morte eau (GEHU 1958). L'absence d'espèces à forte constante et la variété spécifique (23 espèces) traduisent l'amplitude de la répartition verticale de L. pinnatifida et ceci d'autant plus que les côtes boulonnaises sont moins riches en espèces que les côtes bretonnes par exemple (GEHU 1964). La variabilité de la valeur du recouvrement souligne l'étendue de cette amplitude et montre que L. pinnatifida est une espèce qui peut supporter de fortes variations des conditions du milieu.

L. hybrida n'occupe qu'une petite fraction de la ceinture du L. pinnatifida et apparaît comme une espèce compagne plus sensible aux variations des conditions du milieu.

. .

TABLEAU 4

RELEVES EFFECTUES LE LONG D'UN TRANSECT DANS LA CEINTURE DES LAURENCIA

Date : octobre 1976 - Lieu : Cap Gris-Nez												
Numéro	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Surface		25 x 25 cm										
Pente	0	40°	60°-70°	90°	0°	45°	30°	90°	50°	90°	90°	90°
Exposition	······································	NW	NW	W	· · · · ·	N	N	NE	NW	N	NW	N
Substratum	rocheux	rocheux	rocheux	rocheux	rocheux	rocheux	rocheux	rocheux	rocheux	rocheux	rocheux	rocheux
Différence d'altitude	0	+ 25 cm	+ 30 cm	+ 50 cm	+ 30 cm	+ 20 cm	+ 20 cm	+ 20 cm	+ 10 cm	+ 30 cm	+ 30 cm	+ 20 cm
Recouvrement	10 %	25 %	60 %	60 %	80 %	90 %	75 %	70 %	50 %	50 %	75 %	50 %
Espèces												,
Laurencia pinnatifida Ulva lactuca Chondrus crispus	2-2	2-2 2-1	4-4 1-1	3-3	5-5	5-5	4-4	4-4	3-3	3-3	4-4	3-3
Fucus vesiculosus Laurencia hybrida				2-2 +	+	i 1-1 1-1	1-1	i		i		1-1
Cladophora rupestris						1-1						1-1

٠



TABLEAU DES RELEVES EFFECTUES DANS LA CEINTURE DES LAURENCIA ET TRANSECT CORRESPONDANT

40

TABLEAU 6

BIOMASSE EN g/m2 DES DIFFERENTES ESPECES APPARTENANT AU CORTEGE FLORISTIQUE DES LAURENCIA ET % PAR RAPPORT A LA BIOMASSE TOTALE - SUR 24 RELEVES (3 RADIALES A 8 RELEVES) -

Espèces	Biomasse g/m2	0/a
Laurencia pinnatifida Gigartina stellata Catenella repens Ceramium rubrum Lomentaria articulata Ulva lactuca Cladophora rupestris Laurencia hybrida Fucus spiralis Enteromorpha compressa Chondrus crispus Fucus vesiculosus Callithamnion tetricum Plocamium coccineum	855,689 382,250 246,186 163,700 41,167 37,531 20,361 5,781 5,189 1,000 0,897 0,436 0,042 0,006	48,6 21,8 14,0 9,3 2,3 2,1 1,1 0,3 0,3 -0,2
	1 761,235	100,0
Soit	17,6 t/ha	

Le classement est établi par ordre d'importance.







43...



4

Fig. 7 - Diagramme T-S (Température et Salinité, d'après KLING 1978) : Evolution de la température et de la salinité dans les eaux de la Manche-Ouest au cours des années 1968 à 1974 (d'après des mesures effectuées par GLACON à Wimereux à la Station de Biologie Maritime).

> <u>Légende</u> : temps : température en °C S %° : Salinité

- Fig. 8 Relation entre le pH, la salinité et la température en fonction du mois de l'année dans les eaux côtières superficielles près de la Station de Biologie Maritime de Wimereux (d'après KLING 1978), d'après les mesures effectuées par GLACON au cours des années 1972-1974.
 - Légende : chaque courbe de pH représente la valeur centrale d'une classe de pH donnée dont l'intervalle comprend 0,04 unités de pH.
- Fig. 9 Courbe 1 en trait plein : Biomasse moyenne de Laurencia pinnatifida le long des transects.
 - Courbe 2 : Recouvrement (en trait plein) et biomasse relative (en pointillés) de Laurencia pinnatifida par rapport à tout le peuplement algal.
 - Légende : g : biomasse exprimée en g

%

- : recouvrement (plein) et biomasse relative (pointillé) exprimés en %
- m : distance en unités entre les relevés

DEUXIEME PARTIE

CARACTERES MORPHOGENETIQUES ET CYTOLOGIQUES DES LAURENCIA DU LITTORAL BOULONNAIS

- 0 0 0 -

.

.

CHAPITRE III

STRUCTURE ET DEVELOPPEMENT DES THALLES

I. - INTRODUCTION

Les Laurencia possèdent un thalle d'apparence massive dans lequel on distingue au moins au premier stade de l'ontogenèse un axe principal unique à croissance illimitée et des formations latérales à croissance limitée. On peut donc rattacher leur structure à la structure cladomienne (CHADEFAUD 1952) typiquement formée d'axes longs (axes de cladomes) et de filaments courts (pleuridies). Chez les Rhodomélacées, on considère que les filaments courts portés par une péricentrale ou coxale sont de deux types : des phyllidies (CHADEFAUD 1960) ou trichoblastes (FALKENBERG 1901, ROSENVINGE 1903) caducs et des pleuridies au sens strict, persistantes et assurant la cortication de l'axe.

Les Laurencia du littoral boulonnais ont en commun une crypte apicale abritant l'initiale axiale et les formations axiales et latérales qui en dérivent. L'étude morphogénétique dont nous allons exposer les résultats consiste en une analyse descriptive des mécanismes ayant leur siège dans la crypte : fonctionnement de l'initiale axiale, mise en place des formations sous-jacentes en soulignant l'importance du trichoblaste, l'originalité de construction du système pleuridien et la rythmicité de fonctionnement de l'ensemble. Un complément d'informations concerne l'origine des néoformations susceptibles de reconstituer la partie détruite d'une fronde.

L. pinnatifida se caractérise par son système rhizoïdien très développé qui fait pratiquement défaut chez les autres espèces ; les phénomènes morphogénétiques qui président à leur formation mettent en jeu une apicale particulière dont nous décrirons l'apparition et le mode de fonctionnement. Les rhizoïdes et les structures qui résultent de leur évolution donnent une grande capacité de dispersion à cette espèce.

II. - LA CRYPTE APICALE ET LES MODALITES DE FONCTIONNEMENT DE L'INITIALE AXIALE

A. - Description de la crypte apicale et du fonctionnement de l'initiale axiale

1 - La crypte apicale (fig. 10, 11 et 12)

L'aspect de la crypte apicale est identique chez les trois espèces (fig. 10). Le sommet de tous les rameaux est déprimé, ce qui donne à l'apex la forme d'un fond de bouteille. La crypte à trichoblastes ainsi constituée s'ouvre à l'extérieur par un orifice de forme variable, arrondi ou plus ou moins étoilé ; il s'en échappe des bouquets de filaments articulés : les trichoblastes. Les parois de la crypte sont tapissées de cellules très petites et nombreuses à disposition palissadique. Au fond de la crypte se dresse un petit massif cellulaire : l'apex. Les cellules sous-apicales engendrent des rameaux latéraux dont les cellules sont presque toutes identiques : ce sont les trichoblastes jeunes. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'apex, les trichoblastes se ramifient, leurs cellules s'allongent, acquièrent une importante vacuole centrale et leur contenu cytoplasmique s'éclaircit. Seuls les trichoblastes du L. obtusa possèdent un corps en cerise.

En coupe longitudinale (fig. 10a et 11), on reconnaît : la cellule apicale dont les divisions sont à l'origine des cellules sous-jacentes. Les liaisons intercellulaires sont repérables sur une très petite longueur du filament axial ainsi constitué. Rapidement, les cellules axiales et les cellules latérales auxquelles elles ont donné naissance deviennent volumineuses et ovoïdes tandis que la cellule suprabasale des trichoblastes devient filiforme. En coupe transversale (fig. 10b et 12a-b), les cellules corticantes qui limitent la crypte sont peu vacuolisées et très riches en cytoplasme et en inclusions. A l'intérieur de la crypte, des cellules libres correspondent aux sections transversales des trichoblastes. Tout au centre, l'apex apparaît, sur la figure 10b, sous la forme d'un groupe de trois cellules disposées en triangle et dont il est difficile de préciser la nature exacte ; l'une d'elles au moins est une cellule axiale. D'autres coupes réalisées juste sous la crypte à trichoblastes montrent la cellule axiale entourée de cellules plus ou moins nombreuses et reliées à la cellule axiale par plusieurs synapses (fig. 12c, d, e).

Il nous est apparu que seule une étude sur coupes sériées permettrait de comprendre l'élaboration d'une structure aussi compliquée. Parmi les dessins réalisés à la chambre claire, nous avons sélectionné ceux qui montrent les étapes les plus significatives du fonctionnement.

 2 - Fonctionnement de la cellule initiale et mise en place des formations sous-jacentes latérales (fig.
11 et 12 a-b, planche I, A-B-C)

Chez L. obtusa, la cellule apicale, logée au fond de la crypte, se divise obliquement et les cloisons forment un angle de 45° avec le grand axe du filament. La cellule sous-apicale donne aussitôt naissance à une initiale latérale suivant un plan perpendiculaire à celui de la cloison qui l'a isolée elle-même de l'apicale. On trouve donc le schéma classique d'une croissance apicale à cloisonnements obliques et à ramifications latérales de type monopodial.

3 - Les formations latérales

a) Le trichoblaste (fig. 13 à 16)

Les initiales latérales sont le siège d'une série de divisions à cloisons parallèles entre elles et à la première cloison formée entre l'initiale latérale et la cellule axiale génératrice. Il en résulte un trichoblaste, filament unisérié, non ramifié et à tagmatisation monomère [terme définit par CHADEFAUD (1954) et utilisé par GINSBURG-ARDRE et CHADEFAUD (1964) et CHADEFAUD (1967)]. Cette structure demeure nettement reconnaissable jusqu'au cinquième ou sixième segment axial. Chacun de ceux-ci porte un seul rameau, et c'est toujours un trichoblaste. La cellule basale du trichoblaste, portée par la coxale trichoblastique, a la forme d'une bouteille dont le col serait le pôle distal qui porte la cellule suprabasale longue et étroite. C'est à partir de la cellule 1 cubiforme et à deux faces supérieures tronquées, portée par la cellule suprabasale, que le trichoblaste se ramifie selon une tagmatisation variable mono, di ou trimère. Le trichoblaste mature est un rameau à croissance apicale et à ramification latérale monopodiale pseudodichotome à de rares anomalies près (fig. 13).

Les trichoblastes des Laurencia sont caducs. Leur chute se produit quand la croissance du thalle leur a fait atteindre le sommet de la crypte (fig. 10a). Le mode de construction est identique chez les trois espèces et il n'existe que de légères différences morphologiques. Ainsi, des coupes longitudinales de L. hybrida (fig. 14 et 15) montrent que la crypte contient beaucoup plus de trichoblastes que celle des autres espèces ; ceci est dû à deux particularités du L. hybrida : les trichoblastes sont plus solides et résistants, la cellule suprabasale a la faculté de s'allonger considérablement, ce qui permet au bouquet de trichoblastes de se maintenir longtemps en place à l'intérieur de la crypte. Des coupes transversales à des niveaux différents de la crypte à trichoblastes (fig. 14 c, d) suggèrent que les trichoblastes du L. hybrida persistent jusqu'à sur la dixième cellule axiale sous-apicale. De même, des coupes longitudinales sériées nous ont conduit à observer que les cellules suprabasales prennent une disposition hélicoïdale due aux modalités de division de la cellule apicale engendrant les formations sous-jacentes. Les cellules trichoblastiques de L. pinnatifida sont beaucoup plus courtes et aplaties que celles des deux autres espèces. En outre, le trichoblaste présente un aspect moins luxuriant que ceux observés chez L. obtusa et L. hybrida. La cellule suprabasale, qui a le même comportement général que chez L. hybrida (fig. 16), n'a jamais son apparence effilée en col de bouteille.

b) Les formations pleuridiennes

α - Les pleuridies primaires

Quand le trichoblaste a atteint le stade 5 à 6 cellules, à partir de chaque cellule coxale, parallèlement au trichoblaste et en position adaxiale, se développe un rameau court axillaire que nous qualifions de pleuridie primaire. Il s'agit d'un filament ramifié de manière pseudo-dichotome, formé de cellules énormes, ovoïdes et très vacuolisées. Les cellules distales qui sont en contact avec le milieu extérieur constituent le cortex du thalle ; cubiformes, elles sont plus petites, moins vacuolisées et plus riches en organites et inclusions que les cellules pleuridiennes sous-jacentes. A ce stade de développement des pleuridies primaires, les trichoblastes ont acquis leur forme définitive.

β - Les pleuridies secondaires

Elles apparaissent après la chute des trichoblastes et sur la même coxale. Elles se forment de la même manière que les pleuridies primaires mais la division de la coxale qui est à leur point de départ est presque longitudinale et a lieu sur la face abaxiale de cette cellule. Les pleuridies secondaires se développent donc en-dessous des pleuridies primaires et ces deux systèmes de rameaux courts assurent de manière efficace la pseudoparenchymatisation du thalle.

4 - Particularités de la croissance apicale

a) <u>Phyllotaxie et parenchymatisation</u> (fig. 12, 14, 15 et 16 ; pl. I, F, G)

Des coupes transversales sériées, réalisées au niveau de la crypte, nous ont également montré que les rameaux trichoblastiques sont régulièrement disposés selon une spirale de divergence 1/3 environ (fig. 12a-b) ; les trois cellules axiales visibles correspondent à trois cellules axiales contiguës. Dans les parties âgées du thalle, le nombre de cellules périaxiales s'élève à 6 ou 7, et il est alors impossible de préciser leur situation réelle au sein des rameaux (fig.12c-d-e). Les cellules coxales grandissent plus rapidement que les cellules axiales génératrices et c'est pourquoi plusieurs coxales sont visibles sur une même coupe. Des synapses secondaires s'établissent rapidement entre les coxales voisines et entre les cellules des rameaux pleuridiens voisins.

Chez les deux autres Laurencia (L. hybrida et L. pinnatifida), le schéma est à peu près identique, avec quelques particularités intéressantes à souligner. Chez le L. hybrida, on retrouve une structure très proche de celle du L. obtusa exception faite de la taille plus faible des cellules trichoblastiques et pleuridiennes (fig. 14). L'apex du L. pinnatifida (fig. 16 ; pl. I, F, G) paraît plus compliqué et plus "touffu". Les cellules très petites et très nombreuses s'agencent et s'imbriquent de manière si étroite que les cellules axiales disparaissent dès les premiers millimètres sous l'apicale. Les initiales latérales passent par une sorte de temps de latence avant d'engendrer un trichoblaste de sorte que l'on reconnait deux zones dans l'apex : une zone distale (supérieure) dépourvue de trichoblastes et une zone proximale (inférieure) hérissée de trichoblastes nombreux, si bien que les différences morphologiques avec les deux autres espèces sont évidentes (fig. 16c-d-e-f).

Ainsi, l'étude entreprise a montré que les trois espèces construisent un thalle de structure uniaxiale, plus complexe que le thalle rhodoméloïde des **Polysiphonia** et des **Chondria**. Il diffère notamment de celui-ci par le fait que chaque cellule axiale engendre une seule initiale latérale et porte donc, par la suite, une seule cellule coxale. Cette coxale joue successivement le rôle de coxale phyllidienne (ou trichoblastique), coxale pleuridienne primaire et coxale pleuridienne secondaire. La pleuridie primaire voisine avec le trichoblaste et se développe parallèlement à lui, tandis que la pleuridie secondaire formée sur la face abaxiale de la coxale est initiée après la chute du trichoblaste. b) Rythmicité (fig. 17 et 18a)

L. pinnatifida a été retenu pour mettre en évidence le caractère régulier ou irrégulier du rythme de croissance.

ROSENVINGE (1909-1931) avait remarqué qu'au printemps (mars-avril), les jeunes pousses d'une taille atteignant au maximum le millimètre sont facilement reconnaissables sur les parties plus anciennes de la fronde (fig. 17a).

Nos observations personnelles nous permettent de distinguer une pousse nouvelle plus tard au cours de la bonne saison grâce au rétrécissement qui la sépare de la zone basale, à sa couleur plus claire et à sa symétrie dorsiventrale peu marquée. Sur nos côtes, elle dépasse bien souvent les dimensions citées par ROSENVINGE (1909-1931) sur les côtes danoises. D'abord simple (fig. 17 a, b), elle se ramifie rapidement (fig. 17 c, d, e) et peut aussi porter des rhizoïdes (fig. 17 e). Le rétrécissement que l'on observe correspond à la limite entre le thalle ancien et le thalle jeune, ainsi que le confirme l'examen des coupes anatomiques sériées ; on retrouve au niveau des rétrécissements la trace des cryptes apicales précédentes (cellules bordantes et périphériques de la crypte, restes de trichoblastes - fig. 18 a). Ni sur les échantillons récoltés, ni sur ceux maintenus en survie, nous n'avons observé plus de deux pousses jeunes superposées. Les cultures de L. pinnatifida et de L. hybrida nous font penser que le temps de latence nécessaire à l'initiation des pousses nouvelles est de l'ordre de 10 jours en lumière blanche et que l'intervalle de temps séparant deux initiations successives est d'environ 3 à 5 semaines. Il faut aussi mentionner que la rapide croissance en longueur est suivie d'un accroissement beaucoup plus lent en épaisseur conduisant à l'acquisition de la symétrie dorsiventrale. Ce dernier phénomène s'accompagne d'une modification de couleur rendant difficile la distinction entre la nouvelle pousse (zone apicale) et l'ancienne (zone basale). Enfin, il faut préciser que ces observations concernent les quelques millimètres les plus distaux du thalle. La croissance rythmique observée résulte de l'activité rythmique de l'initiale apicale. Il y a coîncidence entre le ralentissement des divisions apicales et le ralentissement du développement des formations latérales. A la reprise d'activité de l'initiale, seuls les rameaux latéraux initiés simultanément manifestent une excellente croissance ; le rétrécissement correspond au point de contact entre les rameaux formés au cours de la période d'activité ralentie et ceux formés au moment du fonctionnement actif de l'initiale axiale. Par la suite, le rétrécissement disparaît car les rameaux latéraux bloqués dans leur croissance atteignent finalement la même taille que les suivants.

B. - <u>Régénération de l'apex</u> (fig. 18b-c, 19)

Chez L. pinnatifida, il arrive que des parties de la fronde soient blessées, le plus souvent par des animaux brouteurs notamment les espèces du genre Idothea fort nombreuses dans les gazons de Laurencia. Elles attaquent les cryptes apicales ou d'autres parties du thalle et provoquent une dépigmentation puis une nécrose des cellules voisines des zones broutées. Ultérieurement, et après un laps de temps indéterminé, on voit apparaître une pousse néoformée au centre de la blessure. Elle s'élabore sans cicatrisation préalable et son ébauche ressemble à un petit mamelon pluricellulaire, peu coloré, localisé au niveau de la zone axiale de la fronde. Les cellules qui constituent ce mamelon et qui résultent des divisions de cellules axiales ou de cellules latérales les plus proches sont nettement différentes (petites, cubiformes, riches en inclusions diverses) des cellules génératrices (grandes, allongées et pourvues d'une grande vacuole). La crypte apicale qui se creuse dans ce petit mamelon est tout à fait identique à la crypte apicale originelle (fig. 18 b, c) et le fonctionnement de l'apex néoformé est conforme à celui de l'apex banal. La néoformation s'allonge rapidement et présente une symétrie bilatérale d'abord peu marquée, puis qui s'accuse au fur et à mesure que la fronde s'épaissit ; la base de la néoformation tend à s'élargir au niveau de la blessure mais celle-ci n'est jamais cicatrisée (fig. 19). Enfin, il faut noter que quelle que soit la taille de la blessure, la néoformation est toujours unique.

C. - <u>Chronologie du développement général du</u> <u>thalle de L. pinnatifida</u> (fig. 20 a)

L. pinnatifida est une espèce pérennante à variation saisonnière peu marquée. L'observation régulière des peuplements nous conduit à souligner quelques remarques originales sur les modalités de vie de cette espèce.

FALKENBERG (1901), ROSENVINGE (1909-1931) et FRITSCH (1952) ont décrit et dessiné L. pinnatifida sous forme de fronde unique à symétrie bilatérale dressée sur un disque de fixation. Il est rare de rencontrer sur nos côtes des frondes uniques et dressées. En revanche, on trouve de petites frondes simples et prostrées (clp) fixées par un disque basal (d), à symétrie bilatérale et ancrées au substrat en de nombreux points par des rhizoïdes. Il s'agit de stades juvéniles correspondant à un thalle primaire. Celui-ci va ensuite se développer rapidement en donnant des cladomes latéraux stoloniens prostrés et à symétrie axiale, des cladomes latéraux dressés et à symétrie dorsiventrale nés à l'opposé des bouquets de rhizoïdes. Quelque soit l'ordre d'apparition des cladomes, ceux-ci produisent ou des stolons ou des cladomes dressés en fonction de la position de la nouvelle pousse sur la portion de thalle parent (stolon à la base, cladome dressé au sommet). Le passage d'une forme à l'autre avec changement de symétrie est possible simplement par modification d'orientation ou contact. Cette évolution est plus marquée sur les thalles qui occupent le haut de la zone des **Laurencia** et donne au peuplement un aspect très touffu et désordonné (fig. 20a).

Notre description n'est pas conforme à celle des auteurs précités. Ces derniers ont étudié L. pinnatifida dans des conditions écologiques différentes et notamment en mode calme, ce qui peut expliquer le port dressé et l'absence de stolonisation. Il est aussi possible qu'ils aient confondu L. pinnatifida et L. platycephala aux ports dissemblables. Il faut reconnaître d'ailleurs que leur description convient mieux à L. platycephala qu'à L. pinnatifida.

III. - LES RHIZOIDES (fig. 21)

Les thalles jeunes et âgés de L. pinnatifida sont fixés au substratum par une série de rhizoïdes localisés à n'importe quel niveau du thalle ; souvent plus nombreux dans sa partie basale (fig. 21 a), donc dans les régions âgées de la plante, ils sont aussi initiés, à la fois à proximité de la crypte apicale (fig. 21 b) et sur de jeunes pousses néoformées (fig. 21 c). Comme il n'y a pas de description précise des rhizoïdes dans la littérature, nous avons essayé de les étudier en détail, de suivre les étapes de leur évolution et de définir leur rôle dans l'installation et le maintien du peuplement. Ils ont été observés sur le vivant après coloration (rouge de ruthénium) ou fixés (liquide de Carnoy et de Westbrook), puis inclus (gélose + paraffine), débités en coupes sériées colorées (bleu de toluidine selon GABE 1968), ou encore lyophylisés et métallisés pour des investigations en microscopie à balayage.

A. - <u>Fonctionnement de l'apicale rhizoïdienne</u> (fig. 22, 23; pl. 2, 3,4)

Les rhizoïdes proviennent de la partie externe de la zone centrale du thalle. Leur origine est donc exogène, terme auquel nous donnons un sens plus large que CHADEFAUD (1960). La cellule terminale ou apicale rhizoïdienne "perce" le thalle et apparaît à l'extérieur. A l'état jeune, les rhizoïdes se présentent sous la forme d'une file de cellules engendrées par des divisions transversales de leur initiale apicale. Ces stades jeunes sont fugaces car le rhizoïde se ramifie rapidement et les stades plus âgés consistent en faisceaux de filaments. L'origine de la ramification est obtenue par division oblique soit d'une cellule sous apicale, soit de l'initiale apicale rhizoïdienne elle-même (fig. 22, pl. 2), soit d'une cellule du filament principal éloignée de l'apicale et déjà cortiquée (fig. 22 d, pl. 2).

Les rhizoïdes se ramifient abondamment (fig. 23a) et sont susceptibles de s'étaler sur le substratum en un disque stipité (pl. 3). L'enchevêtrement de filaments qui le constitue a une origine interne toujours nette (fig. 23b) et deux types de structures ont été mises en évidence au microscope à balayage (pl. 4) : des cellules de taille identique émergeant à la surface du disque et rapportées aux initiales apicales des filaments rhizoïdiens dont on peut suivre le cheminement dans la profondeur du disque ; des formations plus ténues et effilées interprétées comme des expansions mucilagineuses de la paroi, s'introduisant dans les fissures du substratum et assurant avec les initiales rhizoïdiennes l'adhérence au support.

B. - Cortication des rhizoïdes (fig. 21, 22)

La cellule apicale est généralement dépourvue de cortication de même que la sous-apicale ; la cortication n'apparaît qu'à partir de la troisième cellule, s'effectue rapidement selon un système hélicoïde tristique (fig. 21 d) et aboutit à une structure polystique. Le système de cellules corticales se multiplie ; néanmoins, le filament principal du rhizoïde est toujours plus facile à observer que l'axe principal de la fronde (fig. 21 e). Les cellules primaires âgées du cortex se divisent abondamment dans tous les sens. Il en résulte une cortication secondaire construisant un manchon parenchymateux autour des filaments rhizoïdiens (fig. 22 b). On reconnaît assez facilement par la suite les cellules corticales primaires qui s'allongent beaucoup contrairement aux cellules corticales secondaires qui restent cubiformes. L'ensemble des cellules corticales participe à l'élaboration des disques de fixation.

C. - <u>Caractères cytologiques de l'apicale et des autres</u> cellules rhizoîdiennes (fig. 22 ; pl. 2, A)

La cellule initiale est plus ou moins allongée selon son âge ; elle contient un cytoplasme assez dense quand son allongement est resté faible, possède un noyau bien développé et évident même sans coloration, une paroi frontale caractéristique très épaisse à plusieurs couches visibles même en microscopie photonique (fig. 22 ; pl. 2, A). Les cellules sous-apicales sont souvent très allongées, ont une vacuole énorme, un cytoplasme réduit à une fine pellicule bordant des parois relativement épaisses et contiennent des plastes rares et peu pigmentés. Les cellules primaires du cortex leur sont fort semblables, notamment par leur forme allongée et leur aspect

hyalin. Enfin, les cellules corticales secondaires cubiformes ont manifestement un contenu plus riche que les cellules précédemment décrites en particulier dans les parties externes âgées des rhizoïdes où leurs plastes sont bien différenciés. Néanmoins, la pigmentation est toujours plus légère que dans les cellules corticales externes des thalles dressés.

D. - Ampleur et intérêt du système rhizoïdien

1 - Facteurs qui contrôlent le développement rhizoïdien (fig. 20 b, c, d)

Il existe des rhizoïdes ou des structures apparentées chez beaucoup d'espèces algales tantôt issus de cellules internes (FRITSCH 1952), tantôt de cellules corticales (NORDHAUSEN 1900, CHEMIN 1924, 1927). Des raisons différentes ont été invoquées pour expliquer leur initiation ; il s'agirait soit de conditions de lumière (ZIMMERMAN 1923), soit de réactions au contact (NORDHAUSEN 1900, CHEMIN 1924, 1927). Chaque fois qu'une ramification de L. pinnatifida entre en contact avec le substrat ou un autre corps solide, elle répond par la formation de rhizoïdes (fig. 20 b). Lorsque deux rameaux se touchent, deux types de réactions sont observées : ou bien l'un des partenaires se comporte comme un corps inerte et l'autre se fixe à sa surface soit par des rhizoïdes allongés et digitiformes (fig. 20 c) soit par des rhizoïdes courts, serrés les uns contre les autres puis étalés en une structure discoïde (fig. 20 d) ; ou bien et plus rarement les deux partenaires réagissent simultanément en produisant des rhizoïdes qui s'enchevêtrent en un "pseudo-tissu" compact. Finalement, les réactions dérivent probablement l'une de l'autre : le rhizoïde originel issu d'un des individus évolue naturellement en disque d'attache ; les initiales apicales rhizoïdiennes se cramponnent sur l'individu support qui réagit par ses cellules en contact. Chez L. pinnatifida, le facteur déterminant l'initiation des rhizoïdes est le contact.

2 - Les rhizoïdes considérés comme un facteur de propagation végétative

Les structures stolonifères et les rhizoïdes en réaction au contact ont un grand intérêt biologique et écologique. Nous avons mis en évidence principalement à la base du **L. pinnatifida**, vivant en mode battu, un important développement de stolons attachés par des bouquets de rhizoïdes renforçant la fixation au substrat et favorisant l'étalement du peuplement sans intervention de la sexualité.

L'enchevêtrement des ramifications stoloniennes à la surface du rocher et des ramifications dressées accolées par les rhizoïdes les unes aux autres freine les mouvements de l'eau et provoque un ensablement progressif. Faible dans les zones marginales récemment colonisées, la sédimentation peut atteindre 1 cm d'épaisseur au coeur du peuplement. Il en résulte un microfaciès abrité favorable à la fois à la fixation d'animaux benthiques, au rassemblement d'animaux brouteurs et à l'enfouissement de la faune mésopsammique. En même temps, les plantes subissent fortement l'action érosive des grains de sable projetés par les vagues et celle des herbivores qui contribuent à la fragmentation et à la dispersion des thalles. Sur les côtes du boulonnais, où les individus fertiles sont rares, cette multiplication végétative est essentielle. L. obtusa ne possède ni rhizoïdes ni stolons mais s'attache par un disque ; par contre, il possède un corps en cerise que L. pinnatifida n'a pas. Contrairement à ce qui se passe chez le L. obtusa, l'attaque des animaux brouteurs est favorable à la multiplication de L. pinnatifida et ceci apporte un argument complémentaire à l'hypothèse de FENICAL (1975) selon laquelle le corps en cerise jouerait le rôle d'un répulsif vis-à-vis des brouteurs. La multiplication végétative à faible distance par séparation d'éléments du pied parent est un phénomène assez courant chez les algues et déjà signalé par NOTT (1900) et LEWIS (1909).

Le peuplement d'algues pérennant, dont la longévité des individus dépend de leur aptitude à donner des pieds "fils" par l'intermédiaire de stolons, répond à la définition de NASR (1946) et rappelée par FELDMANN (1966) : "algues formant des gazons constitués de stolons rampants d'où s'élèvent des frondes dressées pérennantes formant des tapis gazonnant peu élevés".

E. - <u>Structure comparée du système cladomien du thalle</u> dressé et du système rhizoïdien

Le rhizoïde se développe grâce à une cellule initiale apicale qui engendre une file de cellules constituant le filament rhizoïdien primaire qui correspond à l'axe du cladome du thalle dressé. Le premier est toujours facile à reconnaître même loin de l'initiale apicale alors que le second s'estompe rapidement au sein du pseudoparenchyme. Dans le cas du rhizoïde, la ramification du filament rhizoïdien primaire se fait à partir de l'initiale apicale ou à partir d'une cellule sous-jacente. Les cladomes secondaires du thalle dressé ont une origine inconnue, puisque l'axe primaire n'est plus reconnaissable au moment où ils apparaissent ; néanmoins, de fortes présomptions pèsent sur la responsabilité de la zone axiale dans cette origine. La cortication du rhizoïde est assurée par des filaments rhizoïdiens secondaires et tertiaires issus des précédents ; celle du cladome dressé passe par l'intermédiaire de la coxale phyllidienne qui engendre la pleuridie primaire et ultérieurement la secondaire. Les deux différences essentielles entre le système cladomien et le système rhizoïdien sont donc la présence d'une coxale phyllidienne associée à l'absence d'axe morphologiquement individualisé dans le système cladomien ; l'absence de coxale phyllidienne associée à la permanence d'un filament primaire individualisé dans le système rhizoïdien.

IV. - CONCLUSION (fig. 24 et 25)

L'analyse de la structure et du développement des thalles apporte un nombre appréciable d'informations originales résumées dans le schéma 24.

A. - L'apex des thalles dressés (fig. 25)

Divers auteurs ont décrit l'apex des Laurencia et ont rapporté le thalle au type rhodoméloïde. Dans le cas du thalle rhodoméloïde typique, tel celui du Polysiphonia, CHADEFAUD (in litt.) dit que la cellule axiale est entourée de deux étages de cellules : un étage supérieur représenté par une coxale phyllidienne (= coxale du trichoblaste) portant en position latéroadaxiale un cladome fils et en position abaxiale une pleuridie réduite à une coxale pleuridienne (fig. 25 a, b). La coxale phyllidienne est ensuite incorporée au cladome-fils dont elle constituera le premier segment basal (t₁). La phyllidie (= trichoblaste) est ensuite rejetée latéralement sur le cladome-fils et la péricentrale (p) sera bien en-dessous de ce trichoblaste et constituera l'étage inférieur. Si l'on adopte ce schéma, on aboutit à l'interprétation de FALKENBERG (1901), FRITSCH (1952), KYLIN (1923, 1928, 1956) qui décrivent la croissance d'une première péricentrale, elle-même à l'origine de deux autres ; celles-ci se décalent et entourent la cellule axiale. NAEGELI (1847) considère que chaque cellule axiale engendre trois cellules péricentrales. Nos observations diffèrent totalement des précédentes (GODIN 1973 b) : contrairement à ce que l'on observe chez les Polysiphonia (fig. 25 a), chaque cellule axiale engendre une seule cellule coxale, donc un seul étage. La coxale phyllidienne est à l'origine d'une pleuridie primaire en position adaxiale (à la place du cladome-fils des Polysiphonia), puis une pleuridie secondaire en position abaxiale après la chute du trichoblaste. La première tapisse d'abord la crypte à trichoblastes puis participe avec la seconde à la parenchymatisation (fig. 25 g). On peut se demander si les cladomes latéraux, lorsqu'ils se forment, remplacent les pleuridies primaires ou voisinent avec elles.

Le fonctionnement de l'apex est tout à fait original ; il y a trois étapes marquées dans le développement du thalle :

- isolement de la coxale phyllidienne et développement du trichoblaste juvénile,

- maturation du trichoblaste et formation de la pleuridie primaire,
- chute du trichoblaste, formation de la pleuridie secondaire et parenchymatisation.

Aucune expérimentation ne nous permet de conclure à une relation de cause à effet, entre ces étapes, mais leur enchaînement impératif la rend évidente.

B. - La rythmicité de fonctionnement

La rythmicité a été mise en évidence par plusieurs auteurs chez les algues (FELDMANN J. et G. 1943-1966 ; CHADEFAUD 1952, 1954, 1960, 1967 ; GINSBURG-ARDRE et CHADEFAUD 1964 ; GINSBURG-ARDRE 1966, 1967 a et b et L'HARDY-HALOS 1966, 1968, 1969, 1970, 1971).

Dans le cas des Laurencia, il existe plusieurs rythmes. Un premier concerne la tagmatisation du trichoblaste (GODIN 1973 c) qui est loin d'être aussi rigoureuse que chez les Polysiphonia (fig. 25 h) et que chez les autres espèces (FALKENBERG 1901, GINSBURG-ARDRE 1966). Un second rythme est imposé par des inhibitions en "cascade". Le trichoblaste contrôle le développement des deux pleuridies sur sa coxale : la pleuridie primaire apparaît seulement lorsque le trichoblaste a atteint le stade 5-6 cellules et la pleuridie secondaire n'est initiée qu'après la chute du trichoblaste. Cette succession d'événements est probablement due à des inhibitions entre ces éléments de la fronde. L'HARDY-HALOS (1966, 1968, 1971) a mis en évidence des inhibitions dues à l'axe, affectant les pleuridies et les cellules basales des filaments pleuridiens secondaires ; elle conclut à une hiérarchisation de la fronde (L'HARDY-HALOS 1969, 1970), opinion que nous émettons à propos des éléments constitutifs de celle des Laurencia (initiale apicale, trichoblaste, pleuridies). Un troisième rythme concerne la périodicité du développement apical. La croissance se fait en deux temps : un accroissement en longueur, prioritaire sur l'accroissement en épaisseur. La répétitivité de ces deux périodes explique l'allure des extrémités du thalle avec ses pousses successives de largeur différente. L'accroissement en épaisseur est partiellement le résultat de la parenchymatisation.

C. - Le maintien des potentialités de l'axe

Les observations ont prouvé que l'axe du cladome n'est repérable que dans les parties très jeunes de ce thalle à structure massive et qu'il se confond rapidement avec les autres cellules parenchymateuses.

Le fait qu'il ne soit plus reconnaissable ne présume en rien de ses potentialités qui peuvent se traduire par l'absence de parenchymatisation importante quand l'axe est en croissance rapide et l'unicité des pousses banales qui sont l'expression d'une hiérarchisation. Quand l'apicale a disparu, on obtient une néoformation unique et endogène que SCHOTTER (1968), FELICINI et ARRIGONI (1967, 1970), FELICINI et PERRONE (1970) et PERRONE et FELICINI (1972) appelleraient "régénération" dans leur vocabulaire, par opposition aux proliférations à identifier aux néoformations exogènes. Les néoformations dans le cas des Laurencia ne dépendent aucunement de l'état du milieu comme le suggèrent LARPENT (1966) et PERRONE et FELICINI (1972) à propos d'autres espèces, mais sont tributaires de la structure de l'algue, en accord avec DENYS (1910) et HARFAUT (1972) pour les néoformations endogènes, avec KLING et BODARD (1974) pour les exogènes et avec CHEN et McLACHLAN (1971), et CHEN et TAYLOR (1977) pour les deux types de néoformations. Il faut donc admettre qu'une cellule ou un groupe de cellules centrales ont conservé ou sont capables de retrouver les potentialités d'une initiale apicale et concéder qu'il existe une dominance de ce territoire sur le reste, puisqu'on obtient toujours une néoformation endogène.

D. - L'acquisition de la symétrie

Au cours de la parenchymatisation, les trois Laurencia étudiés vont acquérir une symétrie axiale, dorsiventrale ou intermédiaire. L'acquisition de la symétrie apparaît comme un phénomène secondaire et non constant tout au moins chez le L. pinnatifida dont les stolons ont une symétrie axiale et les frondes dressées une autre dorsiventrale. La différence de symétrie n'est pas due à une variabilité de fonctionnement de l'initiale apicale ; elle résulte par contre de la conjonction de plusieurs phénomènes : une différence de forme et d'agencement des cellules, associée à un mode de division particulier de la péricentrale à l'origine de la pleuridie secondaire selon les espèces (cellules coxales et voisines subcylindriques alignées parallèlement au grand axe du thalle et divisions équiréparties chez L. obtusa ; cellules coxales à section un peu ellipsoîde, orientation du grand axe préférentielle et divisions équiréparties chez L. hybrida ; cellules coxales à section nettement ellipsoîde, orientation du grand axe préférentielle et divisions perpendiculaires au grand axe de l'ellipse quatre fois plus nombreuses chez L. pinnatifida, tout au moins dans les parties de frondes dressées). L'acquisition de la symétrie dorsiventrale dans ce cas n'a rien à voir avec les explications données par CONRAD et SALTMAN (1962) et DIXON (1970) qui l'imputent à une diminution de la dominance apicale.

Les Laurencia sont des algues à thalle massif de type rhodoméloïde ; l'originalité de ces observations est de décrire une variante Laurencioïde (une coxale phyllidienne par cellule axiale, génératrice de deux pleuridies), à développement périodique (activité irrégulière de l'apicale inhibant la parenchymatisation pendant la phase de croissance rapide), à apoaxie seulement apparente puisque l'axe non reconnaissable conserve néanmoins ses potentialités.

E. - <u>Relations entre les rhizoïdes et le système</u> cladomien dressé

L'initiation d'une cellule apicale rhizoïdienne se réalise en réponse à un contact, à n'importe quel niveau de l'algue, à partir de la zone médullaire externe et en désorganisant la zone corticale. Son édification n'est donc pas du tout soumise aux mêmes contraintes que celles d'une néoformation. Il n'y a pas d'incompatibilité entre les deux types de formations puisque des rhizoïdes peuvent naître à proximité de l'apex et qu'ils provoquent presque aussitôt le développement d'une fronde néoformée à l'opposé.

Le comportement des rhizoïdes est différent de celui des axes bien qu'il existe des analogies de fonctionnement comme l'a suggéré la comparaison du système cladomien dressé et du système rhizoïdien. Ces analogies ne sont que des analogies morphologiques et anatomiques beaucoup plus limitées d'ailleurs que celles rapportées par BRAND (1895) à propos de **Bratrachospermum**. D'autre part, le passage direct du rhizoïde (ou du faisceau de rhizoïdes) au thalle dressé est impossible chez **L. pinnatifida** alors qu'il est décrit chez les Dictyotales depuis bien longtemps (REINKE 1878, ROBINSON 1897). La coxale phyllidienne crée la différence entre le système cladomien et le système rhizoïdien ; elle est partiellement responsable de l'apoaxie (BODARD et GODIN 1976) et détermine les vocations des territoires qu'elle contribue à mettre en place (trichoblaste, pleuridie primaire, pleuridie secondaire). Dans le rhizoïde, elle n'a pas d'équivalent ; par contre, une série de coxales banales non phyllidiennes dont le fonctionnement n'engendre pas l'apoaxie est responsable de la parenchymatisation.

FIGURE 10

LAURENCIA OBTUSA (Huds.) Lamour.

LA CRYPTE APICALE

- 10a Bloc-diagramme d'une crypte apicale
- 10b Coupe transversale dans l'apex
- Légende : a : apex
 - crt : crypte à trichoblastes
 - ct : cellule corticale tapissant la crypte à trichoblastes
 - t : cellule trichoblastique


LAURENCIA OBTUSA (Huds.) Lamour.

ANATOMIE : LA CRYPTE APICALE

11a - Coupe longitudinale passant par l'apex
11b - Coupe longitudinale passant par l'apex

Légende	:	ap	:	cellule apicale
		ax	:	cellule axiale
		cb	:	cellule basale
		clf	:	pleuridie primaire
		сох	:	cellule coxale
		cox∅	:	cellule coxale phyllidienne
		cs	:	cellule suprabasale
		р	:	cellule péricentrale
		tj	:	trichoblaste juvénile
		tm	:	trichoblaste mature



LAURENCIA OBTUSA (Huds.) Lamour.

ANATOMIE : LA CRYPTE APICALE (a-b), COUPE TRANSVERSALE DU THALLE A DIFFERENTS NIVEAUX

- 12a Coupe transversale dans l'apex
 12b Schéma explicatif
 12c Stade à 4 cellules coxales
 12d Stade à 6 cellules coxales
 12e Stade à 7 cellules coxales
- <u>Légende</u> : ax : cellule axiale
 - crt : crypte à trichoblastes
 - ct : cellule corticale tapissant la crypte à trichoblastes
 - t : cellule trichoblastique
 - 1, 2, 3 ...etc... : les chiffres indiquent l'ordre
 d'apparition des trichoblastes dans la chrono logie phyllotaxique









LAURENCIA OBTUSA (Huds.) Lamour.

ASPECT DU TRICHOBLASTE ADULTE

- 13a Aspect du trichoblaste adulte banal
- 13b Schéma explicatif
- 13c Aspect du trichoblaste adulte avec ramification anormale
- 13d Schéma explicatif
- 13e Aspect du trichoblaste adulte avec cellule intercalaire
- 13f Schéma explicatif

Légende : carp : cellule apicale du rameau principal

- cas : cellule apicale d'un rameau secondaire
- CF : cellule favorisée
- Cf : cellule dominée
- ci : cellule intercalaire
- cs : cellule suprabasale
- rt : rameau terminal

Les grands chiffres indiquent l'ordre des cellules favorisēes (représentées par un cercle) et numérotées à partir de la cellule suprabasale

Les petits chiffres indiquent l'ordre des cellules dominées (représentées par des traits) et numérotées à partir de la cellule suprabasale









.

LAURENCIA HYBRIDA (D.C.) Lenorm.

ANATOMIE : LA CRYPTE APICALE

14a	-	Coupe	longitudinale passant par l'apex
14b	-	Coupe	longitudinale passant par l'apex
14c	-	Coupe	transversale juste sous l'apex
14d	-	Coupe	transversale un peu plus bas

Légence	:	ар	:	cellule apicale
		ax	:	cellule axiale
		сb	:	cellule basale
		clf	:	pleuridie primaire
		сох	:	cellule coxale
		cox∮	:	cellule coxale phyllidienne
		cs	•	cellule suprabasale
		р	•	cellule péricentrale
		tj	:	trichoblaste juvénile
		tm	:	trichoblaste mature
		En gr trich	ri: nol	sé, section des cellules suprabasales plastes

des







73

.

LAURENCIA HYBRIDA (D.C.) Lenorm.

ANATOMIE : LA CRYPTE APICALE

15a - Coupe transversale dans l'apex

15b - Schéma explicatif

15c - Coupe transversale dans l'apex

15d - Schéma explicatif

Légende : 1, 2, 3 ...etc... : les chiffres indiquent l'ordre d'apparition des trichoblastes dans la chronologie phyllotaxique







LAURENCIA PINNATIFIDA (Huds.) Lamour.

ANATOMIE : LA CRYPTE APICALE

- 16a Coupe transversale dans l'apex
 16b Schéma explicatif
 16c Coupe longitudinale passant par l'apex
 16d Coupe longitudinale passant par l'apex
 16e Coupe longitudinale passant par l'apex
 16f Coupe longitudinale passant par l'apex
- Légende : ap : cellule apicale

ax	:	cellule axiale
cb	:	cellule basale
clf	:	cladome fils
сох	:	cellule coxale
cox∅	:	cellule coxale phyllidienne
cs	:	cellule suprabasale
р	:	cellule péricentrale
tj	:	trichoblaste juvénile
tm	:	trichoblaste mature
1, 2,		Betc : les chiffres indiquent l'ordre d'apparition des trichoblastes dans la chnono- logie phyllotaxique













<u>10 µ</u>

LAURENCIA PINNATIFIDA (Huds.) Lamour.

MORPHOLOGIE : ASPECT MORPHOLOGIQUE DE QUELQUES POUSSES NOUVELLES SUR DES THALLES ANCIENS

- 17a Jeune pousse en vue de face : une jeune pousse (np) au sommet d'un thalle dans la crypte apicale à trichoblastes (crt)
- 17b Jeune pousse en vue de dessus : jeune pousse (np) vue de dessus et de profil, on voit que le nouveau fragment de thalle formé sort par l'orifice de la crypte apicale à trichoblastes (crt)
- 17c Pousses nouvelles (np) plus âgées au sommet des ramifications de la fronde, les pousses sont séparées du reste du thalle plus ancien par un rétrécissement net (o)
- 17d Une pousse nouvelle âgée (np) ramifiée s'est développée au sommet de l'algue. Une pousse nouvelle double (npd) sort par l'orifice de la crypte à trichoblastes d'un rameau situé plus bas sur la fronde
- 17e Un rhizoïde (r) se développe sur une pousse nouvelle âgée

Légende : crt : crypte à trichoblastes

- np : nouvelle pousse
- npd : nouvelle pousse double
- o : constriction
- r : rhizoīde
- t : trichoblaste



LAURENCIA PINNATIFIDA (Huds.) Lamour.

ANATOMIE : CROISSANCE ET NEOFORMATIONS

- 18a Fragment de thalle ayant subi deux poussées brusques. La limite de la plus ancienne est marquée par un rétrécissement (o). La plus récente vient d'avoir lieu et on retrouve les restes des trichoblastes (t) de la crypte apicale ayant donné naissance à la deuxième pousse (np) sur laquelle on voit la nouvelle crypte apicale à trichoblastes (crt) et son apex (a)
- 18b Très jeune massif cellulaire issu de la partie centrale du thalle. On reconnait la crypte à trichoblastes (crt) qui s'élabore sans qu'il y ait eu cicatrisation. Noter le départ d'un rhizoïde (r) à partir de la partie externe (pe) de la zone centrale
- 18c Néoformation plus âgée. Sa crypte à trichoblastes (crt) est bien développée. On reconnaît l'apex néoformé (a). La partie centrale du thalle jeune (pc) est peu développée par rapport à celle du thalle âgé.



LAURENCIA PINNATIFIDA (Huds.) Lamour.

ANATOMIE : NEOFORMATIONS

Néoformation beaucoup plus âgée qui prend la structure et l'aspect du thalle ancien et tend à le remplacer.

Légende des figures 18 et 19 :

- a : apex
- cc : cellule corticale
- crt : crypte apicale à trichoblastes
- np : nouvelle pousse
- o : constriction
- pc : partie centrale du thalle
- pe : partie externe
- r : rhizoīde
- t : trichoblaste



LAURENCIA PINNATIFIDA (Huds.) Lamour.

MORPHOLOGIE : ASPECT DU THALLE ET EVOLUTION DES RHIZOÏDES

20a - Aspect du thalle

A partir du cladome primaire prostré (clp) par un disque (d) se développent des cladomes latéraux dressés (cll1d) et des cladomes latéraux à allure de stolons (cll1s). A partir de ces cladomes latéraux se développent des cladomes latéraux dressés (cll2d) à l'opposé du point d'attache des rhizoïdes (r) ou des cladomes à aspect de stolon (cll2s). Tant qu'il reste prostré, le stolon conserve une symétrie axiale et s'il se redresse, il acquiert une symétrie bilatérale. Les stolons peuvent être engendrés à partir de ramifications descendantes issues de la base de cladomes latéraux de n'importe quel type.

20b - Rhizoïdes digitiformes

Des rhizoïdes digitiformes (r) peuvent prendre naissance à n'importe quel niveau sur le thalle et même sur des nouvelles pousses (np).

20c - Faisceaux de rhizoïdes

Ils évoluent en faisceaux de rhizoïdes (fr) dont l'extrémité de la cellule terminale peut pénétrer dans le support s'il s'agit d'un autre thalle.

20 d - Disque d'accolement

Grâce à une "parenchymatisation" importante, les faisceaux de rhizoïdes s'étalent en un disque d'accolement (d).

Légende	:	clp	:	cladome primaire
		c11	:	cladomes latéraux
		c11 1-2-3	:	cladomes latéraux de 1°, 2°, 3° ordre
		clld	:	cladome latéral dressé
		clls	:	cladome latéral stolonien
		d	:	disque d'accolement
		fr	:	faisceaux de rhizoïdes
		np	:	nouvelle pousse
		r	:	rhizoīde



LAURENCIA PINNATIFIDA (Huds.) Lamour.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE DES RHIZOÏDES

- 21a Rhizoïdes dans la partie basale du thalle
- 21b Rhizoïdes situés au sommet de la fronde
- 21c Rhizoïdes sur une pousse à proximité de la crypte apicale
- 21d Aspect de la cortication du rhizoïde
- 21e Acquisition de la structure pseudoparenchymateuse par le rhizoïde

Légende : ca : cellule axiale

- ccp : cellule corticale primaire
- ccs : cellule corticale secondaire
- r : rhizoīde
- s : synapse
- te : cellule terminale
- -> : direction des files de cellules corticales primaires



LAURENCIA PINNATIFIDA (Huds.) Lamour.

ANATOMIE DES RHIZOIDES

- 22a Aspect du rhizoïde en coupe longitudinale
- 22b Coupe transversale à différents niveaux montrant la cortication et l'acquisition de la structure parenchymateuse
- 22 c Modalité de la ramification à partir d'une cellule terminale
- 22 d Modalité de la ramification à partir d'une cellule axiale déjà entourée de son cortex

Légende : ca : cellule axiale

- ccp : cellule corticale primaire
- ccs : cellule corticale secondaire
- n : noyau
- p : plastes
- pf : paroi frontale
- ram : ramification
- s : synapse
- te : cellule terminale
- v : vacuole



LAURENCIA PINNATIFIDA (Huds.) Lamour.

ANATOMIE : EVOLUTION DES RHIZOÏDES

23a - Evolution en faisceaux de rhizoïdes 23b - Evolution en disque d'attache



SCHEMA GLOBAL D'EDIFICATION DU THALLE DES LAURENCIA

- 24a Aspect du fonctionnement banal d'un apex
- 24b Aspect de l'élaboration d'une régénération, d'un rhizoïde et évolution en disque d'attache

Légende : ap : cellule apicale

ca	:	cellule du filament initial du rhizoīde
cb 🕓	:	cellule basale du trichoblaste
сср	:	cellule corticale primaire du rhizoïde
ccs	;	cellule corticale secondaire du rhizoīde
clf	:	cladome fils
cox∅	:	coxale phyllidienne
cs	:	cellule suprabasale du trichoblaste
d	•	disque d'attache
р	:	péricentrale
r	:	rhizoîde
ram	•	ramification de l'axe du rhizoīde
re	:	régénération
te	:	cellule terminale du rhizoïde
tj	:	trichoblaste juvénile
tm	:	trichoblaste mature
zc	:	zone corticale
zme	:	zone médullaire externe
zmi	•	zone médullaire interne
zsc	:	zone sous corticale
α	:	axe du cladome
	:	zone traumatisée





g

STRUCTURE DU THALLE ET DES TRICHOBLASTES CHEZ POLYSIPHONIA ET LAURENCIA

25a - Structure d'un thalle de Polysiphonia : coxale phyllidienne coxØ : cycle de pleuridies π 25b - Région apicale d'un Polysiphonia d'après CHADEFAUD (1960) : péricentrale р ; axe α : phyllidie (trichoblaste) Ø 25 cet d - Structure d'un thalle de Polysiphonia et disposition de la coxale phyllidienne, de la péricentrale et du trichoblaste : pleuridie primaire clf coxØ : coxale phyllidienne : péricentrale р t 1-2-3-4 : tagmes 1-2-3-4 : brachycladomes primaire, secondaire b 1-2 : phyllidie (trichoblaste) Ø 25e - Polysiphonia : structure du thalle d'après CHADEFAUD (1960) : axe а : cladome fils clf : phyllidie Ø : cycle de pleuridies π 25f - Coupe longitudinale d'un apex de Laurencia pinnatifida d'après KYLIN (1956) : péricentrale р : axe α : phyllidie (trichoblaste) Ø 25g - Structure d'un thalle de Laurencia : position de la coxale phyllidienne, de la péricentrale et du trichoblaste clf : pleuridie primaire : coxale phyllidienne coxØ : péricentrale р : axe α : brachycladomes primaire, secondaire, tertiaire b 1-2-3 25h - Trichoblaste de Polysiphonia : coxale phyllidienne coxØ t 1-2-3 : tagmes b 1-2-3 : brachycladomes



PLANCHE 1

ASPECT DES APEX DES DIFFERENTES ESPECES

- A Coupe longitudinale de l'apex de Laurencia obtusa (direct 400 x 1 000).
- B Coupe longitudinale de l'apex de Laurencia obtusa (direct 400 x 1 000).
- C Coupe transversale de l'apex de Laurencia obtusa (direct 400 x 1 000).
- D Coupe longitudinale de l'apex de Laurencia hybrida (direct 400 x 1 000).
- E Coupe transversale de l'apex de Laurencia hybrida (direct 200 x 500).
- F Coupe longitudinale de l'apex de Laurencia pinnatifida (direct $400 x \mid 000$).
- G Coupe transversale de l'apex de Laurencia pinnatifida (direct 200 x 500).

Légende	:	ар	:	cellule apicale
		ax	:	cellule axiale
		cb	:	cellule basale
		clf	:	cladome fils
		сох	:	cellule coxale
		cox Ø	•	cellule coxale phyllidienne
		t	•	trichoblaste
		tj	:	trichoblaste juvénile
		1,2,3	••	etc : ordre d'apparition des trichoblastes.



.

\$

PLANCHE 2

ASPECT DU RHIZOIDE

A - Cellule terminale et cellule subterminale (direct 400 - x 2 400).
B - Cellule axiale non cortiquée (direct 400 - x 2 400).
C - Ramification du rhizoïde (direct 400 - x 2 400).
La cellule terminale (c) du rhizoïde (r) vient d'être isolée. Sa paroi frontale (p) est déjà bien développée. La cellule terminale est séparée de la cellule subterminale (sc) au noyau (n) important par une synapse (s). La cellule axiale suivante (a) n'est pas encore cortiquée. La ramification (ram) du rhizoïde peut se produire même quand la corti-

cation (co) a eu lieu à partir de l'axe (a) du rhizoïde.




PLANCHE 3

ASPECT DU DISQUE D'ATTACHE

- A Vue de côté (direct 300 x 1 500).
- B Vue de dessous (direct 300 x + 1500).

Les rhizoïdes se groupent en faisceaux qui prennent la forme d'un disque (d) stipité (s). A la face inférieure de ce disque émergent les cellules terminales (t) des axes des rhizoïdes et des éléments beaucoup plus ténus et effilés (f) qui sont des expansions'mucilagineuses de la paroi.



PLANCHE 4

VUE DE DETAIL DE LA FACE INFERIEURE DU DISQUE D'ATTACHE

- A Détail des cellules terminales de l'axe des rhizoïdes (t)
 (direct 3 000 x 15 000).
- B Détail des expansions mucilagineuses (e) (direct 3 000 x 15 000).

Même légende que la planche précédente.





CHAPITRE IV

CYTOLOGIE

£

I. - INTRODUCTION

L'étude cytologique des espèces du genre Laurencia a été entreprise parallèlement à l'étude morphogénétique. Dans un premier temps, une investigation en microscopie photonique a été poursuivie. Elle a consisté en l'observation de matériel frais et vivant, de coupes réalisées au microtome à congélation, de coupes sériées après inclusion de l'algue dans la paraffine. Ces recherches nous ont familiarisé avec les différents éléments cellulaires et nous sommes passé rapidement à l'étude ultrastructurale de l'algue en microscopie électronique à transmission. Les travaux effectués antérieurement sur le L. obtusa (FELDMANN et FELDMANN 1958) en microscopie photonique sont précis. Nous ne citerons donc que les faits originaux observés et n'exposerons en détail que les résultats des recherches ultrastructurales qui ont fait l'objet de notre Thèse de 3ème Cycle (GODIN 1973 a). Chacun des éléments constituant la cellule sera décrit successivement. Le bilan du contenu cellulaire nous aidera à classer les cellules en plusieurs catégories, puis nous tenterons d'établir des corrélations entre la nature des cellules, leur situation et leur destinée dans le but de déterminer si possible des territoires morphogénétiques.

II. - LES CONSTITUANTS CELLULAIRES

A. - Structures pariétales

1 - La paroi (planches 5 et 19)

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

a) <u>La paroi cellulaire externe (cuticule et paroi proprement dite)</u> de la cellule corticale et du trichoblaste

Cette paroi comprend plusieurs zones bien délimitées : de l'extérieur vers l'intérieur, on distingue une cuticule¹ formée de trois zones sombres encadrant deux zones claires : la couche 1, la plus externe est fine, dense aux électrons et

¹ terme utilisé par les auteurs anglo-saxons en particulier ; cette cuticule ne s'apparente en aucune façon à celle des Phanérogames.

mesure de l'ordre de 15 à 20 μ m ; la couche 2 est peu opaque aux électrons et son épaisseur varie entre 20 et 30 μ m ; la couche 3 médiane, osmiophile, mesure environ 15 à 20 μ m ; la couche 4 de densité aux électrons inférieure à la couche précédente mesure de l'ordre de 20 à 30 μ m ; la couche 5, la plus interne, très sombre a une épaisseur variable.

Les couches 1, 2, 3 et 4 constituent donc la partie externe de la cuticule qui a une dimension à peu près constante et de l'ordre de 70 à 100 μ m. La couche 5 est la région sous-cuticulaire.

Sous cette cuticule se trouve la paroi proprement dite, fabriquée elle aussi de plusieurs parties. Néanmoins, celles-ci sont beaucoup moins bien individualisées et leur délimitation nette est difficile car leur succession prend l'aspect d'un continuum. La paroi possède une matrice amorphe, peu osmiophile parcourue par des fibrilles tantôt alignées et empilées, tantôt anastomosées et dessinant un réseau à mailles plus ou moins serrées. Dans la partie externe de la paroi, juste sous la cuticule, il ne semble pas y avoir de fibrilles. Elles apparaissent dans la zone médiane et se présentent sous la forme d'alignements osmiophiles très serrés par endroits et disposés en paquets. Ces fibrilles longues, tantôt s'espacent, tantôt se concentrent, perdent leur arrangement longitudinal, se raccourcissent et ont tendance à s'anastomoser.

Dans les cellules corticales, il existe au niveau du plasmalemme des extrusions cytoplasmiques individualisées par une membrane. Ces extrusions contiennent des substances dont l'osmiophilie est comparable à celle de la couche profonde (5). On les retrouve dans les zones à texture en réseau, dans la zone à fibrilles en paquets. Elles donnent l'impression de s'élaborer par vagues successives qui progressent à l'intérieur de la paroi et aboutissent à la couche profonde (5).

Dans le cas particulier des trichoblastes, nous avons vu chez le Laurencia scoparia (GODIN 1970) que la paroi comportait encore deux couches de matériel fibrillaire disposées de manière orthogonale : une couche interne de fibrilles en disposition radiale et une couche externe de fibrilles en disposition longitudinale, toutes deux d'une épaisseur de 15 µm environ. Nous les avons rencontrées chez les autres Laurencia.

b) La cloison intercellulaire

La lamelle moyenne est faite de fibrilles très serrées : elle se présente sous la forme d'un liseré fin qui peut s'épaissir par endroits ou contenir des corps très osmiophiles. De part et d'autre de la lamelle moyenne, la paroi a un aspect qui évoque plus ou moins celui des cellules corticales, à savoir : une zone externe plus ou moins amorphe ; une zone médiane à nombreuses fibrilles longues ; une zone interne, à fibrilles courtes et anastomosées dessinant un réseau.

c) Les méats intercellulaires

Les méats intercellulaires sont plus grands entre les cellules âgées. La lamelle moyenne y dessine un réseau de fibrilles à mailles ténues. Dans certains cas, les fibrilles se plissent en une succession en accordéon.

d) Les constituants chimiques de la paroi

En microscopie photonique, les colorations par le bleu de méthylène associé au rouge de ruthénium et le rouge de ruthénium seul ont donné une belle coloration rouge violacé dans le premier cas, rouge rosé dans le deuxième cas, ce qui indique que la paroi possède des composés pectiques. L'intensité est plus grande au niveau de la cuticule, de la lamelle moyenne et des synapses. Le bleu de toluidine est métachromatique avec la paroi du Laurencia obtusa. Enfin, l'association du bleu alcyan avec le jaune alcyan (RAVETTO 1964, modifié par PARKER et DIBOLL 1966) colore la paroi en bleu, ce qui dénonce la présence de polysaccharides sulfatés.

Nos observations sur la paroi du Laurencia obtusa rejoignent celles de plusieurs auteurs ayant travaillé sur différentes algues rouges (BOUCK 1962 ; PRIOU 1962 ; BISALPUTRA, RUSANOWSKI et WALKER 1967 ; HAUSWIRTH, JUPIN et GIRAUD 1973 ; LICHTLE 1974). Nous avons retrouvé les zones constitutives de la paroi décrites par BISALPUTRA et coll. (1967) à propos de Laurencia spectabilis : cuticule, zone amorphe, zone fibrillaire. Néanmoins, il faut noter quelques remarques importantes et aspects originaux découlant de nos observations.

Il n'y a pas trois couches distinctes dans la cuticule, mais 5 : les autres auteurs ont totalement passé sous silence les deux bandes claires qui sont soit deux bandes différentes, soit une matrice dans laquelle s'accumulent les substances constituant les bandes A, B, C de BISALPUTRA et coll. (1967) ou les bandes 1, 2, 3 de LICHTLE (1974). La zone sous-cuticulaire D de BISALPUTRA et coll. (1967) est plus ou moins bien représentée dans les différentes cellules en contact avec le milieu intérieur. Ainsi, si elle est très épaisse dans les cellules âgées du cortex au point de masquer parfois la cuticule, elle est beaucoup plus ténue dans la cellule apicale et les cellules voisines, et quasi inexistante dans les jeunes cellules trichoblastiques chez qui pourtant, la cuticule s'observe parfaitement. Il y a donc ici non seulement un problème de maturité et donc de différenciation cellulaire, mais encore un problème de type cellulaire. Nous sommes, d'autre part, enclin à penser qu'il n'existe pas de zone amorphe aussi importante chez les **Laurencia** que chez les **Polysiphonia**. En effet, si chez **Polysiphonia** elle représente 1/3 de la paroi, elle en occupe à peine le 1/5 chez **L. obtusa**, et en aucun cas la zone D de BISALPUTRA et coll. (1967) n'est l'équivalent de la zone amorphe des **Polysiphonia** (LICHTLE 1974).

L'étude des parois des trichoblastes apporte une note originale qui complète les observations de LICHTLE (1974). Cette dernière a mis en évidence chez le **Polysiphonia** l'existence d'un revêtement externe fibrillaire. Un tel revêtement avait déjà été décrit par KONRAD-HAWKINS (1974a) sur les spores de **Callithamnion**, une Rhodophycée, par LEAK (1968) sur les Cyanophycées et par ITO (1974) sur des cellules animales. Les trichoblastes du **Laurencia scoparia** possèdent, quant à eux, deux revêtements de type mucilagineux et non un seul, formés de fibrilles disposées de manière orthogonale. Ces deux couches sont particulièrement évidentes en coupe transversale mais elles n'apparaissent pas bien en coupe longitudinale (GODIN 1970).

Lors de son étude sur Laurencia spectabilis, BISALPUTRA et coll. (1967) ont montré l'existence de substances protéigues qui seraient localisées dans la zone amorphe de la paroi. LICHTLE (1974), quant à elle, a souligné que la bande médiane sombre de la cuticule des Polysiphonia était de nature protéique. D'autre part, les deux couches sombres externe et interne de la cuticule sont de nature polysaccharidique. La cuticule serait alors de nature glycoprotéique. Il n'est donc pas étonnant qu'elle prenne très bien le rouge de ruthénium, ceci joint à une métachromasie avec le bleu de toluidine. L'action efficace de la β -glucuronidase incite LICHTLE (1974) à estimer que la paroi est riche en galactanes sulfatés et en acides uroniques. De même, l'action peu efficace de la cellulase prouve que cette paroi est pauvre en cellulose. Nos résultats confirment ces observations. En effet, si le rouge de ruthénium colore les tissus contenant de nombreux polyosides, le bleu alcyan que nous avons employé à pH 0,5 associé au jaune alcyan à pH 2,5 a la faculté de se complexer avec les groupes sulfates des polysaccharides alors que le jaune a la propriété de réagir avec les groupes carboxyl, mais pas avec les groupes sulfates. La coloration bleue observée atteste donc cette haute teneur de la paroi en polysaccharides sulfatés.

2 - Les synapses (planche 6)

Les synapses ou "pit connections" des algues rouges ont été observées en microscopie photonique et en microscopie électronique à transmission.

En microscopie photonique, elles se présentent sous la forme de masses réfringentes in vivo ou après fixation. De forme lenticulaire, elles sont enchassées dans la paroi séparant deux cellules et donnent l'impression d'être situées au bout d'un pédoncule cytoplasmique. Elles interrompent brusquement la continuité de la paroi séparant les deux cellules. La position des synapses et leur aspect incitent à penser qu'elles seraient un point de jonction entre deux cellules voisines et qu'elles pourraient avoir un rôle de liaison. Il est possible de colorer la synapse par le rouge de ruthénium ; elle comporterait donc des polysaccharides. La coloration par l'hématoxyline met en évidence les faces externes de la synapse plus sombres.

L'étude de la synapse en microscopie électronique à transmission nous a permis de montrer son architecture et sa structure. Dans la même espèce, les dimensions sont assez peu variables (2 µm x 0,6 µm chez L. obtusa). En coupe longitudinale radiale, elle a une forme tantôt parallélépipédique, tantôt lenticulaire plus ou moins allongée et ses extrémités sont arrondies. En coupe longitudinale tangentielle, la synapse apparaît échancrée à ses deux extrémités. Au contact de l'échancrure, vient buter un faisceau de matériel fibrillaire dense aux électrons qui matérialise la lamelle moyenne. En coupe transversale, la synapse se présente sous la forme d'un "bouton pression" qui pince la paroi commune aux deux cellules. La paroi est un peu amincie au niveau de la jonction, mais pas la lamelle moyenne fibrillaire, plus épaisse dans l'échancrure et au contact de la synapse que dans les régions voisines. Cet aspect n'existe qu'en coupe transversale. La structure de la synapse est hétérogène. Elle est limitée par une couche dense aux électrons ou couche sidérophile d'épaisseur à peu près constante et de l'ordre de 20 Å, visible sur toutes les faces mais plus particulièrement individualisée sur les faces en contact avec le cytoplasme des cellules contiguës. Elle contient un matériel d'aspect granuleux, réparti de manière tantôt homogène, tantôt hétérogène et dans ce cas, c'est dans la partie centrale qu'il fait défaut. Le contenu de la synapse englobe parfois des inclusions très osmiophiles de taille variable et localisées dans la partie centrale. Si l'on examine la zone de contact entre la cellule et la synapse, on peut se rendre compte de l'existence d'une membrane festonnée qui s'oriente dans le prolongement du plasmalemme cellulaire ; il s'agit d'un plasmalemme synapto-cytoplasmique. Une autre membrane, située entre la paroi et la synapse, contribue à son isolement total de la cellule et des parois adjacentes ; c'est le plasmalemme synapto-pariétal.

Les synapses des algues rouges ont été le support de nombreux travaux touchant à tous les domaines de la biologie. Elles ont été considérées tantôt comme des membranes cytoplasmiques différenciées (MANGENOT 1924, 1926), tantôt comme des formations uniques et différenciées (FELDMANN 1940, PRIOU 1962). Certains y ont vu un pore persistant (CELAN 1941), d'autres une structure correspondant à une

zone amincie de la paroi intercellulaire, tantôt traversée par des trabécules cytoplasmiques, tantôt compacte (MÜHLDORF 1937, KYLIN 1940). Puis on a défini différents types de synapses : les unes possédant une lamelle intermédiaire et procédant du type Polysiphonia, les autres sans lamelle et relevant du type Griffithsia (JUNGERS 1933). Quant à DANGEARD (1947), partant du fait que la synapse est colorée par le rouge de ruthénium, il pense qu'elle aurait une lamelle intermédiaire de nature pectique. CELAN (1941) a mis en évidence des phospholipides et des protéines. RAMUS (1970), sur Griffithsia pacifica, confirme pour sa part la présence de protéines et révèle l'existence de polysaccharides à groupements sulfate et carboxyl. PUESCHEL (1980b) ne trouve que des protéines et peu de polysaccharides. Il faut attendre les travaux de microscopie électronique pour avoir une idée plus précise de la structure des synapses. Elles ont été étudiées par de nombreux auteurs chez les Rhodophycées en général. Seuls MYERS, PRESTON et RIPLEY (1959), BISALPUTRA, RUSANOWSKI et WALKER (1967) ont utilisé les Laurencia comme support de leur étude. MYERS et coll. (1959) estiment qu'il y a une lamelle intermédiaire en continuité avec la paroi mais tous les autres auteurs affirment que cette lamelle n'existe pas. FELDMANN, FELDMANN et GUGLIELMI (1977) ont publié une étude dans laquelle ils font le point sur l'ultrastructure de la synapse des Rhodophycées ; il apparaît clairement, d'après les observations de BISALPUTRA et coll. (1967) et nos propres observations que les synapses du L. obtusa appartiennent au type Asparagopsis avec deux disques sidérophiles (bien soulignés d'ailleurs en microscopie photonique par la coloration à l'hématoxyline) avec une zone de transparence totale plaquée sur le disque sidérophile et sans zone de transparence moyenne comme dans la synapse de type **Nemalion.** D'autre part, nos observations du plasmalemme synapto-pariétal et du plasmalemme synapto-cytoplasmique confirment l'isolement total de la synapse quand elle est formée. La description de la synapse des Laurencia correspond parfaitement au schéma avancé par LEE (1971).

En conclusion et en ce qui concerne les Laurencia, il semble donc que l'on doive abandonner l'hypothèse de MANGENOT (1924-1926) mais se rattacher à celle de FELDMANN (1940) car la structure de la synapse n'a aucune parenté ni avec celle du cytoplasme, ni avec celle de la paroi. Bien que d'origine cytoplasmique comme l'ont affirmé RAMUS (1969) et PEYRIERE (1977), la synapse après sa formation est totalement isolée du cytoplasme et n'interrompt pas la continuité du plasmalemme entre deux cellules contiguës.

B. - Le corps en cerise (tab. 7 ; pl. 7, 8, 9 et 10)

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

1 - Localisation, morphologie (tab. 7)

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 L. obtusa, il y a en général un corps en cerise par cellule, parfois deux. Des comptages effectués sur 1 000 cellules dans différentes parties du thalle (axes principaux, rameaux secondaires, rameaux terminaux) montrent que sa répartition est uniforme quelle que soit la partie du thalle à laquelle on s'adresse comme en témoigne le tableau 7. Il faut noter toutefois que le corps en cerise n'existe ni dans les cellules de l'apex, ni dans les cellules proches de l'apex : quelques cellules tapissant le fond de la crypte à trichoblastes et quelques cellules trichoblastiques.

In vivo, le corps en cerise se révèle comme une inclusion très réfringente, subsphérique à réniforme selon les plans d'observation, présentant en son centre une légère dépression au creux de laquelle s'érige un mamelon (le hile). 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 : 15μ m à l ou 2μ m près dans toutes les cellules où il est présent, y compris les trichoblastes. Dans la crypte à trichoblastes, le corps en cerise apparaît brusquement sans que l'on puisse en microscopie photonique déceler la présence d'une ébauche, même après action du tétroxide d'osmium qui fixe le corps en cerise, conserve sa structure et lui confère une coloration brun-noir. En microscopie électronique, nous avons reconnu dans les trichoblastes des structures organisées qui ont été interprétées comme des ébauches de corps en cerise. Nous les avons déjà signalées (GODIN 1970) à propos du L. scoparia.

Nos recherches apportent un fait original dans la morphologie du corps en cerise, il s'agit des relations étroites entre le corps en cerise et la paroi par l'intermédiaire du pédicelle et de la zone du hile. Le pédicelle ne provient jamais de la paroi frontale de la cellule corticale, mais le plus souvent de sa paroi distale. C'est toujours le cas quand il s'agit de cellules trichoblastiques, ce qui nous amène à conclure à une genèse tardive par rapport au développement de la cellule.

2 - Nature physico-chimique

En microscopie photonique, après fixation par l'acide osmique, le corps en cerise a un aspect homogène et se présente sous la forme d'une inclusion de couleur sombre.

En microscopie électronique, il peut revêtir des aspects différents : homogène ou hétérogène. Dans le premier cas, il s'agit d'une masse sombre, très opaque aux électrons ressemblant à un énorme globule lipidique. Dans le deuxième cas qui résulte d'une transformation du contenu, on distingue plusieurs étapes. En premier lieu, l'osmiophilie diminue et de petits éléments alvéolaires s'individualisent ; entre eux, on discerne de très fins granules osmiophiles qui s'agencent dans une trame transparente aux électrons. Ces transformations affectent à la fois le corps en cerise et le hile. Dans le cytoplasme périphérique du corps en cerise apparaissent alors des saccules qui se regroupent mais fusionnent rarement. Puis le corps en cerise acquiert sa structure typique en nid d'abeille : les alvéoles sont remplacées par un réticule à maille de dimension constante et le plus souvent hexagonale. Dans une étape suivante, certains des bâtonnets qui batissaient la maille du réticule disparaissent et le réseau s'ouvre. A ce stade, la structure du corps en cerise ressemble parfois étrangement à celle de la paroi. Pendant cette évolution, l'enveloppe cytoplasmique a tendance à s'estomper et devient invisible quand seul persiste le réseau à maille lâche. Le hile assure une jonction par simple contact entre le pédicelle et le corps en cerise dont il a la structure. Il n'en diffère dans ses parties externe et périphérique que par le degré d'osmiophilie. Le pédicelle du corps en cerise du L. obtusa comme celui du L. scoparia (GODIN 1970) a la même structure que la paroi et s'anastomose avec elle. En coupe transversale, il présente des aspects différents selon les niveaux de coupe. Près de la jonction avec la paroi, et du centre vers la périphérie, il comporte un axe ténu à structure opaque aux électrons, constitué d'un faisceau de fibrilles semblables à celles de la lamelle moyenne séparant les parois de deux cellules. Autour de cet axe se dessine une couronne amorphe de 30 Å d'épaisseur. Vient ensuite une seconde couronne à fibrilles anastomosées en un réseau plus ou moins serré selon les endroits. Le tout est englobé dans un manchon cytoplasmique contenant des organites et inclusions. A la jonction entre le pédicelle et la paroi, le manchon de cytoplasme peut être discontinu. Même dans ce cas, les fibrilles du pédicelle et de la paroi sont en discontinuité. Déjà à l'intérieur de la paroi, la base du pédicelle constitue une entité et ceci d'autant plus que la paroi est âgée, probablement parce que son accroissement continue après la différenciation du pédicelle. L'axe prend parfois des dimensions importantes ; la structure opaque est alors déportée vers la

périphérie de la zone axiale et l'axe proprement dit est occupé par un réseau à maille lâche. Dans les parties moyennes, le pédicelle peut acquérir des dimensions très faibles par réduction du nombre et de la densité des fibrilles de la couronne externe. Dans la région proche du hile, la structure est maintenue.

Le corps en cerise du L. obtusa avait déjà été observé, décrit ou étudié par les frères CROUAN (1867), BERTHOLD (1882), WAKKER (1888), HANSEN (1893), GOLENKIN (1894), DANGEARD (1940), FUNK (1955) et J. et G. FELDMANN (1958). FELDMANN J. et G. (1958) ont montré que le bleu de BZL en solution dans l'alcool à 5° donne de belles colorations qui dénotent la présence de substances lipoïdiques. Le pouvoir osmioréducteur du corps en cerise le laissait présumer. La Fuschine bisulfitée (réactif de Schiff) provoque sur le matériel frais une réaction intense et élective qui colore le corps en cerise en violet. La coloration prouve qu'il renferme un corps à fonction aldéhydique. La substance lipoïdique est soluble dans l'alcool et l'éther, la substance à fonction aldéhydique est soluble dans l'eau et dans l'alcool mais pas dans l'éther. D'après ces auteurs le corps en cerise subit, lors de la mort naturelle de la cellule, des transformations caractéristiques : l'invagination ombiliquée (hile) disparaît par gonflement, le contenu du corps en cerise devient granuleux, l'enveloppe cytoplasmique craque et la substance granuleuse 1 s'écoule dans la vacuole. A l'intérieur du corps en cerise persiste une substance finement granuleuse 2 dont les gouttelettes fusionnent en de grosses gouttes d'aspect huileux, tandis que l'enveloppe cytoplasmique s'estompe à partir de l'éclatement. Ils en concluent que le corps en cerise renferme deux substances différentes dont l'existence est corroborée par l'étude chimique. Nos observations, réalisées en microscopie électronique, semblent confirmer ces résultats. Les analogies entre les observations de J. et G. FELDMANN (1958) et les nôtres tendraient à prouver que la structure du corps en cerise en nid d'abeille, décrite par BODARD (1968) et retrouvée par GODIN (1970) sur le L. scoparia et le L. obtusa, constitue une étape de sa dégradation. La formation du réseau illustre sans doute une séparation en deux phases distinctes ; quant à la perte de l'osmiophilie, elle est l'image de la disparition par dissolution dans la vacuole à travers le cytoplasme de la phase soluble dans l'eau, alors que la phase insoluble est représentée par les bâtonnets. La disparition de certains bâtonnets et celle du réseau peuvent donner l'impression de la fusion de granules en microscopie photonique (GODIN 1973a).

Des études récentes ont prouvé que le corps en cerise était le lieu privilégié d'accumulation de dérivés halogènés ; celui-ci étant d'autant plus gros que la concentration est forte (YOUNG, HOWARD et FENICAL 1980). Ces produits sont en teneurs assez élevées chez les algues rouges (HEWSON et HAGER 1980). Il s'agit là de bromophénols, de sesquiterpènes et de diterpènes que les Laurencia ont la faculté de synthétiser le plus souvent par l'intermédiaire du chamigrene carbone system de FENICAL (1975, 1976) et de FENICAL et NORRIS (1975). Certaines espèces sont susceptibles, par contre, d'élaborer des produits halogènés dérivés d'acides gras par la voie de la biosynthèse d'acétate. Ces substances sont très intéressantes car elles sont spécifiques èt offrent la possibilité de tenter une classification chémotaxonomique, ce qui a permis de réviser la systématique des Laurencia à corps en cerise (FENICAL et NORRIS 1975). Les espèces du sous-genre Chondrophycus renferment moins de dérivés halogénés que celles du sous-genre Laurencia dans lequel elles représentent 1 à 5 % du poids sec des métabolites. Ces halométabolites lipidiques correspondent probablement à la fraction osmiophile du corps en cerise réagissant avec le bleu de BZL. On doit à CACCAMESE et coll. (1981) les noms et les formules des substances contenues dans le corps en cerise de L. obtusa : obtusine, obtusadiol, obtusenyne et laurencienyne.

Le rôle du corps en cerise n'est pas clairement analysé. On a comparé le corps en cerise à d'autres inclusions végétales. WAKKER (1888) l'assimile aux inclusions de Plocamium coccineum et aux oléocorps des Hépatiques comme GOLENKIN (1894) qui les rapproche des élaioplastes des plantes supérieures. PUESCHEL (1977) trouve une structure comparable à la fois chez Palmaria palmata et chez Beta vulgaris infestée de virus, et accorde à cette inclusion du Palmaria palmata un rôle soit dans la synthèse, soit dans la mobilisation des lipides. Les choses ne sont pas plus claires chez les Laurencia où ces substances ne participent pas aux activités métaboliques primaires. Par contre, elles sont probablement synthétisées en tant que messagers actifs d'un système exocrine mis en action pour collaborer à une défense chimique de l'organisme comme le montre FENICAL (1975) qui souligne leur pouvoir bactéricide et répulsif vis-à-vis des prédateurs. Nos observations morphogénétiques sur le L. pinnatifida dépourvu de corps en cerise mais pourvu de nombreuses ramifications stolonifères qui compensent les effets de l'abroutissement, apportent un argument supplémentaire à cette hypothèse. D'autre part, le stockage des corps en cerise dans les cellules corticales assimilatrices n'est logique que dans le cas où ils remplissent effectivement le rôle que leur attribue FENICAL (1975).

C. - Les autres constituants de la cellule

1 - Le noyau (pl. 11, 17, 18)

En microscopie photonique, le noyau a été étudié après coloration par l'hématoxyline de Regaud et par le carmin acétique.

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. Dans l'électronographie proposée, le noyau est très probablement en fin de prophase et les chromosomes sont individualisés. Il y a dans la matrice, constituant le noyau, des inclusions nucléaires représentées par des granules à osmiophilie variable, tantôt sombres, tantôt plus clairs. Ils sont placés dans des parties privilégiées du noyau et en particulier à proximité des pores de l'enveloppe nucléaire où l'on rencontre les plus grosses inclusions. Jusqu'à présent, nous n'avons pu déceler ni leur origine ni leur rôle. Notons enfin que le noyau est souvent entouré d'amidon floridéen et que son activité est surtout intense dans les cellules jeunes et proches de l'apex.

Parmi les trois espèces étudiées, nous n'avons jamais vu qu'un seul noyau à la fois dans les cellules du **L. obtusa** en microscopie électronique. Etant donné sa taille réduite dans la plupart des cellules, ceci semble tout à fait normal. La microscopie photonique, par contre, nous a permis de mettre en évidence plusieurs noyaux chez le **L. hybrida**, en particulier dans les cellules âgées et profondes du thalle. L'existence de très nombreuses synapses secondaires chez cette espèce est un témoignage de leur pluralité.

Le noyau des Laurencia ne présente pas de caractères bien originaux. Des auteurs se sont attachés à déterminer le nombre chromosomique de ces espèces. GOODWARD (1966) en fait la revue. Il est chez :

- L. hybrida	de : $n = 20 - 2n = 40$	d'après	WESTBROOK (1935)
- L. obtusa var. majuscula	de : n = 20 - 2n = 40	11	YABU et KAWAMURA
			(1959)
- L. pinnatifida	de : n = 20 - 2n = 40	11	KYLIN (1923)
	: n = 15-16 ?	11	GRUBB (1925)
	: n = 20 - 2n = 40	11	WESTBROOK
			(1928,1935)
	: n = 29 - 2n = 58	11	AUSTIN (1956)
	: n = 29	**	MAGNE (1964)

116

La relative disparité qui existe entre les comptages réalisés par les auteurs qui se sont penchés sur le cas du L. pinnatifida souligne probablement les erreurs de détermination commises à propos de cette espèce.

2 - Les plastes (pl. 12 et 13)

Les plastes des Laurencia se présentent sous la forme d'organites lenticulaires plus allongés chez L. hybrida et L. pinnatifida que chez L. obtusa et à structure différente selon qu'ils se trouvent dans une cellule trichoblastique, corticale ou pseudoparenchymateuse.

Tous les types ont en commun les thylacoïdes correspondant à l'invagination de l'enveloppe plastidale. Ils sont formés de deux zones opaques séparées par un espace clair de dimensions variables et alignées dans un stroma granuleux. Dans les cellules trichoblastiques, les thylacoïdes sont rares ; il s'agit dans ce cas de proplastes ayant des analogies de structure avec ceux décrits par plusieurs auteurs (TRIPODI 1974, BISALPUTRA 1974, BOROWITZKA 1978, WETHERBEE 1980) et identiques à ceux que nous avons décrits chez L. scoparia (GODIN 1970). Dans les cellules corticales, les plastes possèdent un thylacoïde périphérique comme celui décrit par BISALPUTRA et al. (1967) à propos du L. spectabilis, consistant en deux membranes parallèles épousant le contour de l'enveloppe plastidale. Les lamelles internes sont disposées selon une direction parallèle au grand axe du plaste et s'arrangent parfois selon d'autres directions, par exemple à ses extrémités où elles convergent et éventuellement s'anastomosent. Dans certains cas, les thylacoïdes s'écartent et des alvéoles transparentes aux électrons se forment. D'abord réunies entre elles par de fins trabécules, elles s'isolent ensuite et restent dans l'alignement du grand axe. Ce phénomène est plus commun dans les cellules profondes que dans les cellules corticales. Il ne correspond pas à une phase de dégradation du plaste qui consiste en une disparition des thylacoïdes au sein de la matrice ; celle-ci devient extrêmement granuleuse et riche en globules lipidiques. Par contre, ces structures s'apparentent aux "gas vacuoles" découvertes par BOWEN et JENSEN (1965), SMITH et PEAT (1967) SMITH et al. (1969) et WITHON et al. (1971) et couramment reconnues chez les Cyanobactéries et que nous avons déjà décrites chez L. scoparia (GODIN 1970).

Entre les thylacoïdes, on note la présence de granules très osmiophiles disposés dans le stroma : les globules lipidiques, moins nombreux dans les plastes des trichoblastes que dans ceux des cellules corticales où il sont capables de repousser les thylacoïdes. Leur intégrité constitue, d'après BAILEY et al. (1963), "a characteristic morphological feature of intact chloroplast". Il existe des taches

osmiophiles formées de granules groupés de part et d'autre des thylacoïdes ; ce sont les phycobilisomes, supports des pigments surnuméraires. Ils sont rares dans les plastes des trichoblastes (ce qui a fait dire à J. et G. FELDMANN (1958) qu'ils ne contenaient pas de plastes pigmentés), plus nombreux mais espacés dans les plastes des cellules corticales, et en effectif beaucoup plus restreint que ceux décrits par PEYRIERE (1968) sur Griffithsia flosculosa. Ceci traduit la phénologie de l'algue, beaucoup plus brune et moins rouge que G. flosculosa, et la labilité du pigment surnuméraire qui se manifeste par une difficulté de mise en évidence de ces phycobilisomes, identiques à ceux décrits par GANTT et CONTI (1966).

Il existe encore des plages claires dont la structure peut devenir réticulée. Nous les avons assimilées à celles décrites par BISALPUTRA et al. (1967) sur le L. spectabilis qui pensent que ces fibrilles sont du DNA.

3 - Les mitochondries (pl. 18, 19)

Les mitochondries sont des organites de type classique d'une dimension de 1 μ m x 0,5 μ m possédant une double membrane. La membrane interne émet des invaginations en forme de tubules dont le diamètre oscille entre 20 et 30 Å. Ces organites sont relativement rares.

Les mitochondries des **Laurencia** ont une structure identique à celle que présente la plupart des algues. Ce sont des mitochondries à tubules ayant un rétrécissement basal (DODGE 1973).

4 - Le réticulum endoplasmique (pl. 14 et 15)

Le cytoplasme des Laurencia comporte une matrice fondamentale : le hyaloplasme limité extérieurement par le plasmalemme et intérieurement par le tonoplaste. On y trouve des structures diverses qui donnent au cytoplasme des aspects variés. Il existe aussi des plages claires sans aucune membrane, des plages plus ou moins réticulées, des plages bourrées de ribosomes libres. Les structures membranaires que l'on voit çà et là dans le cytoplasme constituent le réticulum endoplasmique.

Le plasmalemme prend des aspects particuliers le long de la paroi, où il est tantôt lisse tantôt plissé ; le long de la synapse, où il est nettement festonné. Il intervient en tant que "limite" de vésicules dont le contenu est déversé dans la paroi, ce dont doute profondément PUESCHEL (1980a) à propos de **Palmaria** palmata. Le tonoplaste qui limite la vacuole est pratiquement inexistant dans les cellules jeunes et ne se rencontre que dans les cellules profondes du thalle ou les cellules trichoblastiques âgées. Là, il est dominant par rapport aux structures du réticulum endoplasmique qui sont rares, voire absentes.

Par contre, on trouve du réticulum endoplasmique dans les cellules jeunes et lors de la sporogenèse. Il s'agit d'un réticulum endoplasmique non lisse avec des ribosomes associés. Sa morphologie est soumise à une grande variabilité : il est organisé tantôt en longs éléments sinuant dans la matrice, tantôt en îlots, tantôt en alignements parallèles, tantôt en anneaux plus ou moins concentriques contournant ou entourant les inclusions.

5 - L'appareil de Golgi (pl. 19)

Il s'agit d'un empilement de fins tubules ou saccules golgiens très arqués et parfois presque repliés sur eux-mêmes. Ces saccules sont disposés en rubans qui isolent à leur extrémité des vésicules relativement nombreuses si on considère l'ensemble et au nombre de 2 à 3 pour chacune des extrémités des saccules. Elles ont une taille relativement constante de l'ordre de 120 Å et ne semblent pas contenir de substances osmiophiles. Cette description est conforme à celle faite à propos des autres algues rouges.

L'appareil de Golgi est relativement peu représenté dans les cellules de la partie végétative du thalle des Laurencia. On ne le rencontre que dans certaines cellules trichoblastiques jeunes et dans les cellules proches de l'apex et tapissant la crypte à trichoblastes. C'est-à-dire qu'il n'existe que dans les cellules en cours de différenciation, ce qui prouve qu'il est actif et participe à l'élaboration de certains produits. Il est remarquable de constater que la plupart des études relatives à l'appareil de Golgi portent sur des stades de développement bien précis de l'algue et en particulier celui de la sporogenèse. C'est le cas des travaux de CHAMBERLAIN et EVANS (1973) sur la tétrasporogenèse et la carposporogenèse, de ceux de PEYRIERE (1970), KUGRENS et WEST (1972), SCOTT et DIXON (1973), KONRAD-HAWKINS (1974a) sur la tétrasporogenèse ; de ceux de KUGRENS et WEST (1973), KONRAD-HAWKINS (1974b), KUGRENS et WEST (1973a, 1974), WETHERBEE et WEST (1977) et WETHERBEE (1978) sur la carposporogenèse. Son rôle dans l'édification de la paroi est alors manifeste comme le souligne la plupart des travaux. La structure des vésicules âgées, issues de l'isolement des citernes de l'appareil de Golgi, présente des analogies assez frappantes avec l'allure du pédicelle du corps en cerise en coupe transversale. De la même manière, les travaux de CHAMBERLAIN et EVANS (1973), dans lesquels on voit des figures de

cloisonnement, ne sont pas sans rappeler l'allure du pédicelle du corps en cerise en coupe longitudinale. Cela souligne une fois encore la parenté entre le pédicelle et la paroi.

6 - Le vacuome (pl. 17, 18, 19)

Le vacuome est plus ou moins important selon les cellules. Quasiment inexistant dans les cellules très jeunes, il apparaît nettement dans les cellules qui tapissent les bords supérieurs de la crypte à trichoblastes et augmente de volume au fur et à mesure que l'on pénètre dans la profondeur du thalle. Dans les cellules du pseudoparenchyme, il constitue l'essentiel du volume cellulaire. Il s'agit d'un vacuome non fragmenté dont la pression plaque les organites et les inclusions contre la paroi de la cellule. Son contenu est le plus souvent homogène, mais des structures réticulées ont été discernées dans les cellules de la zone moyenne du thalle et correspondent probablement à des substances polysaccharidiques. L'absence d'inclusions laisse penser qu'il ne contient que des substances hydrophiles. L'augmentation du volume de la vacuole est un signe de la diminution des potentialités des cellules puisqu'elle s'accompagne d'une régression de la densité et de la qualité des organites et inclusions cellulaires.

7 - Les corps multivésiculaires ou lomasomes ou plasmalemmasomes (pl. 11)

Les lomasomes ressemblent un peu aux mitochondries et sont plus ou moins associés à des zones où le réticulum endoplasmique est bien développé ; c'est-à-dire qu'on le trouve principalement dans les cellules jeunes. L'enveloppe du corps multivésiculaire est formée d'une double membrane aux dépens de laquelle se forment les vésicules. Les deux membranes se séparent, l'extérieure s'arque plus que l'intérieure et forme une vésicule qui s'isole du lomasome et transporte dans le cytoplasme une structure à osmiophilie moyenne. Les lomasomes ont été impliqués dans la formation de la paroi par différentes études (RAMUS 1969, McBRIDE et COLE 1972, CHAMBERLAIN et EVANS 1973, GOFF 1979). Ces structures, souvent associées au réticulum endoplasmique d'après ces auteurs, ont été observées par nous-même chez les Laurencia, le plus fréquemment à proximité de la paroi ; néanmoins, LOBBAN et WYNNE (1981) doutent profondément de l'existence réelle de ces structures qu'ils considèrent, dans la plupart des cas, comme des artéfacts de fixation.

8 - L'amidon floridéen (pl. 16)

En microscopie photonique, nous l'avons mis en évidence par l'iodure de potassium qui lui octroie une teinte très sombre. La microscopie électronique nous confirme que l'amidon floridéen est extra-plastidal et apparaît sous la forme d'éléments de taille variable, souvent groupés et généralement localisés entre les plastes ou à proximité du noyau. L'amidon floridéen n'est pas du tout opaque aux électrons. Dans certains cas, il manifeste un éclat gras et semble entouré d'une couronne sombre. Les formes des grains sont le plus souvent arrondies ou ovales et régulières sauf quand ils sont groupés ; dans ce cas, leur contour est anguleux. Le grain d'amidon floridéen des **Laurencia** n'a donc pas de forme propre et caractéristique.

BOROWITZKA (1978) et PUESCHEL (1979) ont montré chez Lithotrix aspergillum et chez Palmaria palmata que les grains d'amidon de ces deux espèces étaient étroitement associés au réticulum endoplasmique. PUESCHEL (1979) dit que les ribosomes déterminent indirectement les sites de dépôt de l'amidon floridéen. En effet, le transfert des enzymes induisant la polymérisation des produits de la photosynthèse a lieu grâce aux ribosomes. Il explique ainsi la présence de l'amidon floridéen à la fois à proximité du réticulum endoplasmique et des aggrégations de ribosomes dans les zones éloignées du réticulum endoplasmique ainsi que la localisation préférentielle de l'amidon autour du noyau. Nos observations concordent avec ce que décrivent ces auteurs. Chez L. scoparia, les grains d'amidon entourent le noyau ou sont parfois adjoints à des tubules du réticulum endoplasmique en particulier dans les cellules jeunes. Dans les cellules plus âgées, il devient difficile de déceler les éléments du réticulum endoplasmique, néanmoins les grains restent groupés.

9 - Les globules lipidiques (pl. 16)

Dans les cellules des Laurencia étudiés et dans celles du Laurencia obtusa en particulier, on rencontre très souvent des globules lipidiques que l'on doit séparer en deux types : ceux qui sont libres dans le cytoplasme, souvent de grande taille et de forme variable. On les trouve principalement entre les grains d'amidon floridéen ou dans les zones voisines du corps en cerise et de son pédicelle ; ceux qui sont associés aux plastes, de taille plus restreinte, de forme régulière et dont le nombre est variable selon les plastes, les plastoglobules. Les deux catégories ont néanmoins en commun leur osmiophilie et leur homogénéité. Les globules libres sont tantôt isolés, tantôt localisés à proximité des grains d'amidon floridéen. Nous pensons que les globules libres s'élaborent les premiers puisqu'on les trouve dans les cellules trichoblastiques jeunes, dans lesquelles les plastes ne sont encore que des proplastes. Ils peuvent se concentrer secondairement autour des grains d'amidon. Les globules lipidiques associés au plaste ou plastoglobules ne se forment que secondairement. Nos observations et les travaux de BOROWITZKA (1978), par exemple, soulignent en effet que ces globules n'existent que dans des plastes ayant atteint un certain degré de maturité. D'autre part, leur genèse est sans doute différente étant donné la dualité de leur origine.

III. - LES DIFFERENTS TYPES CELLULAIRES (tab. 8)

L'étude cytologique des Laurencia nous a permis de mettre en évidence une certaine hétérogénéité dans la répartition des organites et des inclusions qui conduit à distinguer différents types cellulaires dont nous rassemblerons les caractéristiques dans le tableau 8.

A. - <u>Evolution des cellules axiales de la zone apicale</u> (pl. 17)

1 - Particularités de l'initiale apicale

C'est une cellule axiale terminale en activité constante. Il est intéressant de noter que la moitié de son volume est occupée par le noyau dans lequel on peut parfois reconnaître les chromosomes. Les autres inclusions sont en très petit nombre puisqu'il s'agit d'une cellule jeune chez qui les organites et inclusions sont peu développés.

2 - Les cellules axiales de la zone sous-apicale

Dans les régions voisines de l'apex (sur une longueur correspondant à 5 à 7 cellules), ce sont des cellules polyédriques à cytoplasme très riche en ribosomes, à nombreux plastes et mitochondries et à noyau volumineux. La vacuole, presque inexistante dans les cellules proches de l'apex, grandit corrélativement au développement de la cellule au fur et à mesure qu'elle s'écarte de celui-ci. Plus bas, les cellules disposées en zig-zag et réunies entre elles par des synapses principales s'allongent en maintenant plus ou moins leur arrangement (c'est chez le L. hybrida qu'il est le mieux conservé). Des synapses secondaires s'établissent ensuite avec les cellules voisines. Alors, le contenu des cellules axiales éloignées de l'apex devient identique à celui des cellules du pseudoparenchyme que nous présenterons par la suite.

B. - Evolution des cellules corticales (pl. 18)

Les cellules qui tapissent extérieurement le thalle des Laurencia sont celles qui assurent le maximum de travail d'assimilation comme en témoigne le contenu. Une évolution sensible se manifeste de la zone apicale (à l'intérieur de la crypte) à la zone périphérique externe.

1 - Les cellules tapissant la crypte à trichoblastes

Celles qui sont proches de l'apex (4 à 5 cellules) sont très riches en organites (plastes, mitochondries, appareil de Golgi) et en inclusions (globules lipidiques). L'amidon floridéen fait presque défaut. Chez L. obtusa, elles ne comportent pas de corps en cerise. Le noyau est encore très important et son aspect prouve que de nombreuses cellules sont en division. Le vacuome commence à s'édifier et se présente sous la forme de fosses séparées par des travées de cytoplasme.

2 - Les cellules du bord de la crypte à trichoblastes

Les cellules revêtant les bords de l'orifice de la crypte à trichoblastes ont une morphologie différente des cellules revêtant la crypte et des cellules recouvrant le reste du thalle. Elles sont palissadiques et n'ont pas la même quantité d'inclusions que les cellules de la crypte. Ce sont des intermédiaires entre ces dernières et les cellules corticales banales. Leur vacuome s'est notablement agrandi aux dépens du cytoplasme. Le noyau, plus petit, est rarement observé en activité mais semble le plus souvent au repos. L'enveloppe nucléaire à nombreux pores ne contient qu'une substance faiblement granuleuse, ce qui n'a rien de comparable avec les observations réalisées sur la cellule apicale et les cellules de la crypte. Les plastes, souvent groupés, sont nombreux ainsi que les grains d'amidon floridéen avoisinants. Les mitochondries sont très nombreuses mais l'appareil de Golgi est réduit. Le cytoplasme est moins riche en ribosomes. Chez L. obtusa, le corps en cerise existe dans ces cellules.

3 - Les cellules corticales externes du thalle, ou cellules apicales pleuridiennes

Elles ont tendance à s'aplatir et n'offrent plus la disposition palissadique des cellules du bord de la crypte. Ces cellules comportent une vacuole relativement grande qui plaque contre la paroi des organites et inclusions encore assez nombreux, mais moins représentés que dans le cas précédent. La couche de cytoplasme est fine et les plastes font parfois saillie. Chez **L. obtusa**, il y a un corps en cerise dans ces cellules.

C. - <u>Evolution des cellules corticales internes</u> et médullaires (pl. 19)

La zone moyenne du thalle est essentiellement constituée des cellules du pseudoparenchyme. Il n'existe pas à proprement parler de "types cellulaires", disons plutôt que les cellules suivent une évolution au fur et à mesure que l'on s'éloigne du cortex pour se diriger vers la zone médullaire. Au cours de cette évolution, leurs caractéristiques cytologiques s'accentuent de telle sorte que les extrêmes (cellules sous-corticales et cellules du pseudoparenchyme de la zone médullaire) sont très différents, mais il faut bien se rendre compte qu'il s'agit en fait d'un continuum. Leur évolution se traduit par une augmentation de taille de la cellule au fur et à mesure que l'on s'écarte de la zone corticale, et par une différence de forme, les cellules montrant une tendance à devenir ellipsoïdales. Le cytoplasme, le nombre des organites et des inclusions inertes se restreignent au profit du vacuome qui s'agrandit. Ainsi, le cytoplasme est réduit à une fine pellicule tassée contre la paroi et épousant la forme des plastes isolés et disposés en chaîne le long de la paroi. Il renferme peu de ribosomes, les tubules du réticulum endoplasmique sont rares voire inexistants, les grains d'amidon floridéen très peu nombreux, le noyau est petit et difficile à déceler. Par contre, la vacuole prend des proportions énormes et peut posséder des structures réticulées. Outre la diminution de leur nombre, les organites et les plastes en particulier, subissent des dégénérescences : leurs lamelles s'estompent, leurs inclusions lipidiques diminuent en nombre et en volume. Chez certaines cellules profondes du thalle, il existe des corpuscules osmiophiles disposés entre le plasmalemme et la paroi ; leur agglomération en amas important peut parvenir à repousser le plasmalemme de la paroi.

D. - Evolution des cellules trichoblastiques (pl. 19)

Ce sont des cellules tout à fait à part. Au début de leur existence, elles figurent parmi celles qui présentent la plus grande richesse en organites et en inclusions. De plus, elles montrent des structures particulières : deux couches à disposition orthogonale de matériel fibrillaire déposées du côté externe de la paroi. En outre, la paroi profonde a une structure lamellaire et non pas réticulée. Enfin, on retrouve des substances osmiophiles issues du plasmalemme dans la paroi. Le cytoplasme des cellules trichoblastiques, très important dans la cellule jeune, a une forte densité en ribosomes et en réticulum endoplasmique. Les organites et inclusions sont nombreux. Les "plastes" ont peu de lamelles et s'apparentent plus à des proplastes qu'à de véritables plastes. A l'intérieur de l'enveloppe plastidale, de grandes plages claires maculent le stroma. L'appareil de Golgi, relativement facile à observer (ce qui n'est pas le cas des autres cellules), a des dictyosomes nombreux. Il n'y a pas de grains d'amidon floridéen. Par contre, il y a beaucoup de globules lipidiques. Dans le cas des cellules trichoblastiques âgées, l'évolution est la même que celle qui a été proposée pour les cellules du pseudoparenchyme, à savoir une augmentation très importante de la taille des cellules dans le sens d'un allongement. L'essentiel du volume cellulaire est occupé par la vacuole qui n'a jamais révélé de structure réticulée.

IV. - CONCLUSION

Grâce à cette étude cytologique, nous avons pu d'une part décrire l'ultrastructure cellulaire des espèces de **Laurencia** de la Manche qui était inconnue jusqu'alors. Elle diffère peu de ce qui a été vu chez d'autres espèces telles **L. spectabilis** étudiée par BISALPUTRA et coll. (1967), **L. scoparia** (BODARD 1968 et GODIN 1970).

D'autre part, nous avons mis en évidence une variabilité dans la nature, la répartition et la densité des organites contenus dans telle ou telle cellule végétative du thalle, aboutissant à un classement en associations de cellules à aspect identique, à vocation relativement précise et localisées à des territoires bien définis du thalle. On ne saurait parler de tissus au sens strict du terme, mais les territoires délimités ont une identité. La perte des caractères juvéniles des cellules (diminution du cytoplasme, augmentation du vacuome) ou l'acquisition d'organites particuliers (corps en cerise) va dans le sens d'une diminution du rôle (cellule du parenchyme) ou d'une augmentation de la spécialisation (cellule corticale).

Ces conclusions rejoignent tout à fait le volet morphogénétique précédemment exposé. Chacun des territoires définis (trichoblaste, cortex assimilateur, parenchyme), dont les caractères cytologiques sont constants, a une origine morphogénétique définie (coxale phyllidienne, pleuridie primaire issue de celle-ci et pleuridie secondaire). •

TABLEAU 7

FREQUENCE DU CORPS EN CERISE DANS LES CELLULES CORTICALES DE DIFFERENTES PARTIES DU THALLE DE LAURENCIA OBTUSA

Nombre de corps en cerise par cellule	0	1	2	Total
axes principaux	24	965	11	1 000
rameaux secondaires	13	946	41	1 000
rameaux terminaux	18	953	29	1 000

ť

	cellule apicale	cellule axiale jeune	cellule axiale ågée	cellule corticale fond crypte	cellule corticale bord crypte	cellule corticale banale	cellule du pseudoparenchyme z. sous-corticale	cellule du pseudoparenchyme z. profonde	cellule trichoblastique j∈une	cellule trichoblastique âgée
Forme	polyédrique anguleuse	polyédrique allongée	cylindrique allongée	cuboĩde	palissadique	polyédrique aplatie	± palissadique	ellipsoïde allongée	cuboĩde	cylindrique allongée
Q	++++	***	++	++++	+++	+++	++	+	++++	+
⊕ ^R	++++	++++	++	++++	++	++	++	+	++++	+
RE	++	++	+	++	+	+			+++	+
LO	+	+	+	+					+	+
P	+	+++	++	· +++	++++	++++	+++	++	++	+
М	+	+++	+	++++	++++	+++	++	+		
Ø 5	+	+	+	++	+	+	+	+	+++	+
A	+	+	++	+	++++	+++	++	+	+	+
GL	+	++	++	++	+++	++			++++	++
0 I	++++	+++	++	+++	++	+	+	+	+++	+
ې ۸	++++	+++	+	++	. +	+			+++	+
④ ν	+	+	+++	+	++	+++	+++	++++	+	++++

TABLEAU 8 - LAURENCIA OBTUSA : CARACTERISTIQUES DES PRINCIPAUX TYPES CELLULAIRES

(1) Cytoplasme

LO = lomasomes

② Organites inclusions Q = quantité P = plaste R = ribosomes M = mitoch RE = réticulum endoplasmique G = Golgi

I = importance V = vacuole +A = activité

(1) Vacuole

③ Noyau

- pas ou três peu
- ++ peu nombreux peu représentés +++ assez nombreux assez représentés
 - ++++ très nombreux bien représentés

A = amidon GL = globules lipidiques 129

PLANCHE 5

LA PAROI

A - Paroi âgée séparant deux cellules profondes du thalle (direct 8 500 - x 21 250).

La lamelle moyenne (lm) contient des plages plus osmiophiles (o). La paroi primaire comprend une matrice amorphe parcourue par des fibrilles tantôt alignées (fl), tantôt anastomosées (fa).

- B Paroi externe d'une cellule corticale (direct 25 000 x 62 500). La structure de base est identique à celle décrite à propos de A. Noter les évaginations cytoplasmiques (e) du plasmalemme (m) contenant les substances assez osmiophiles (so) progressant à travers la paroi (so') et qui vont se déverser pour former la couche (D) la plus externe de la cuticule en contact avec le milieu extérieur (ex).
- C Jonction entre plusieurs cellules âgées (direct 18 000 x 57 600). La lamelle moyenne (lm) s'épaissit fortement dans les espaces entre les parois des cellules (p). Le réseau de fibrilles est très dense et se plisse.




LA SYNAPSE

- A Synapse parallélépipédique en coupe longitudinale radiale (direct
 25 000 x 75 000).
- B Synapse lenticulaire en coupe longitudinale tangentielle (direct 22 000 - x 55 000).
- C Synapse lenticulaire en coupe longitudinale radiale (direct 21 000 x 52 500).
- D Synapse lenticulaire en coupe longitudinale tangentielle (direct
 22 000 x 55 000).
- E Synapse en coupe transversale (direct 22 000 x 55 000).
 La lamelle moyenne (lm) vient buter contre les extrémités de la synapse (s) enchassée dans la paroi (p). La synapse comporte une couche sidérophile (si) et un contenu plus ou moins hétérogène avec parfois des inclusions osmiophiles (io) localisées dans sa partie centrale.
 Le plasmalemme synapto-cytoplasmique festonné (fe) et le plasmalemme synapto-périétal (sp) isolent totalement la synapse de la cellule et des parois adjacentes. Au voisinage de la synapse, les ribosomes (r), les mitochondries (m) qui sont des mitochondries à tubules et les lomasomes (lo) sont nombreux.





LE CORPS EN CERISE (Microscopie photonique) Coloration au tétroxyde d'osmium

- A Fragment superficiel d'un thalle de Laurencia obtusa montrant un corps en cerise en coupe transversale et en coupe (direct 400 - x 1 000).
- B Coupe longitudinale d'un thalle de Laurencia obtusa montrant un corps en cerise en coupe longitudinale radiale (direct x 400 - x 1 000).
- C Coupe longitudinale d'un thalle de Laurencia obtusa montrant un corps en cerise en coupe longitudinale tangentielle (direct x 400 - x 1 000).
- D Coupe longitudinale d'un trichoblaste de Laurencia obtusa montrant un corps en cerise en coupe longitudinale tangentielle (direct x 400 x 1 000).

Le corps en cerise (k) est logé dans une évagination cytoplasmique située dans la vacuole (v) des cellules corticales du thalle et des cellules trichoblastiques.

Au creux du corps en cerise on reconnaît le hile (h), des tractus cytoplasmiques (t) dont l'un part du hile et constitue le pédicelle (pe).











LE CORPS EN CERISE, LE HILE, LES TRACTUS CYTOPLASMIQUES

- B Aspect du hile (direct 22 000 x 55 000).
- C Tractus cytoplasmique (direct 22 000 x 66 000).
- D Corps en cerise dans une zone de la cellule à cytoplasme riche (direct 23 000 x 57 000).
- E Tractus cytoplasmique lors de la dégradation du corps en cerise (direct 25 000 - x 62 500).

Le corps en cerise (k), logé dans son enveloppe cytoplasmique (cy), peut revêtir différents aspects. Il s'agit soit d'une masse sombre homogène opaque aux électrons (D), soit d'une masse creusée d'alvéoles (al) à la fois dans le corps en cerise lui-même (A) et dans la zone du hile (B). Le hile du corps en cerise (h) est en continuité avec son pédicelle (pe). Dans la zone du hile (A) le cytoplasme comporte de nombreux tubules ergastoplasmiques (te), des granules osmiophiles (go) et des plastes (pl).

Une coupe tangentielle superficielle du corps en cerise (D) montre qu'il se trouve dans des zones à cytoplasme riche avec beaucoup de tubules ergastoplasmiques (te), de l'amidon floridéen (af) et des globules lipidiques (gl). L'observation des tractus cytoplasmiques montre la même chose (C). Lors de sa dégradation, le corps en cerise se sépare en deux phases distinctes ; on trouve alors des saccules (sa) dans les tractus (C et E) qui fusionnent rarement (fu), ceci en correspondance avec l'acquisition de la structure en nid d'abeille.



LE CORPS EN CERISE, STRUCTURE EN NID D'ABEILLE

- A Structure en nid d'abeille du corps en cerise (direct 22 000 x 70 400).
- B Evolution de la structure (direct 25 000 x 62 500).

C - Stade ultime de l'évolution (direct 11 500 - x 35 800).

Au cours de l'évolution, le réseau de batonnets (b) "craque" et les alvéoles (al) ont tendance à s'agrandir (B et C) puis un réseau de microfibrilles (mf) apparaît (C) de la partie extérieure du corps en cerise vers son centre (B et C). En fin d'évolution (C) il devient difficile de distinguer le corps en cerise de la paroi (p). L'enveloppe cytoplasmique (y) bien visible en début d'évolution (voir planche précédente) a disparu (B, C).



LE CORPS EN CERISE, LE PEDICELLE

- A Coupe transversale du pédicelle au niveau de sa jonction avec la paroi (direct 25 000 - x 87 500).
- B Coupe transversale du pédicelle au niveau de sa jonction avec une paroi âgée (direct 25 000 - x 75 000).
- C Coupe transversale du pédicelle dans sa partie moyenne (direct 23 000 x 57 500).
- D Coupes longitudinales radiale (rd) et tangentielle (tg) et coupe transversale (t) du pédicelle (direct 25 000 - x 62 500).

Près de sa jonction avec la paroi (p), le pédicelle (pe) se compose d'un axe (ax) entouré d'une première couronne (c) sans structure apparente, puis d'une seconde couronne (c') fibrillaire.

Les fibrilles de la paroi (fp) sont en discontinuité avec celles du pédicelle (fp) (A, B). L'axe du pédicelle peut avec l'âge acquérir de grandes dimensions (B). L'axe se décompose alors en 2 parties : une structure centrale réticulée (sr) et une structure périphérique opaque amorphe (sp).

Dans les régions moyennes (C), la section du pédicelle peut être réduite. La réduction se fait aux dépens des couches externes et de la couche fibrillaire la plus externe (c') en particulier. Le pédicelle est souvent entouré d'amidon floridéen (af).

Dans le voisinage du hile (h), le pédicelle a toujours la même structure. Il existe une discontinuité nette entre le hile du corps en cerise et le pédicelle qui n'ont pas la même structure. Le corps en cerise est "emboité" sur le pédicelle par l'intermédiaire du hile.



LE NOYAU - LES LOMASOMES

- A Aspect d'un noyau de cellule apicale (direct 30 000 x 75 000).
 Le noyau est limité par une enveloppe (e) interrompue par des pores (i).
 Dans ce noyau, probablement en fin de prophase, les chromosomes (ch) sont individualisés. Il existe des inclusions nucléaires (in) dans certaines parties du noyau et en particulier à proximité des pores.
- B Aspect des lomasomes (direct 21 000 x 52 500).
- C Aspect des lomasomes (direct 21 000 x 67 200).

On trouve les lomasomes principalement dans les cellules jeunes. Ils sont formés d'une double membrane (db) entourant des tubes (tu). La partie la plus externe de l'enveloppe à tendance à s'arquer (z) et à former une vésicule qui s'isolera du lomasome (ve).



•

LES PLASTES

A - Aspect d'un plaste en division (direct 25 000 - x 62 500).

B - Autre aspect d'un plaste (direct 18 000 - x 45 000).

Dans le stroma (st) granuleux, les thylacoïdes (th) correspondent à des invaginations de l'enveloppe plastidale (en) ; ils peuvent s'anastomoser (an). Le thylacoïde le plus externe épousant la forme du plaste est le thylacoïde périphérique (tp). Dans le plaste on distingue encore des globules lipidiques (gl) et des phicobilisomes (ph) le long des thylacoïdes.

1 en st



.

LES PLASTES (suite)

A - Structure du plaste (direct - 25 000 - x 75 000).

On reconnaît le thylacoïde périphérique (tp) et la matrice (ma) enfermés dans l'enveloppe plastidale (ep). Des phicobilisomes (ph) sont groupés le long des thylacoïdes (th) dont les deux lamelles sont plus ou moins espacées. Les plages claires (cl) à structure parfois plus ou moins réticulée sont probablement des plages de DNA.

B - Evolution de la structure du plaste (direct 25 000 - x 75 000).

Des alvéoles (al) se forment par espacement des thylacoïdes. Elles peuvent être réunies par des trabécules (tr) correspondant à des restes des thylacoïdes. Cette évolution est peut être due à l'action de l'obscurité.

C - Plaste en voie de dégradation (direct 15 000 - x 37 500).

Dans cette vieille cellule à paroi épaisse (p), le plaste a perdu ses thylacoïdes ; seule la matrice granuleuse (ma) est encore discernable. Il existe de nombreuses globules lipidiques (gl) à osmiophilie variable.



LE CYTOPLASME

A - Aspect du cytoplasme (direct 25 000 - x 75 000).

Dans le hyaloplasme (hy), on observe des plages claires (cl), des plages bourrées de ribosomes libres (r) et des structures membranaires et tubulaires constituant le réticulum endoplasmique (re).

B - Aspect du réticulum endoplasmique (direct 20 000 - x 5 000).

Le réticulum endoplasmique (re) peut être organisé en anneaux plus ou moins concentriques. Il n'est pas lisse, car des ribosomes (r) lui sont associés.


LE CYTOPLASME (suite)

- A Aspect du cytoplasme entre paroi et vacuole (direct 25 000 x 62 500).
- B Aspect du cytoplasme au voisinage du pédicelle du corps en cerise (direct 25 000 - x 62 500).
- C Aspect du cytoplasme à proximité de la paroi (direct 25 000 x 87 500).
- D Aspect du cytoplasme autour du pédicelle à proximité de la paroi (direct 25 000 - x 62 500).

Le hyaloplasme (hy) est limité extérieurement par le plasmalemme (le) et intérieurement par le tonoplaste (to). Le long de la paroi, le plasmalemme peut être lisse (l) ou présenter une série de plis (w). Le hyaloplasme comporte des plages claires (cl), des secteurs riches en ribosomes, des globules lipidiques (gl) et des tubules du réticulum endoplasmique en alignements parallèles (al), en îlots (il) ou en couronne (c) autour du pédicelle du corps en cerise (pe). Les plages claires sont d'autant plus nombreuses que la cellule est âgée.











0,25J



.

LES INCLUSIONS : AMIDON FLORIDEEN ET GLOBULES LIPIDIQUES

- A Aspect d'un groupe de grains d'amidon floridéen entre des plastes à proximité du pédicelle du corps en cerise (direct 10 000 - x 27 000).
- B Détail de grains d'amidon floridéen de forme régulière à proximité d'un plaste (direct 14 000 - x 37 800).
- C Détail de grains d'amidon floridéen de forme irrégulière à proximité d'un plaste (direct 25 000 - x 67 500).
- D Grains d'amidon floridéen associés à un globule lipidique.

L'amidon floridéen (af) est extraplastidal. Il est localisé le plus souvent à proximité des plastes (pl) (A, B, C), parfois à proximité du pédicelle du corps en cerise (pe) (A). Les grains sont tantôt de forme régulière (B, D), tantôt de forme plus anguleuse (A, C). Ils sont parfois associés à des globules lipidiques (gl).



LA CELLULE AXIALE, LA CELLULE APICALE ET L'APEX DE LAURENCIA OBTUSA

A - Quelques cellules axiales du Laurencia obtusa, proches de l'apex (direct 4 000 - x 10 000).

Les sections des cellules axiales (ax) sont souvent triangulaires ; on reconnaît les synapses (s). Le cytoplasme est riche en organites et inclusions ; plaste (pl), globules lipidiques (gl), amidon floridéen (af). Le vacuome est localisé à la partie la plus large de la cellule.

- B La cellule apicale (direct 5 000 x 12 500).
 - Le noyau (n) occupe une grande partie du volume de la cellule. Les chromosomes visibles (ch) montrent qu'il est en activité. La vacuole (va) est peu importante.

C - Vue d'ensemble de l'apex de Laurencia obtusa (direct 2 000 - x 5 000).
La cellule apicale (ap) est coupée à sa base et se trouve au creux des trichoblastes juvéniles 1 - 2 - 3. Les jeunes cellules trichoblastiques sont riches en organites et inclusions. Le cytoplasme (cy) est dense, les noyaux (n) importants, les vacuoles (va) peu développées, les plastes nombreux (pl).



.

LES CELLULES TAPISSANT LA CRYPTE A TRICHOBLASTES ET LA CELLULE CORTICALE

A - Les cellules tapissant la crypte à trichoblastes (direct 6 000 - x 18 000).

Le cytoplasme (cy) de ces cellules est très osmiophile et possède de nombreux ribosomes. Il y a beaucoup de plastes (pl) ; ce sont des plastes jeunes avec peu de thylacoïdes. Le noyau (n) des cellules est encore très volumineux. Le vacuome (va) se présente sous la forme d'une série de fosses séparées par des trabécules cytoplasmiques (tr). La paroi (p) a déjà une structure complexe et commence à s'épaissir.

B - La cellule corticale (direct 6 500 - x 19 500).

Le plan de coupe passe très près des parois de la cellule si bien que la vacuole est invisible. A l'intérieur de la cellule limitée par la paroi (p) on distingue un noyau (n) peu granuleux de taille déjà plus réduite avec son enveloppe percée de pores (i). On reconnaît des plastes (pl), des mitochondries (m) et des éléments du réticulum endoplasmique (re). Il faut noter l'importance du nombre des organites et des inclusions.





LA CELLULE SOUS-CORTICALE, LA CELLULE TRICHOBLASTIQUE ET LA CELLULE DE LA ZONE MOYENNE DU THALLE

A - Aspect d'une cellule sous-corticale (direct 12 500 - x 31 250).

Dans les cellules sous-corticales, la paroi (p) est très épaisse. La vacuole (va) a déjà pris de l'importance, celle-ci peut parfois contenir des structures réticulées (st) correspondant probablement à des substances polysaccharidiques. Les plastes (pl) sont rejetés sur le pourtour de la cellule dans une pellicule de cytoplasme (cy). L'amidon floridéen est rare (af).

- B Aspect d'une cellule trichoblastique (direct 10 000 x 29 000).
- C Autre aspect d'une cellule trichoblastique (direct 10 000 x 29 000).

Il est possible de reconnaître les 5 couches 1 (D), 2, 3, 4, 5 de la "cuticule". A l'intérieur de la paroi, on distingue des granules osmiophiles. Les plastes (pl) peu nombreux et souvent isolés ont peu de thylacoïdes et possèdent de grandes plages (pc) peu opaques aux électrons. Le cytoplasme (cy) est très riche en ribosomes et contient de nombreux tubules du réticulum endoplasmique (re) et des éléments de l'appareil de Golgi (go). La vacuole (va) peut prendre dans les cellules trichoblastiques âgées des dimensions respectables.

D - Aspect d'une cellule profonde du thalle (direct 9 000 - x 24 300).

La vacuole (va) occupe l'essentiel du volume de la cellule. La paroi (p) est très épaisse, les plastes (pl) sont isolés et leurs lamelles sont réduites. Les mitochondries (m) sont en nombre restreint. Le cytoplasme (cy) est pauvre en ribosomes et comporte de nombreuses vésicules (ve). Entre le plasmalemme et la paroi peuvent se concentrer des corpuscules osmiophiles (co).



TROISIEME PARTIE

INFLUENCE DE LA QUALITE DE LA LUMIERE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DUREE D'EMERSION SUR L'INITIATION, LA RYTHMICITE ET LA CROISSANCE

.

- 0 0 0 -

INTRODUCTION

Le fonctionnement de l'apex et des structures apicales de L. pinnatifida et de L. hybrida est très voisin, d'un point de vue phyllotaxique et plastochromique ; néanmoins, leur répartition verticale est très différente. Le L. pinnatifida, qui constitue une ceinture sur le littoral, possède des structures rhizoïdiennes qui contribuent beaucoup à sa capacité de propagation. Le L. hybrida est strictement inféodé à un horizon précis et ne possède pas de structures rhizoïdiennes. Pour ces raisons, nous nous proposons d'analyser expérimentalement le rôle éventuel de la qualité de la lumière, de l'irradiance et de la durée d'émersion sur le développement (initiation et rythmicité du fonctionnement de l'apex, photosynthèse et croissance) et la répartition de ces deux algues.

Nous avons mis en place deux types d'expériences différentes mais complémentaires :

des expériences courtes (3 h) au cours desquelles a été analysée l'influence de la qualité de la lumière et de l'irradiance sur les concentrations en pigments (phycoérythrine, phycocyanine et chlorophylles) et sur l'activité photosynthétique ;
des expériences longues (7 semaines) pour envisager l'influence de la qualité de la lumière, de l'irradiance et de la durée d'émersion sur l'initiation (qui se produit après 1 semaine), la rythmicité (de l'ordre de 3 semaines) et la croissance.

CHAPITRE V

MATERIEL ET METHODES

I. - CHOIX DU MATERIEL ET TECHNIQUES DE CULTURE

A. - La récolte des algues

Compte-tenu des différences d'amplitude de répartition chez le L. pinnatifida et le L. hybrida, nous avons récolté des individus des deux espèces se situant côte à côte pour mettre en culture des algues se trouvant dans les mêmes conditions écologiques. Pour les expériences longues, les échantillons ont été prélevés avec leur substrat à l'aide d'un burin et d'un marteau de façon à respecter l'intégrité de l'appareil basal, primordiale pour leur survie. Pour les expériences courtes, des témoins ont été prélevés à la base et au sommet de la zone des L. pinnatifida. Les algues cueillies sont immédiatement disposées dans un sachet contenant des Fucus, puis le sachet est introduit dans une boîte en polystyrène, dans le but de leur éviter de fortes variations de température.

B. - Les conditions de culture (tab. 9, 10 ; fig. 26, 27)

Au laboratoire, les échantillons destinés aux expériences longues sont mis en préculture pendant une semaine. Au cours de cette période d'acclimatation, ils sont soumis aux mêmes conditions que les conditions culturales ultérieures. . La température de la salle climatisée varie autour de 18,5°C (17,5°C en période obscure, 19,5°C en période d'éclairement) (fig. 26).

. L'éclairement est produit par une batterie de tubes colorés (vert, bleu, jaune, Life line x L40 et blanc Grolux WS de chez Sylvania). Les récipients destinés à la culture sont placés sur des étagères mobiles permettant de régler l'irradiance aux valeurs choisies, soit 5 000, 7 500, 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻², mesurées avec une thermopile solarimétrique Kipp-Zonen. La photopériode imposée aux cultures est de 12 heures d'éclairement (6 h à 18 h) et de 12 heures d'obscurité (18 h à 6 h). La qualité de la lumière est précisée par le constructeur qui donne le spectre d'émission des tubes. Dans le tableau 9, il est exprimé en pourcentage par rapport à la puissance totale dans les gammes de longueur d'onde arbitrairement définies et déterminant les couleurs. Dans le tableau 10, les puissances sont données selon les irradiances choisies.

Les algues sont cultivées dans des fioles de Roux transformées, sous un volume d'eau de mer filtrée à 3 μ m de 650 cc par fiole. L'eau est changée chaque semaine et les 3 pieds de chacune des deux espèces entreposés dans la même fiole sont soumis, grâce à un dispositif simple, à des phases d'émersion et d'immersion à la fois au cours des périodes d'éclairement et des périodes obscures. L'appareillage

destiné à produire l'émersion (fig. 27) se compose d'une pompe Rena 301 (P) qui pulse de l'air que l'on sature en humidité en le faisant diffuser dans l'eau distillée contenue dans l'Erlen-Meyer (E1). L'air sort par une canalisation qui le conduit vers la fiole de Roux transformée (R). Il entre par une tubulure (t1), exerce une pression sur le liquide et le chasse par la tubulure (t2) dans une canalisation qui l'emmène dans l'Erlen-Meyer renversé (E2) situé à un niveau plus haut que la fiole de Roux, mais plus bas que la pompe. Quand tout le liquide est monté, l'air que la pompe continue de pulser est évacué par une tubulure (t₂) et c'est la pression qui maintient la réserve de liquide dans l'Erlen-Meyer (E2). Quand la pompe s'arrête, la pression atmosphérique se rétablit grâce à une aiguille perçant le bouchon de la tubulure (t_n) qui joue à la fois le rôle de soupape de sécurité et de soupape permettant le rétablissement de la pression. L'air qui s'échappe par l'aiguille (t4) est remplacé par l'eau de mer qui redescend par gravité dans l'Erlen-Meyer (E2). C'est un programmateur électrique (H) qui permet de régler la durée de fonctionnement de la pompe et qui régit ainsi les durées de phases d'émersion et d'immersion.

Au cours de l'expérience longue, la phase d'éclairement est également distribuée entre la période d'immersion et la période d'émersion. Les échantillons destinés aux expériences courtes sont disposés immédiatement après leur récolte dans des tubes à essais bouchés hermétiquement contenant 75 ml d'eau de mer filtrée à 3 μ m. Trois lots à peu près identiques de frondes à configuration voisine sont mis en culture pendant trois heures dans les mêmes conditions de température et d'irradiance que celles exposées précédemment, plus une irradiance de 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻².

II. - CRITERES RETENUS POUR L'ETUDE DU DEVELOPPEMENT

A. - Critère retenu pour l'étude de l'initiation et de la rythmicité

Nous avons choisi le taux de doublement pour apprécier l'initiation et la rythmicité.

Après la semaine de préculture, les échantillons sont sortis des fioles et tous les fragments décolorés ou blessés sont éliminés. De même, un soin tout particulier est apporté à la recherche et à la destruction des crustacés brouteurs (**Idothea** div. sp.). Les algues sont remises en culture puis chaque semaine pendant une durée de 6 semaines, les échantillons sont sortis, les nouvelles pousses comptées, l'eau de mer remplacée. Chacun des pieds de L. pinnatifida et de L. hybrida, mis en culture, comporte un certain nombre de brins et pour estimer l'initiation nous dénombrons périodiquement les pousses nouvelles. Cette manière de faire donne l'aspect du développement global semaine par semaine en fonction des différentes conditions. Cette donnée de base servira à calculer le taux de doublement qui s'exprime par la relation :

$$\theta = \frac{3,32 \log_{10} \frac{N}{NO}}{\Delta t}$$

où θ représente le taux de doublement, N le nombre de pousses comptées à l'instant t, No le nombre de pousses à l'instant to et $\Delta t = t$ -to le temps écoulé entre deux comptages : une semaine dans le cas étudié.

La transcription graphique des valeurs du taux de doublement nous renseignera sur la rythmicité et le calcul des aires, déterminées par la courbe et les axes, permettra d'estimer les valeurs relatives à l'initiation en fonction des conditions de culture.

B. - <u>Critères retenus pour l'étude de la</u> croissance (fig. 28, 29)

Nous avons choisi plusieurs critères : l'activité photosynthétique, la concentration en phycocyanine, phycoérythrine et en chlorophilles, les rapports entre ces concentrations, et la longueur moyenne des nouvelles pousses.

+ L'activité photosynthétique et les pigments ont été étudiés lors des expériences courtes.

L'activité photosynthétique est estimée en mesurant le dégagement d'oxygène grâce à un "Fieldlab oxygen analyzer" de chez Beckman après 3 heures de culture. A l'issue de l'expérience, les frondes sont séparées en 3 lots. Le premier lot est essoré, pesé et servira à calculer le pourcentage de matière sèche après lyophylisation ; les deux autres serviront au dosage des pigments. Le bilan de la quantité d'oxygène utilisé par la respiration et de la quantité d'oxygène dégagé lors de la photosynthèse permet de calculer la photosynthèse nette par la formule :

 $On = \frac{O1}{3 \times 2240 \times P1} - \frac{Oo}{3 \times 2240 \times Po}$

où On représente en micromole par heure et par gramme de poids sec la quantité d'oxygène que l'on peut attribuer à la photosynthèse nette, Ol la quantité d'oxygène mesurée après 3 heures de culture sous une irradiance l, Oo la quantité d'oxygène mesurée après 3 heures de culture à l'obscurité, Pl et Po les poids secs des algues mises en culture respectivement à la lumière et à l'obscurité.

Pour mesurer les concentrations en pigments, le lot 2 est broyé à froid dans du sable de Fontainebleau additionné de quelques gouttes d'eau distillée pour extraire les phycocyanines et les phycoérythrines. Le broyat est dilué dans 5 ou 10 cc d'eau distillée selon l'espèce et en fonction du poids frais de matériel disponible (5 cc pour L. hybrida, 10 cc pour L. pinnatifida). Le lot 3 est broyé à froid dans du sable de Fontainebleau additionné de quelques gouttes d'acétone pour extraire les chlorophylles. Le broyat est dilué à l'acétone dans les mêmes conditions que précédemment. Les pigments sont alors mis à extraire 1 h 30 au réfrigérateur et à l'obscurité puis les broyats sont centrifugés 10 minutes à 6 000 tours dans une centrifugeuse Janetzki T_5 . Après la centrifugation, le surnageant est homogénéisé et les courbes d'absorbance des phycocyanines, phycoérythrines et chlorophylles sont établies sur un spectrophotomètre Beckmann DU 8B (fig. 28 et 29).

Elles servent à déterminer les pics d'absorbance maximale des pigments chez les deux espèces et à définir les longueurs d'onde pour lesquelles il faudra rechercher les densités optiques de manière à pouvoir calculer les concentrations en pigments grâce aux formules suivantes :

[C] phycocyanine = $\frac{DO \times V}{Ext1 \times Ps}$

[C] phycoérythrine = $\frac{D0 \times V}{Etx2 \times Ps}$

[C] chlorophylle = $\frac{D0 \times V}{Ext3 \times Ps}$

où [C] représente la concentration en pigment exprimée en milligramme de pigment par gramme de poids sec, DO la densité optique correspondant à la différence entre la densité optique de la solution et la turbidité du solvant (eau ou acétone), V le volume d'extraction, Extl, Ext2, Ext3 les coefficients d'extinction spécifiques, Ps le poids sec de l'échantillon traité.

Le rapport entre les concentrations en pigments sera établi comme suit :

- PE/PChI = rapport de la concentration en phycoérythrine à la concentration en chlorophylle.
- PC/Chl = rapport de la concentration en phycocyanine à la concentration en chlorophylle.
- PE/PC = rapport de la concentration en phycoérythrine à la concentration en phycocyanine.

Ces rapports seront mis en parallèle avec le dégagement d'oxygène chez les deux espèces et la croissance globale chez L. hybrida.

+ La croissance globale après l'expérience longue a été uniquement appréciée chez L. hybrida, l'espèce qui se prête le mieux aux mesures. En fin d'expérience, l'échantillon qui paraît le plus représentatif de la série est choisi et la longueur des pousses formées est mesurée de la pousse "apicale" jusqu'à la pousse la plus "basale" et d'un seul côté de l'algue pour prendre en considération des phénomènes de dominance éventuels. Les pousses nouvellement formées ont été mesurées à la loupe binoculaire avec un agrandissement de 25 x.

Les mesures prises sont donc fournies affectées d'un coefficient 25 x ; puis la moyenne a été calculée. L'expression des résultats sous cette forme représente la croissance moyenne globale de l'échantillon.

L'ensemble des résultats a été soumis à un test statistique : l'analyse de variance, afin de vérifier leur validité.

III. - DISCUSSION DU PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Des recherches bibliographiques nous ont guidé dans le choix des conditions de cultures (paramètres fixés : température, salinité, composition du milieu, etc..., et paramètres testés : qualité de la lumière, irradiance, durée d'émersion) et des critères de jugement (taux de doublement, photosynthèse nette, concentration en pigments, croissance moyenne des nouvelles pousses).

A. - Justification du choix des paramètres fixés

1 - Le milieu de culture

Il eut été rigoureux de confectionner de l'eau de mer artificielle ou un milieu enrichi ; mais étant données les incidences que l'apport de certaines substances a sur la photosynthèse, le rôle qu'elles pourraient avoir, soit sur la

croissance (NEISH et coll. 1977, LAPOINTE 1981), soit sur l'induction de la gamétogenèse en association avec la lumière (HOFFMANN et SANTELICES 1982), nous avons jugé plus prudent de n'utiliser que de l'eau de mer filtrée à 3 μ m changée chaque semaine. Des essais de cultures prouvent d'ailleurs que les **Laurencia** poussent mal en eau de mer artificielle synthétique et nous n'avons trouvé aucune référence relative à la culture de ces espèces dans cette condition.

2 - La nature du support

Certaines algues telle **Chondrus crispus** (NEISH et coll. 1977) croissent aussi bien qu'elles soient libres ou fixées ; les plants attachés sont néanmoins plus grands et plus épanouis que les individus libres. Parfois, la nature du substrat a une influence tantôt sur la morphologie des plantules (HARDY et MOSS 1979), tantôt sur la nature du peuplement et l'amplitude de répartition verticale des espèces (MAGNE 1974). Il semble bien que cette influence se fasse sentir chez les **Laurencia** qui poussent exclusivement sur les Grès de la Crèche dans le Pas-de-Calais. D'autre part, des expériences préliminaires nous ont prouvé que le **L. pinnatifida** ne supportait pas d'être détaché de son support ; nous avons donc cultivé les échantillons sur une fraction de leur substrat.

3 - La température

Elle peut avoir un rôle de facteur limitant. Le L. subopposita est une espèce tolérante (BIEBL 1972) ; les algues brunes par contre ont une tolérance momentanée (STRÖMGREN 1977a) et de toute façon, il existe un optimum valable le plus souvent pour plusieurs espèces (OHNO 1977) qui montre qu'il y a correspondance entre les températures admises par les algues en culture et celles de l'habitat naturel. La température moyenne sur le terrain étant comprise entre 6 et 18°C, nous avons choisi la gamme $17,5^{\circ}C \leq t \leq 19,5^{\circ}C$ tolérée par les deux espèces à la bonne saison.

La température a parfois une incidence sur la morphologie, la croissance et la fertilité des algues (KILAR et MATHIESON 1978), mais son effet peut se limiter à la maturation sexuelle (BARTLET et SOUTH 1974).

Le plus souvent, elle agit en combinaison avec d'autres facteurs telles les ressources nutritives et ces deux paramètres ont une action sur la variété du peuplement (MATHIESON et DAWES 1975), ou sur la photosynthèse des individus (HUMPHREY et SUBBA RAO 1967). Il est préférable de ne pas enrichir le milieu avec des températures relativement élevées d'autant plus que la photosynthèse dépend surtout de l'état de l'algue. La température et la salinité ont des incidences variables même chez des espèces proches (MSHIGENI 1976, MUNDA 1977). C'est pourquoi nous avons contrôlé la salinité qui de plus, affecte indirectement la photosynthèse par modification de l'approvisionnement en carbone (OHNO 1976).

La température intervient encore avec l'irradiance et explique la périodicité saisonnière de croissance (KAPRAUN 1978a) qui s'accompagne d'un changement adaptatif de la capacité photosynthétique selon la position de l'algue sur le shore (MATHIESON et NORALL 1975). C'est pour ces raisons que nous avons prélevé les échantillons des deux espèces au même niveau et qu'ils ont subi une semaine de préculture.

Des auteurs ont mis en évidence le rôle de la température associée à la longueur du jour qui affectent la morphologie (GARBARY, GRUND etMcLACHLAN 1978) et la croissance (MATHIESON, SHIPMAN, O'SHEA et HASEVLAT 1976).

4 - La photopériode

La température ayant été fixée à une valeur correspondant à celle d'une période de jour long, ceci pose le problème du photopériodisme qui est vaste. La variabilité des réponses est grande selon les genres, les espèces ou les phases du cycle (CORTEL-BREEMAN et VAN DEN HOECK 1970 ; CORTEL-BREEMAN et TEN HOOPEN 1978 ; ABDEL RAHMAN 1981, 1982a, 1982b, 1982c ; ABDEL RAHMAN et MAGNE 1981). Nous avons choisi une photopériode de 12:12 qui nous laisse dans la catégorie des jours relativement courts (septembre) mais où la température de l'eau avoisine 17 à 18°C.

5 - L'agitation de l'eau

Elle a une influence remarquable sur la biomasse (SHEPPARD, JUPP, SHEPPARD et BELLAMY 1978) et revêt parfois une importance primordiale sur la répartition horizontale de nombreuses espèces (SANTELICES 1977). Le L. pinnatifida et le L. hybrida ont été récoltés dans des secteurs de mode relativement battu, mais dans nos cultures, les algues ne sont pas en agitation.

6 - La dessiccation, le taux de salinité, les gaz

La dessiccation a des répercussions sur la photosynthèse (DRING et BROWN 1982). Dans notre dispositif expérimental, de l'air sous pression maintient la colonne d'eau et permet la réalisation de la phase d'émersion. Pour pallier les inconvénients d'une dessiccation rapide, d'un apport de CO_2 et de O_2 susceptibles de faire varier la respiration à l'obscurité et la photosynthèse (DROMGOOLE 1978), d'une évaporation de l'eau du milieu de culture et d'un accroissement de la salinité, l'air pulsé est saturé en vapeur d'eau de sorte que la salinité n'est modifiée que d'un coefficient de 1‰.

7 - Le rythme d'activité des algues

La photosynthèse varie selon le moment de la journée et la durée de l'éclairement (LEVAVASSEUR et GIRAUD 1982), selon les saisons avec une tolérance ou une adaptation à des facteurs du milieu (NIEMECK et MATHIESON 1978). Les précautions de récolte et la phase d'adaptation en préculture tiennent partiellement compte de ces phénomènes et autorisent à tenter des comparaisons sur le comportement des deux Laurencia.

B. - <u>Justification du choix des paramètres variables</u>

1 - La qualité de la lumière

Dans les conditions naturelles, la profondeur d'eau modifie la qualité de la lumière. Dès les premiers mètres, les longueurs d'onde supérieures à 580 nm (jaune et rouge) sont fortement absorbées alors que celles voisines de 470 nm (bleu) produisent encore un éclairement relatif de 8 % à 30 m avec une décroissance due à la turbidité au fur et à mesure que l'on s'approche de la côte. Le maximum de transmission des longueurs d'onde comprises entre 485 et 505 nm (vert) a lieu en août et se décale vers les grandes longueurs d'onde (vert jaune) en fonction de la proximité de la côte (BOUTLER, CABIOCH et GRALL 1974).

Les algues du haut estran sont souvent émergées et exposées alors à des lumières non ou peu filtrées, proches de celles fournies par le soleil. Les algues du bas estran, rarement émergées reçoivent principalement des radiations bleu-vert ; les algues du moyen estran, moyennement émergées sont soumises à des radiations vertes, jaunes et orangées. L. pinnatifida, algue à large distribution verticale, subit ces trois conditions dans son peuplement alors que L. hybrida, espèce à répartition plus stricte, ne supporte que celles des algues du bas estran.

Le choix de la source lumineuse s'est immédiatement posé. Les problèmes techniques dus au dispositif de culture nous ont obligé à pencher en faveur des tubes fluorescents, malgré la largeur de leur bande d'émission, puisqu'elle ne gêne pas l'objectif poursuivi. Les tubes activent les pigments dont l'absorbance correspond aux longueurs d'onde de leur spectre d'émission.

- Lumière bleue	: λ ≼ 490 nm pour	: chlorophylles (400 à 500 nm)
74,5 % du tube bleu		xanthophylles (430 à 500 nm)
- Lumière verte	: 490 <i>≼</i> λ≼ 560 pour	: phycocyanines
74,1 % du tube vert		phycoérythrines (480 à 500 nm)
- Lumière jaune et	: λ > 560 nm pour	: chlorophylles (650 à 680 nm)
rouge		

85,4 % du tube jaune

Les tubes sont donc assez spécifiques de l'effet à mesurer et permettent l'étude expérimentale des bandes sur le développement.

2 - L'irradiance

On sait qu'elle modifie la morphogenèse (TERBORGH et THIMANN 1964 ; RENTSCHLER 1967 ; LARPENT 1968 ; CHEN, EDELSTEIN et McLACHLAN 1970 ; LARPENT-GOURGAUD et LARPENT 1973 ; DUCHER, LARPENT-GOURGAUD et LARPENT 1975). WILKINS (1969) pense que la lumière (qualité et irradiance) contrôle la croissance ; cependant, il est souvent difficile de distinguer l'effet trophique de l'action de certains pigments. Rappelons que les éclairements bleus stimulent électivement le rythme des mitoses dans le thalle des algues (LARPENT-GOURGAUD, LARPENT et JACQUES 1972) et que la synthèse des pigments chlorophylliens est accrue par les radiations jaunes (LARPENT et JACQUES 1972).

PEDERSEN (1978) associe à la variation morphologique une divergence de réponse dans la sexualisation des thalles en fonction de l'intensité lumineuse, résultats confirmés sur plusieurs espèces par KAPRAUN (1978b) et RUENESS (1978). Par contre, la croissance est parfois en relation avec une diminution de l'irradiance (SANTELICES 1978). Des seuils de tolérance ont été fixés qui marquent le début d'une saturation à partir de 12,5 W/m² (STROMGREN 1977b), mais il existe une adaptation permettant aux algues de supporter les variations entre les conditions d'hiver et d'été (CHOCK et MATHIESON 1979). Pour prendre en compte l'ensemble de ces possibilités, il est indispensable de partir d'irradiances faibles (5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻²) pour aboutir aux irradiances citées dans la littérature (12 500 ergs. s⁻¹.cm⁻²). Notre expérimentation est ainsi représentative des conditions d'été et d'hiver.

3 - La durée d'émersion

Lors de la phase d'émersion, l'algue subit sur le terrain une dessiccation qui a des répercussions sur sa croissance (STROMGREN 1977c) selon la longueur de la période, et la réponse dépend de la position de l'algue sur le shore (QUADIR, HARRISON et DE WREEDE 1979). On a montré l'existence d'une corrélation entre la position sur l'estran et l'étendue du rétablissement de la photosynthèse après dessiccation (DRING et BROWN 1982). Les individus de la population de L. pinnatifida subissent des émersions très variables selon qu'ils se trouvent à sa base ou à son sommet et ceci a des incidences importantes sur la qualité de la lumière et l'irradiance. Le L. hybrida par contre n'est pas soumis à des variations d'aussi grande amplitude. Dans notre expérience, les algues ne sont immergées que sous quelques centimètres d'eau ; elles reçoivent donc l'intégralité des radiations émises par la source lumineuse contrairement à ce qui se passe dans la nature. Les résultats ne sont pas directement transposables, mais la comparaison du comportement des deux espèces est valable puisque les échantillons ont été récoltés à un même niveau.

4 - Intégration des trois paramètres variables

Compte-tenu de l'intervention de ces trois paramètres, nous les avons fait varier simultanément pour obtenir une réponse intégrée, d'où cette expérience au cours de laquelle nous avons testé l'influence combinée des lumières bleue, verte et jaune sous des irradiances de 5 000, 10 000 $\text{ergs.s}^{-1}.\text{cm}^{-2}$ avec des durées d'émersion de 4, 8 et 12 h, conditions proches des naturelles.

C. - Justification des critères de jugement

1 - Le taux de doublement

L'initiation des pousses est une réaction morphogénétique qualitative de l'algue à la variation des paramètres infligée. Le calcul du taux de doublement par la formule utilisée par LAPOINTE (1981) permet de tenir compte de l'état initial de l'échantillon, de l'évolution et de la vitesse de l'initiation au cours du temps. C'est un bon critère pour la mise en évidence de l'initiation et de la rythmicité.

2 - Le dégagement d'oxygène

C'est un mode d'expression de l'activité photosynthétique nette et un moyen adéquat pour estimer à brève échéance le résultat de l'activité de l'appareil pigmentaire qui se traduira ultérieurement par l'élaboration d'une quantité de matière vivante correspondant à une croissance de l'échantillon.

3 - Les concentrations en pigments

Le dosage des pigments est à la fois un moyen de contrôle de l'état de l'appareil photosynthétique des échantillons et une méthode pour déterminer les responsabilités de chacun d'entre eux dans l'activité photosynthétique. Les rapports entre les différents pigments et le dégagement d'oxygène ont été mis en parallèle de manière à juger de l'adaptabilité chromatique dans les différentes conditions.

4 - La longueur moyenne des nouvelles pousses

Nous avons préféré cette expression de la croissance à une autre, par un poids de matière sèche, à cause de l'imprécision de cette dernière mesure. Elle est le résultat d'une réaction trophique quantitative de l'algue à la variation des paramètres imposée. Contrairement à ce qui se produit dans le cas de l'initiation où la lumière et la durée d'émersion agissent en tant qu'inducteurs d'un phénomène morphogénétique elles modulent ici l'activité des pigments (dont la concentration peut varier) et le rendement de la photosynthèse. La longueur moyenne des pousses est donc un moyen de s'assurer du maintien des phénomènes mis en évidence en expérience courte et un moyen de mesurer leur amplitude à longue échéance.

6	
A	
Ξ	
BB	
F	

POURCENTAGES D'ENERGIE EMISE PAR LES TUBES COLORES DANS LES DIFFERENTES BANDES SPECTRALES

Bande spectrale	Ultra violet	Violet	Bleu	Vert	Jaune	Orange	Rouge
Longueur d'onde en nm	< 380	380-430	430-490	490-560	560-590	590-630	630-800
Tube blanc ws	3	9,5	15,1	14,4	10	16,1	31,9
Tube bleu	3,9	17,5	44,9	25,5	1,3	4,2	2,7
Tube vert	2,4	2,4	9	74,1	11,1	3,0	1,0
Tube jaune	ı	ı	0,2	14,6	25,3	34,3	25,6


IRRADIANCES RECUES PAR LES ALGUES DANS LES DIFFERENTES GAMMES DE LONGUEUR D'ONDE (TUBE BLEU, TUBE VERT, TUBE JAUNE) SELON LES CAS, EXPRIMEES EN $ergs.s^{-1}.cm^{-2}$

Bande sp Irradiances	pectrale	e Ultra violet < 380	Violet 380-430	B1eu 430-490	Vert 490-560	Jaune 560-590	0range 590-630	Rouge 630-800
······································	5 000	195	875	2245	1275	65	210	135
Tubo blou	7 500	292,5	1312,5	3367,5	1912,5	97,5	315	202,5
Tube bleu	10 000	390	1750	4490	2550	130	420	270
	12 500	487,5	2187,5	5612,5	3187,5	162,5	525	337,5
	5 000) 120	120	300	3705	555	150	50
Tuba vont	7 500) 180	180	450	5557,5	832,5	225	75
Tube vert	10 000	240	240	600	7410	1110	300	100
	12 500	300	300	750	9262,5	1387,5	375	125
	5 000) 0	0	10	730	1265	1715	1280
Tubo isuno	7 500) 0	0	15	1095	1897,5	2572,5	1920
Tube Jaune	10 000	0 0	0	20	1460	2530	3430	2560
	12 500) 0	0	25	1825	3162,5	4287,5	3200

LÉGENDE DES FIGURES 26 À 29

FIG. 26 - TEMPERATURE MESUREE DANS LA SALLE DE CULTURE

FIG. 27 - DISPOSITIF DESTINE A CREER LES PHASES D'IMMERSION ET D'EMERSION

E1, E2	: erlenmeyers
Н	: horloge
Ρ	: pompe
R	: fiole de Roux
t1, t2, t3, T4	: tubulures

- FIG. 28 SPECTRE D'ABSORBANCE DES PIGMENTS HYDROSOLUBLES ET DES CHLOROPHYLLES ENTRE 400 et 700 NANOMETRES CHEZ L. PINNATIFIDA
- FIG. 29 SPECTRE D'ABSORBANCE DES PIGMENTS HYDROSOLUBLES ET DES CHLOROPHYLLES ENTRE 400 ET 700 NANOMETRES CHEZ L. HYBRIDA



BU

FIGURE 26



179

~





FIGURE 29

CHAPITRE VI

RESULTATS DE L'INFLUENCE COMBINEE DE LA QUALITE DE LA LUMIERE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DUREE D'EMERSION SUR L'INITIATION, LA RYTHMICITE ET LA CROISSANCE Etant donné le but poursuivi (étude des différentes qualités, irradiances et durées d'émersion sur le développement général) et la relative largeur de la bande spectrale, nous nous abstiendrons de la comparaison entre couleurs et nous ne comparerons que les effets de l'irradiance et de la durée d'émersion pour un même tube.

I. - INFLUENCE COMBINEE DE LA QUALITE DE LA LUMIERE, DE l'IRRA-DIANCE ET DE LA DUREE D'EMERSION SUR L'INITIATION ET LA RYTHMICITE (tab. 11 à 17, fig. 30 à 32)

A. - Bilan des résultats sur l'initiation

Les tableaux 11 à 13 récapitulent les valeurs du nombre moyen de pousses par brin pour chaque espèce et selon les conditions de culture. Le calcul du taux de doublement (tab. 14 et 15, fig. 30 et 31) représenté pour chaque tube selon l'irradiance et la durée d'émersion permet d'apprécier les variations de la vitesse de développement (tab. 16) et la rythmicité. Le calcul des aires déterminées par les courbes figurant le taux de doublement (tab. 17) est illustré par les blocs diagrammes (fig. 32). Ils donnent l'image des tendances suivies par les algues en fonction des conditions de culture.

Selon les conditions de culture, l'initiation est optimale :

- chez Laurencia pinnatifida :

- avec de fortes irradiances et de courtes durées d'émersion dans le bleu (B $_{\mu}$ 10 000),
- . avec de fortes irradiances et de courtes durées d'émersion dans le vert (V $_{\mu}$ 10 000),
- . à égalité avec de moyennes irradiances et de courtes durées d'émersion $(J_4 7500)$ ou de fortes irradiances et de moyennes durées d'émersion $(J_8 10000)$ dans le jaune.

chez Laurencia hybrida:

- avec de fortes irradiances et de longues durées d'émersion dans le bleu (B₁₂ - 10 000),
- . avec de moyennes irradiances et des durées d'émersion moyennes dans le vert (V $_{\rm g}$ 7 500),
- . avec de moyennes irradiances et des durées d'émersion moyennes dans le jaune (J $_{\rm g}$ 7 500).

Comparativement, en bleu, les deux espèces réagissent favorablement aux fortes énergies mais inversement en fonction de la durée d'émersion. Par contre, avec le jaune, les réactions sont inverses en fonction de l'irradiance. Avec le vert, les réponses sont assez semblables mais à des niveaux différents. Contrairement à ce que l'on aurait escompté, c'est le L. pinnatifida qui manifeste les tendances les plus morphogènes à courte durée d'émersion et le L. hybrida à longue et moyenne durées. Le résultat est plus logique à propos de l'irradiance : le L. pinnatifida préférant des irradiances plus fortes que le L. hybrida. Toutes les qualités de la lumière sont donc morphogènes mais à des degrés divers en fonction de la valeur du couple irradiance - durée d'émersion, parfois avec dominance de l'un des paramètres : en bleu, la durée d'émersion, en jaune l'irradiance ou sans dominance mais avec association des deux paramètres comme en vert.

B. - Bilan des résultats sur la rythmicité

Nous avons exprimé la rythmicité en fonction de la rapidité avec laquelle on obtient la première réponse positive, de l'écart entre deux réponses, de la régularité et de la reproductibilité du phénomène.

- Chez L. pinnatifida :
 - en bleu, la rythmicité est peu apparente, l'acquisition d'une réponse positive souvent tardive est tout à fait irrégulière quelles que soient les durées d'émersion et les irradiances;
 - . en vert, la rythmicité est régulière, de semaine en semaine pour les faibles et fortes irradiances, sous des émersions courtes (V₄ 5 000 et V₄ 10 000);
 - en jaune, la rythmicité est régulière, de semaine en semaine, à la fois pour les faibles irradiances quelle que soit la durée d'émersion et pour les moyennes irradiances à courte durée d'émersion ; puis le rythme reste assez régulier mais étalé sur deux semaines, les phases de poussée apparaissant de plus en plus tardivement au fur et à mesure que la durée d'émersion et l'irradiance augmentent.
- Chez L. hybrida :
 - en bleu, les phases de poussée n'existent pas à faible irradiance; elles se manifestent après 5 à 6 semaines à moyenne et après 4 à 6 semaines à forte irradiance. La rythmicité n'existe pas à faible irradiance, elle est de l'ordre de 2 semaines à moyenne et forte irradiances;

en vert, les phases de poussée sont obtenues le plus tôt et très régulièrement chaque semaine avec de fortes irradiances quelle que soit la durée d'émersion. Pour les autres valeurs, l'obtention est dans l'ensemble plus tardive et la rythmicité est de l'ordre de deux semaines.
en jaune, les phases de poussée sont obtenues après 4 semaines sous de faibles irradiances. La rythmicité est régulière, de l'ordre de une à deux semaines. Avec les autres énergies, les phases de poussée ont lieu de plus en plus tardivement au fur et à mesure que l'irradiance augmente.

Aucune conclusion simple ne peut être tirée des résultats concernant la rythmicité. Bien sûr, les trois paramètres envisagés ont une influence sur la rapidité d'obtention d'une initiation et sur la régularité de la rythmicité, mais ils apparaissent comme des facteurs secondaires, subordonnés à un facteur principal probablement interne aux algues. Tout au plus, peut-on dire que chez les deux espèces, la rythmicité se manifeste le mieux en lumière verte, un peu moins bien en jaune, très mal en bleu (surtout chez L. pinnatifida) et qu'elle semble dépendre plus de l'irradiance que de la durée d'émersion.

II. - INFLUENCE COMBINEE DE LA QUALITE DE LA LUMIERE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DUREE D'EMERSION SUR LA CROISSANCE (tab. 18 à 31, fig. 33, 34)

A. - Mesure de la photosynthèse nette et des concentrations en pigments (tab. 18 à 26, fig. 33)

Les tableaux 18 et 19 et la figure 33 répertorient les valeurs des concentrations en pigments et du dégagement d'oxygène dû à la photosynthèse nette. Leur analyse statistique est proposée dans les tableaux 21 à 26. Le tableau 20 exprime les valeurs du rapport entre les concentrations en pigments.

L'exposé de ces résultats permet de tirer un certain nombre de conclusions assez simples : il est remarquable que des différences significatives apparaissent dans la plupart des conditions après trois heures de culture. Des optimums ont été mis en évidence chez les deux espèces.

- Chez Laurencia pinnatifida :

- La photosynthèse nette varie significativement en fonction de l'irradiance en lumière blanche, bleue et verte. L'irradiance requise pour obtenir une photosynthèse nette maximale est comprise entre 7 500 et 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² en lumière blanche alors qu'elle est de 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en lumière bleue et 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² en lumière verte.

- La concentration en phycocyanine varie significativement en fonction de l'irradiance en lumière blanche, bleue, verte et jaune. L'irradiance optimale est de $5\ 000\ \text{ergs.s}^{-1}.\text{cm}^{-2}$ en blanc, 7 500 $\text{ergs.s}^{-1}.\text{cm}^{-2}$ en bleu et jaune.

- La concentration en phycoérythrine varie significativement en fonction de l'irradiance en blanc, bleu, vert et jaune. L'irradiance optimale est de 7 500 $ergs.s^{-1}.cm^{-2}$ en bleu, 10 000 $ergs.s^{-1}.cm^{-2}$ en vert.

- La concentration en chlorophylles varie significativement en fonction de l'irradiance en blanc, bleu et vert. L'irradiance optimale est de 10 000 $ergs.s^{-1}.cm^{-2}$ en blanc et bleu, 7 500 $ergs.s^{-1}.cm^{-2}$ en vert.

- Chez Laurencia hybrida :

- La photosynthèse nette varie significativement en fonction de l'irradiance en blanc, bleu et vert. L'irradiance requise pour obtenir une photosynthèse nette maximale est de 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en blanc, 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en bleu alors qu'elle est comprise entre 5 000 et 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en vert.

- La concentration en phycocyanine varie significativement en blanc, vert et jaune. L'irradiance optimale est de 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en blanc, 5 000 à 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² excepté 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² en vert, 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en jaune. - La concentration en phycoérythrine varie significativement en fonction de l'irradiance en lumière blanche, verte et jaune. L'irradiance optimale est de 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en blanc, 5 000 à 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² excepté 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² en vert, 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en jaune.

- La concentration en chlorophylles varie significativement en fonction de l'irradiance en blanc, bleu, vert et jaune. L'irradiance optimale est de 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en blanc, 5 000 à 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en bleu, 5 000 à 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² en vert,

10 000 ergs.s^{-1} .cm⁻² en jaune.

L'examen des corrélations entre le dégagement optimal d'oxygène, la valeur maximale des concentrations en pigments et de leurs rapports aidera à la compréhension de la croissance : - chez L. pinnatifida, en lumière blanche témoin, il y a corrélation entre 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² et la concentration en Chl, 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² et le rapport PE/PC. En lumière bleue, entre 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻², les concentrations en PC, en PE, les rapports PE/Chl et PC/Chl ; entre 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻², la concentration en Chl et le rapport PE/PC. En lumière verte entre 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻², la concentration en Chl et PE, les rapports PE/Chl, PC/Chl et PE/PC ; entre 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻², la concentration en PE, les rapports PE/Chl, PC/Chl et PE/PC ; entre 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻², la concentration en PE, les rapport PE/Chl et PE/PC ; entre 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻², la concentration en PE, les rapport PE/Chl et PE/PC ; entre 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻², la concentration en PE, les rapport PE/Chl et PE/PC ; entre 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻², la concentration en PE, les rapport PE/Chl ;

- chez L. hybrida, on trouve d'autres corrélations. En blanc, entre 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻², la Chi et le rapport PC/Chi ; entre 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² et le rapport PE/Chi. En bleu, entre 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻², 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² et la Chi, entre 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² et les rapports PE/Chi et PC/Chi. En vert, entre 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² et PE/PC ; entre 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻², la PC, la PE et le rapport PC/Chi.

B. - <u>Mesure de la croissance globale (L = longueur</u> <u>moyenne des nouvelles pousses) après 7 semaines</u> <u>de culture (tab. 27 à 31, fig. 34)</u>

Les expériences courtes ont prouvé que **L. hybrida** était une espèce plus exigeante que **L. pinnatifida**, qui tolère mal des irradiances supérieures à 12 500 ergs.s⁻¹.cm⁻²; c'est pourquoi nous n'avons testé que des irradiances de 5 000 à 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻². La longueur moyenne des nouvelles pousses selon les conditions de culture est rapportée dans le tableau 27 et la figure 34 ; l'analyse statistique des valeurs de la croissance globale dans les tableaux 28 à 31.

L'examen du bloc diagramme va nous permettre d'exposer la synthèse des résultats de l'expérience longue. Des optimums ont été définis :

- en bleu, les meilleures croissances globales sont obtenues avec une irradiance de 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² quelle que soit la durée d'émersion. A faible irradiance (5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻²), plus la durée d'émersion diminue, meilleure est la croissance. A forte irradiance (10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻²) la croissance est mauvaise avec 8 h d'émersion .

- en vert, plus l'irradiance augmente, plus la croissance est importante ; on a un optimum très net pour le couple V_{12} - 10 000. V_8 , quelle que soit l'irradiance et V_7 - 5 000 quelle que soit la durée d'émersion sont des valeurs pour lesquelles on ne constate pas de différence significative entre les croissances globales ;

- en jaune, le résultat est proche de celui dû au vert : intensification de la croissance en fonction de l'augmentation de l'irradiance et de la durée d'émersion avec un optimum marqué à J_{12} -10 000. J_8 , quelle que soit l'irradiance, est une valeur pour laquelle il n'y a pas de différence significative entre les croissances globales.

NOMBRE MOYEN DE POUSSES PAR BRIN

•

Couleur			Lauv	rencia	pinnati	fida				Laurencia hybrida					
du tube Energie	Durée d'émersion	Echantillons			Sem	aines	•		Echantillons			Sem	aines		
		nbe de brins	2	3	4	5	6	7	nbe de brins	2	3	4	5	6	7
	4	2	3,50 0,544	7,50 0,875	13,50 1,161	18,50 1,267	23,00 1,362	26,50 1,423	3	2,00 0,301	4,33 0,636	5,66 0,753	5,66 0,753	5,66 0,753	5,66 0,753
Bleu 5 000	8	6	2,00 0,301	6,00 0,778	10,83 1,034	11,00 1,041	16,16 1,208	20,83 1,318	6	1,50 0,176	5,00 0,699	5,83 0,766	5,83 0,766	5,83 0,765	5,83 0,756
	12	5	4,00 0,602	5,40 0,732	10,20 1,008	10,20 1,008	10,20 1,008	10,20 1,008	14	3,00 0,477	6,00 0,778	8,00 0,903	8,00 0,903	8,00 0,903	8,00 0,903
	4	5	0,60 -0,221	2,20 0,342	5,80 0,763	6,80 0,832	6,80 0,832	9,20 0,963	11	1,72 0,230	8,91 0,949	18,09 1,258	19,73 1,294	24,82 1,394	29,18 1,465
Bleu 7 500	8	12	1,92 0,283	5,08 0,705	7,83 0,893	10,42 1,017	13,25 1,122	14,17 1,151	29	7,24 0,857	13,55 1,130	16,31 1,212	17,59 1,245	19,59 1,292	21,65 1,335
	12	13	4,00 0,602	9,45 0,976	14,92 1,173	21,23 1,327	28,08 1,448	29,00 1,462	17	11,53 1,060	19,88 1,298	21,06 1,324	28,41 1,455	34,65 1,539	35,23 1,546
	4.	7	1,00 0,544	8,14 1,455	16,85 1,771	28,71 2,002	43,71 2,184	43,71 2,184	13	2,69 0,430	7,92 0,898	11,00 1,041	11,54 1,062	12,15 1,084	15,46
81eu 10 000	8	5	2,20 0,342	7,20 0,857	14,20 1,152	20,20 1,305	32,80 1,519	37,00 1,568	15	1,53 0,186	1,86 0,271	3,60 0,556	4,20 0,523	4,46 0,650	6,53 0,515
	12	2	1,50 0,176	8,50 0,909	13,00 1,114	17,00 1,230	19;00 1,278	19,00 1,278	5	3,00 0,477	10,60 1,025	17,40 1,240	21,40 1,330	29,00 1,447	-8,60 1,636

Chiffre du haut : nombre moyen de pousses par brin

Chiffre du bas : Log du nombre moyen de pousses par brin

NOMBRE MOYEN DE POUSSES PAR BRIN

_	<u></u>	Laurencia pinnatifida							Laurencia hybrida					
Durée d'émersion	Echantillons			Sema	ines .			Echantillons	Semaines					
	nbe de brins	2	3	4	5	6	7	nbe de brins	2	3	4	5	6	7
'4	2	3,50 0,544	4,50 0,653	9,00 0,954	9,00 0,954	12,00 1,079	13,50 1,130	6	1,00 0,000	2,50 0,397	3,83 0,583	3,83 0,583	3,83 0,583	3,83 0,583
8	2	5,00 0,698	12,50 1,097	16,50	17,00 1,230	17,50 1,243	17,50 1,243	12	0,00	0,58 -0,234	1,50 0,176	1,58 0,799	2,16 0,335	3,16 0,500
12	2	1,00 0,000	2,50 0,397	4,00 0,602	6,00 0,778	6,00 0,778	8,00 0,903	5	1,00 0,000	3.00 0,477	4,40 0,643	4,40 0,643	4,40 0,643	5,60 0,748
4	3	5,00 0,498	20,66 1,315	46,00 1,662	46,83 1, <i>670</i>	109,65 2,040	133,66 2,126	3	3,50 0,544	4,00 0,502	6,00 0,778	8,33 0,920	12,66 1,102	16,33 1,213
8	4	4,00 0,602	15,25 1,183	34,25 1,534	54,25 1,734	80,00 1,903	95,25 1,978	10	1,40 0,146	3,50 0,544	5,80 0,763	8,60 0,934	15,90 1,201	23,50 1,371
12	2	5,00 0,698	26,50 1,423	38,00 1,579	53,00 1,724	57,00 1,755	57,00 1,755	8	1,12 0,051	2,52 0,419	4,62 0,665	4,62 0,565	5,75 0,759	7,12 0,852
4	4	0,00	0,25 -0,602	2,25 C,352	3,50 0,544	3,50 0,544	3,50 0,544	13	0,00	4,85 0,581	15,92 1,201	17,85 7,250	27,38 1,437	28,53 7,455
8	12	3,58 0,553	11,00 1,041	20,01 1,301	28,50 1,454	31,58 1,499	31,58 1,499	21	7,71 0,886	11,28 1,053	21,19 1,325	23,90 1,378	29,57 1,470	30,14 1,479
12	16	1,05 0,025	3,75 0,574	9,94 0,997	14,06 1,148	15,19 1,181	15,43 1,188	12	9,33 0,968	13,17 1,120	19,25 1,233	22,42	24,08 1,352	27,41 1,433
	Durée d'émersion 4 8 12 4 8 12 4 8 12 12 4 8 12	Durée d'émersion	$ \begin{array}{c} \begin{array}{c} \begin{array}{c} \begin{array}{c} \begin{array}{c} \begin{array}{c} \begin{array}{c} \begin{array}{c}$	$\begin{array}{c c} & & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c c } \hline & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c } \hline & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c } \hline & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c } \hline & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c } \hline & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c c } \hline & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c c } \hline & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c c } \hline & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c c c } \hline & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c c c c c } \hline & & & & & \\ \hline \begin{tabular}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $

Chiffre du haut : nombre moyen de pousses par brin

Chiffre du bas : Log du nombre moyen de pousses par brin

NOMBRE MOYEN DE POUSSES PAR BRIN

Couleur			Lau	rencia	pinnati	fida			Laurencia hybrida						
du tube Energie	Durée d'émersion	Echantillons			Sem	aines		. <u></u>	Echantillons Semaines			·			
-		nbe de brins	2	3	4	5	6	7	nbe de brins	2	3	4	5.	6	7
	4	10	7,60 • 0,881	17,80 1,250	24,40 1,387	33,60 1,526	41,60 1,619	54,80 1,739	23	11,13 1,046	19,21 1,284	21,91 7,340	27,17 1,434	29,96 1,476	34,30 1,535
Jaune 5 000	8	8	3,87 0,585	9,50 0,977	25,12 1,400	29,75 1,473	43,37 1,637	51,37 1,711	22	7,86 0,895	10,68 1,029	18,59 1,269	22,73 1,356	28,41 1,453	31,09 1,473
	12	7	2,43 0,385	4,71 0,620	12,28 1,089	15,14 1,180	20,14 1,304	24,14 1,382	24	6,75 0,829	7,50 0,875	11,15 1,047	19,70 1,294	21,30 1,328	27,90 1,446
	4	2	3,00 0,477	5,00 0,699	13,00 1,114	15,00 1,176	27,00 1,431	41,50 1,618	20	1,55 0,190	6,80 0,832	13,55 1,132	16,45 1,216	20,85 1,319	25,70 1,410
Jaune 7 500	8	4	9,75 0,989	28,25 1,451	42,75 1,631	50,00 1,698	53,00 1,799	80,00 1,903	13	3,23 0,509	13,54 1,131	24,07 1,381	29,77 1,473	41,54 1,518	55,31 1,742
	12	2	3,00 0,477	15,00 1,176	29,50 1,469	32,00 1,505	41,00	45,00 1,653	5	1,60 0,204	8,00 0,903	15,60 1,193	18,80 1,274	18,80 .1,274	19,20 1,283
	4	9	7,44 0,872	23,55	35,00 1,544	47,55 1,677	55,22 1,742	64,88 1,812	13	2,61 0,417	9,77 0,989	22,85 1,359	25,61 1,408	27,92 1,445	27,92 1,445
Jaune 10 000	8	9	6,77 0,831	23,88	51,22 1,709	71,44 1,854	94,77 1,976	128,22 2,108	.5 .	1,60 0,204	13,00 1,113	21,20 1,326	23,00 1,361	23.60 1,373	24,40 1,387
	12	8	4,37 0,641	16,75 1,224	32,75 1,515	40,00 1,602	55.50 1,744	64,00 1,806	13	2,07 0,317	8,15 0,911	15,77 !,197	19,92 1,299	23,61 1,373	25,54 1,407

Chiffre du haut : nombre moyen de pousses par brin Chiffre du bas : Log du nombre moyen de pousses par brin

.

CALCUL DU TAUX DE DOUBLEMENT POUR $\Delta t =$ 1 SEMAINE CHEZ LAURENCIA PINNATIFIDA

	Energi ergs.s	ie en 5-1 _{.cm} -2	Durée		S	Semaines	5	
Couleur du tube	-		d'émersion	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7
	5	000	4 8 12	1,10 1,58 0,43	0,85 0,85 0,91	0,45 0,02 0,00	0,31 0,55 0,00	0,20 0,37 0,00
Bleu	7	500	4 8 12	1,88 1,41 1,25	1,40 0,63 0,66	0,23 0,41 0,51	0,00 0,35 0,40	0,44 0,10 0,05
	10	000	4 8 12	3,02 1,71 2,50	1,05 0,98 0,61	0,77 0,51 0,39	0,61 0,70 0,16	0,00 0,17 0,00
	5	000	4 8 12	0,36 1,32 1,32	1,00 0,40 0,68	0,00 0,04 0,58	0,41 0,04 0,00	0,17 0,00 0,41
Vert	7	500	4 8 12	2,04 1,93 2,40	1,15 1,17 0,53	0,03 0,66 0,48	1,23 0,56 0,10	0,28 0,25 0,00
	10	000	4 8 12	0,00 1,62 1,82	2,33 0,87 1,41	1,49 0,51 0,50	0,00 0,15 0,11	0,19 0,00 0,02
	5	000	4 8 12	1,23 1,30 0,96	0,46 1,41 1,38	0,46 0,24 0,30	0,31 0,55 0,41	0,40 0,24 0,26
Jaune	7	500	4 8 12	0,74 1,53 2,32	1,38 0,60 0,97	0,21 0,22 0,12	0,85 0,33 0,36	0,62 0,34 0,13
	10	000	4 8 12	1,66 1,02 1,93	0,57 1,10 0,97	0,44 0,48 0,29	0,21 0,41 0,47	0,23 0,44 0,20

CALCUL DU TAUX DE DOUBLEMENT POUR ∆t = 1 SEMAINE CHEZ LAURENCIA HYBRIDA

	Energie en ergs.s ⁻¹ .cm ⁻²	Durée			Semaines	5	
Couleur du tube		d'émersion	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7
	5 000	4 8 12	1,11 1,74 1,00	0,39 0,22 0,41	0,00 0,00 0,00	0,00 0,00 0,00	0,00 0,00 0,00
Bleu	7 500	4 8 12	2,37 0,91 0,79	1,02 0,27 0,08	0,13 0,11 0,43	0,33 0,16 0,29	0,23 0,15 0,02
	10 000	4 8 12	1,56 0,28 1,83	0,47 0,95 0,71	0,07 0,22 0,30	0,07 0,08 0,39	0,35 0,55 0,79
	5 000	4 8 12	1,32 1,58	0,61 1,37 0,55	0,00 0,07 0,00	0,00 0,45 0,00	0,00 0,55 0,35
Vert	7 500	4 8 12	0,19 1,32 1,22	0,58 0,73 0,82	0,47 0,62 0,00	0,60 0,88 0,31	0,37 0,56 0,31
	10 000	4 8 12	0,00 0,55 0,50	1,72 0,91 0,55	0,16 0,17 0,22	0,62 0,31 0,10	0,06 0,03 0,19
	5 000	4 8 12	0,79 0,44 0,16	0,19 0,80 0,57	0,31 0,29 0,82	0,14 0,06 0,11	0,19 0,13 0,39
Jaune	7 500	4 8 12	2,13 2,07 2,32	0,99 0,83 0,96	0,28 0,31 0,27	0,34 0,48 0,00	0,30 0,41 0,05
	10 000	4 8 12	1,90 3,03 1,97	1,22 0,70 0,95	0,16 0,12 0,33	0,12 0,03 0,24	0,00 0,05 0,11

.

	TA	BL	Ē	AU		16
--	----	----	---	----	--	----

VARIATIONS DE LA VITESSE DE L'INITIATION CHEZ L. PINNATIFIDA ET L. HYBRIDA EN FONCTION DE LA QUALITE DE LA LUMIERE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DUREE D'EMERSION

Couleur	Energie en ergs.s ⁻¹ .cm ⁻²	Durée		L. pinnatifida	L. hybrida
Couleur du tube	••• 5••• • • •	d'émersion	<u></u>	Semaines	Semaines .
	5 000	4 8 12	2-3 2-3 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 5-7 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7
Bleu	7 500	4 8 12	2-3 2-3 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7
	10 000	4 8 12	2-3 2-3 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7
	5 000	4 8 12	2-3 2-3 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7- 3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7
Vert	7 500	4 8 12	2-3 2-3 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7
	10 000	4 8 12	2-3 2-3 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3	3-4, 4-5, 5-6, 6-7 3-4, 4-5, 5-6, 6-7 3-4, 4-5, 5-6, 6-7
A Constant of the second se	5 000	4 8 12	2-3 2-3 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 6-7 3-4 4-5 5-6 5-7
Jaune	7 500	4 8 12	2-3 2-3 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3	3-4 4-5 5-6 5-7 3-4 4-5 5-6 5-7 3-4 4-5 5-6 5-7 3-4 4-5 5-6 5-7
	10 000	4 8 12	2-3 2-3 2-3	3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3 3-4 4-5 5-6 6-7 2-3	3-4,4-5,5-6,6-7 3-4,4-5,5-6,6-7 3-4,4-5,5-6,6-7

Couleur du tube	Energie en ergs.s ⁻¹ .cm-2	Durée d'émersion	L. pinnatifida	L. hybrida
<u></u>	5 000	4 8 12	2,26 2,39 1,12	0,94 1,09 0,91
Bleu	7 500	4 8 12	2,79 2,14 2,22	2,78 1,07 1,27
	10 000	4 8 12	3,94 3,13 2,41	1,59 1,65 2,70
Vert	5 000	4 8 12	1,67 1,14 2,12	1,27 1,48 1,51
	7 500	4 8 12	3,57 3,48 2,31	1,82 3,16 1,89
	10 000	4 8 12	3,91 2,34 2,94	2,53 1,68 1,20
	5 000	4 8 12	2,04 2,96 2,70	1,13 1,43 1,77
Jaune	7 500	4 8 12	3,12 2,08 2,67	2,82 2,85 2,40
	10 000	4 8 12	2,16 3,12 2,79	2,45 2,38 2,55

AIRE DETERMINEE PAR LA COURBE REPRESENTATIVE DU TAUX DE DOUBLEMENT POUR $\Delta t = 1$ SEMAINE CHEZ L. PINNATIFIDA ET L. HYBRIDA

Couleur du tube	Energie en ergs.s ⁻¹ .cm ⁻²	0 ₂	PC	PE	Chl.
Blanc	5 000	0,44 ± 0,06	5,51 ± 1,16	8,08 ± 1,44	20,60 ± 1,55
	7 500	0,74 ± 0,02	2,22 ± 0,32	4,72 ± 0,67	25,03 ± 2,74
	10 000	0,84 ± 0,16	2,21 ± 0,42	5,97 ± 1,34	20,74 ± 1,43
	12 500	0,57 ± 0,06	2,12 ± 1,36	5,23 ± 0,18	20,89 ± 1,57
Bleu	5 000	0,40 ± 0,15	3,04 ± 1,08	4,50 ± 0,88	20,59 ± 1,57
	7 500	0,98 ± 0,16	5,51 ± 0,66	8,95 ± 1,22	22,50 ± 2,32
	10 000	1,20 ± 0,10	1,16 ± 0,16	2,65 ± 0,55	27,34 ± 1,47
	12 500	0,96 ± 0,09	0,76 ± 0,16	1,53 ± 0,14	21,33 ± 0,61
Vert	5 000	1,02 ± 0,12	3,47 ± 0,09	5,29 ± 0,22	22,25 ± 2,46
	7 500	0,86 ± 0,04	4,51 ± 0,99	4,61 ± 0,63	29,37 ± 2,75
	10 000	0,82 ± 0,13	3,47 ± 0,55	6,00 ± 0,32	20,34 ± 2,20
	12 500	1,18 ± 0,02	4,19 ± 0,73	5,74 ± 1,09	23,88 ± 0,41
Jaune	5 000	1,11 ± 0,41	3,91 ± 0,64	5,15 ± 0,92	14,27 ± 1,21
	7 500	1,03 ± 0,02	6,01 ± 0,37	9,46 ± 0,51	21,91 ± 4,99
	10 000	1,23 ± 0,28	4,46 ± 0,69	6,62 ± 1,10	23,48 ± 4,72
	12 500	1,02 ± 0,10	3,91 ± 0,39	6,61 ± 1,88	22,55 ± 2,95
Témoin ob	oscurité	0,28	2,92 ± 0,20	5,39 ± 0,28	19,76 ± 1,54
Témoins de - Bas de - 1/3 in - Haut de	terrain zone f. de zone (<i>L.h.</i> e zone	- - -	2,23 3,56 0,96	3,56 5,72 13,35	12,21 21,71 14,63

LAURENCIA PINNATIFIDA : DEGAGEMENT D'OXYGENE (en µmol./g de poids sec/heure), CONCENTRATION EN PHYCOCYANINE, PHYCOERYTHRINE ET CHLOROPHYLLES (en mg/g de poids sec) APRES 3 HEURES DE CULTURE SELON LES DIFFERENTS TUBES ET IRRADIANCES

LAURENCIA HYBRIDA : DEGAGEMENT D'OXYGENE (en µmol./g de poids sec), CONCENTRATION EN PHYCOCYANINE, PHYCOERYTHRINE ET CHLOROPHYLLES(en mg/g de poids sec) APRES 3 HEURES DE CULTURE SELON LES DIFFERENTS TUBES ET IRRADIANCES

Couleur du tube	Energie en ergs.s ⁻¹ .cm ⁻²	0 ₂	PC	PE	Chl.
Blanc	5 000	3,17 ± 0,62	7,71 ± 1,01	13,76 ± 1,80	30,22 ± 3,07
	7 500	1,77 ± 0,61	5,07 ± 0,44	10,47 ± 1,41	24,61 ± 4,18
	10 000	1,86 ± 0,71	5,85 ± 1,75	11,36 ± 3,56	24,49 ± 2,53
	12 500	1,02 ± 0,26	5,01 ± 0,82	9,66 ± 1,76	21,41 ± 3,20
Bleu	5 000	0,82 ± 0,25	4,90 ± 0,76	9,65 ± 1,08	29,51 ± 2,90
	7 500	0,80 ± 0,24	4,25 ± 1,17	10,48 ± 0,55	28,05 ± 3,42
	10 000	1,96 ± 0,95	4,34 ± 1,06	8,52 ± 2,16	28,46 ± 4,65
	12 500	1,23 ± 0,47	4,01 ± 0,63	8,82 ± 1,46	21,58 ± 0,47
Vert	5 000	1,51 ± 0,11	4,99 ± 0,96	11,53 ± 0,88	29,73 ± 3,12
	7 500	2,56 ± 0,53	2,20 ± 0,35	5,59 ± 0,72	29,56 ± 3,67
	10 000	1,71 ± 0,21	6,03 ± 0,44	12,10 ± 0,54	28,04 ± 2,84
	12 500	0,46 ± 0,11	4,92 ± 0,98	9,93 ± 1,71	22,18 ± 1,51
Jaune	5 000	0,84 ± 0,06	5,52 ± 1,14	11,75 ± 1,45	31,19 ± 1,33
	7 500	1,32 ± 0,34	4,41 ± 0,64	8,67 ± 1,70	23,86 ± 4,81
	10 000	1,05 ± 0,85	7,38 ± 1,18	15,05 ± 2,52	46,89 ± 2,84
	12 500	1,78 ± 0,72	5,70 ± 1,23	8,64 ± 0,99	25,93 ± 2,15
Témoin ob	oscurité	1,41 ± 0,37	5,98 ± 1,41	10,94 ± 0,31	26,38 ± 3,47
Témoin te	errain		4,07	16,16	26,73

VALEURS DES RAPPORTS ENTRE LES CONCENTRATIONS EN PIGMENTS (PHYCOCYANINE, PHYCOERYTHRINE ET CHLOROPHYLLES) APRES 3 HEURES DE CULTURE SELON LES DIFFERENTS TUBES ET IRRADIANCES

Couleur du tube	Rapport		L. pinn	natifida			L. hybrida			
Energie Blanc	PE/Ch1 PC/Ch1 PE/PC	5 000 0,39 0,27 1,47	7 500 0,19 0,09 2,13	10 000 0,29 0,11 2,70	12 500 0,25 0,10 2,47	5 000 0,45 0,26 1,78	7 500 0,42 0,21 2,07	10 000 0,46 0,24 1,94	12 500 0,45 0,23 1,93	
Bleu	PE/Ch1 PC/Ch1 PE/PC	0,22 0,15 1,48	0,40 0,24 1,62	0,10 0,04 2,28	0,07 0,03 2,01	0,32 0,17 1,97	0,37 0,15 2,47	0,30 0,15 1,97	0,41 0,18 2,20	
Vert	PE/Ch1 PC/Ch1 PE/PC	0,24 0,16 1,52	0,16 0,15 1,02	0,29 0,17 1,73	0,04 0,17 1,37	0,39 0,17 2,31	0,19 0,07 2,54	0,43 0,22 2,01	0,45 0,22 2,01	
Jaune	PE/Ch1 PC/Ch1 PE/PC	0,36 0,27 1,32	0,43 0,27 1,57	0,28 0,19 1,48	0,29 0,17 1,69	0,38 0,18 2,13	0,36 0,18 1,97	0,32 0,16 2,04	0,33 0,22 1,51	
Témoins		Obscurité	Bas de zone	1/3 inf.	Haut de zone	Obscurité	-	1/3 inf.	-	
	PE/Ch1 PC/Ch1 PE/PC	0,27 0,15 1,84	0,32 0,18 1,76	0,25 0,16 1,61	0,95 0,06 13,90	0,41 0,23 1,83		0,60 0,15 3,97		

LAURENCIA PINNATIFIDA : ANALYSE DE VARIANCE DES VALEURS DU DEGAGEMENT D'OXYGENE, DES CONCENTRATIONS EN PHYCOCYANINE, PHYCOERYTHRINE ET CHLOROPHYLLESAPRES 3 HEURES DE CULTURE - INFLUENCE DE L'IRRADIANCE -

Couleur du tube	Paramètres	$v_1 = C - 1$	v ₂ = N - C	Flu	F calculé	Signification
Blanc	02	3	7	4,35	25,27	95 %
	PC	3	7	4,35	9,51	95 %
	PE	3	4	6,59	18,11	95 %
	Ch1	3	6	4,76	9,98	95 %
Bleu	02	3	5	5,41	70,14	95 %
	PC	3	6	4,76	98,71	95 %
	PE	3	5	5,41	103,49	95 %
	Ch1	3	7	4,35	23,81	95 %
Vert	02	3	5	5,41	15,33	95 %
	PC	3	7	4,35	4,65	95 %
	PE	3	6	4,76	5,97	95 %
	Ch1	3	6	4,76	34,71	95 %
Jaune	02	3	7	4,35	3,89	non significatif
	PC	3	5	5,41	16,31	95 %
	PE	3	6	4,76	19,35	95 %
	Ch1	3	7	4,35	2,12	non significatif



LAURENCIA HYBRIDA : ANALYSE DE VARIANCE DES VALEURS DU DEGAGEMENT D'OXYGENE, DES CONCENTRATIONS EN PHYCOCYANINE, PHYCOERYTHRINE ET CHLOROPHYLLES APRES 3 HEURES DE CULTURE - INFLUENCE DE L'IRRADIANCE -

Couleur du tube	Paramètres	v ₁ = C - 1	v ₂ = N - C	Flu	F calculé	Signification
Blanc	02 PC PE Ch1	3 3 3 3 3	7 8 8 6	4,35 4,07 4,07 4,76	15,54 9,59 4,57 13,67	95 % 95 % 95 % 95 %
Bleu	02 PC PE Ch1	3 3 3 3 3	6 7 5 7	4,76 4,35 5,41 4,35	6,35 1,06 3,74 107,20	95 % non significatif non significatif 95 %
Vert	02 PC PE Ch1	3 3 3 3 3	4 5 5 7	6,59 5,41 5,41 4,35	101,52 26,57 45,18 11,65	95 % 95 % 95 % 95 %
Jaune	02 PC PE Ch1	3 3 3 3	6 5 5 5	4,76 5,41 5,41 5,41 5,41	3,16 8,63 48,64 135,85	non significatif 95 % 95 % 95 %

DEGAGEMENT D'OXYGENE PROBABILITE (t) DE SIGNIFICATION DES DIFFERENCES ENTRE LES MOYENNES DU DEGAGEMENT D'OXYGENE : LES DONNEES SOULIGNEES SONT SIGNIFICATIVES AU SEUIL DE 5 % - DEGRES DE LIBERTE : ddl = (na + nb) - 2 INFLUENCE DE L'IRRADIANCE

Couleur du tube	Energie	L	. pinnat	ifida		Energie		L. hybrid	da	
Blanc	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 <u>3,31</u> - -	10 000 4,52 0,76	12 500 4,50 1,67 3,20	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 <u>3,50</u> - -	10 000 2,83 0,19 -	12 500 <u>11,59</u> <u>2,25</u> 2,22
Bleu	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - -	7 500 2,93 - - -	10 000 <u>11,82</u> <u>0,91</u> -	12 500 5,55 0,10 36,97	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 0,14 _ _	10 000 1,84 <u>2,84</u>	12 500 1,51 1,96 1,15
Vert	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 1,28 - -	10 000 0,91 0,21 -	12 500 1,30 <u>11,96</u> <u>1,82</u>	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 <u>3,95</u> - -	10 000 1,98 3,02	12 500 16,28 7,78 11,25
Jaune	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000	7 500 non sig	10 000 gnificati	12 500 f	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000	7 500 non sig	10 000 gnificati	12 500 f



CONCENTRATION EN PHYCOCYANINE PROBABILITE (t) DE SIGNIFICATION DES DIFFERENCES ENTRE LES MOYENNES DES CONCENTRATIONS EN PHYCOCYANINE : LES DONNEES SOULIGNEES SONT SIGNIFICATIVES AU SEUIL DE 5 % - DEGRES DE LIBERTE : ddl = (na + nb) - 2 INFLUENCE DE L'IRRADIANCE

Couleur du tube	Energie	L.	. pinnati	ifida		Energie	ł	L. hybrida			
Blanc	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000	7 500 <u>4,16</u> -	10 000 <u>5,34</u> 0,03	12 500 3,75 0,13 0,16	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - -	7 500 <u>3,09</u> - -	10 000 1,84 0,73 -	12 500 <u>4,15</u> 0,07 0,55	
Bleu	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - -	7 500 <u>3,91</u> -	10 000 2,70 <u>10,04</u> -	12 500 <u>3,28</u> <u>10,98</u> 3,35 -	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000	7 500 non sig	10 000 gnificati	12 500 f	
Vert	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000	7 500 1,69 - -	10 000 0,14 1,83	12 500 1,60 0,52 1,57	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 <u>5,46</u> - -	10 000 1,97 <u>13,68</u> -	12 500 0,10 <u>4,20</u> 1,69	
Jaune	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - -	7 500 <u>5,68</u> - -	10 000 1,09 <u>3,35</u> -	12 500 0,00 <u>7,84</u> 1,18	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 1,94 _ _	10 000 1,70 <u>4,41</u> -	12 500 0,25 1,87 1,52	

CONCENTRATION EN PHYCOERYTHRINE PROBABILITE (t) DE SIGNIFICATION DES DIFFERENCES ENTRE LES MOYENNES. DES CONCENTRATIONS EN PHYCOERYTHRINE : LES DONNEES SOULIGNEES SONT SIGNIFICATIVES AU SEUIL DE 5 % - DEGRES DE LIBERTE : ddl = (na + nb) - 2 INFLUENCE DE L'IRRADIANCE

Couleur du tube	Energie	L	. pinnat	ifida		Energie		L. hybrid	da.	
Blanc	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 4,24 - -	10 000 2,45 2,15 -	12 500 3,93 1,47 1,53	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 <u>2,88</u> - - -	10 000 1,20 0,46 _	12 500 <u>3,26</u> 0,72 0,86
Bleu	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 <u>5,22</u> - -	10 000 <u>4.79</u> <u>7.75</u> -	12 500 <u>8,98</u> <u>9,42</u> 3,93	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000	7 500 non sig	10 000 gnificati	12 500 f
Vert	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 2,04 - -	10 000 $\frac{3,19}{4,43}$	12 500 0,65 0,35 0,46	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 <u>10,50</u> - - -	10 000 1,11 <u>14,44</u> -	12 500 1,39 <u>3,82</u> 1,93
Jaune	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 <u>7,45</u> - -	10 000 2,09 3,79 -	12 500 1,22 1,97 0,00	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 2,72 - -	10 000 2,48 4,19 -	12 500 3,05 0,03 <u>4,67</u>

CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLES PROBABILITE (t) DE SIGNIFICATION DES DIFFERENCES ENTRE LES MOYENNES DES CONCENTRATIONS EN CHLOROPHYLLES: LES DONNEES SOULIGNEES SONT SIGNIFICATIVES AU SEUIL DE 5 % - DEGRES DE LIBERTE : dd1 = (na + nb) - 2 INFLUENCE DE L'IRRADIANCE

Couleur du tube	Energie	L	. pinnat	ifida		Energie		L. hybrid	da	
Blanc	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - -	7 500 3,56 - -	10 000 0,13 <u>3,66</u>	12 500 0,25 <u>3,34</u> 0,14	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 2,48 - - -	10 000 <u>2,88</u> 0,06 -	12 500 <u>5,28</u> 2,31 2,16
Bleu	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 1,37 - -	10 000 <u>6,29</u> <u>3,53</u> -	12 500 0,71 0,77 <u>6,17</u>	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 0,63 - - -	10 000 0,34 0,14	12 500 <u>9,66</u> <u>3,74</u> 2,94
Vert	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 <u>3,58</u> - -	10 000 1,15 <u>4,63</u> -	12 500 1,75 <u>3,08</u> <u>4,19</u>	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 0,08 - - -	10 000 0,80 0,72	$ \begin{array}{r} 12 500 \\ \underline{4,36} \\ 5,39 \\ 3.64 \\ - \end{array} $
Jaune	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000	7 500 non sig	10 000 gnificati	12 500 f	5 000 7 500 10 000 12 500	5 000 - - - -	7 500 <u>4,76</u> - -	10 000 <u>13.89</u> <u>11.88</u> -	$ \begin{array}{r} 12 500 \\ \underline{4,51} \\ 1,06 \\ \underline{14,27} \\ - \\ \end{array} $

LAURENCIA HYBRIDA : CROISSANCE MOYENNE (LONGUEUR MOYENNE) DES POUSSES APRES 7 SEMAINES DE CULTURE SELON LES DIFFERENTS TUBES, IRRADIANCES ET DUREES D'EMERSION

Couleur du tube	Energie en ergs.s ⁻¹ .cm ⁻²	Durée d'émersion	Nbe de pousses	Moyenne	Intervalle de confiance
	5 000	4 8 12	10 8 18	45,60 21,63 16,56	27,19 ≤ Lm ≤ 64,01 10,58 ≤ Lm ≤ 32,68 11,67 ≤ Lm ≤ 21,45
Bleu	7 500	4 8 12	26 29 58	59,15 54,79 51,43	47,60 ≤ Lm ≤ 70,70 42,51 ≤ Lm ≤ 67,07 43,12 ≤ Lm ≤ 59,74
	10 000	4 8 12	43 25 27	43,42 13,16 36,41	35,34 ≤ Lm ≤ 51,50 8,72 ≤ Lm ≤ 17,60 26,03 ≤ Lm ≤ 46,79
	5 000	4 8 12	12 14 12	12,25 20,79 24,50	7,53 ≤ Lm ≤ 16,97 13,74 ≤ Lm ≤ 32,71 17,75 ≤ Lm ≤ 31,25
Vert	7 500	4 8 12	22 35 24	25,41 26,83 29,21	20,66 ≼ Lm ≼ 30,16 21,44 ≼ Lm ≼ 32,22 21,47 ≼ Lm ≼ 36,95
	10 000	4 8 12	28 33 37	19,25 32,94 69,76	15,99 ≤ Lm ≤ 22,51 23,36 ≤ Lm ≤ 42,52 57,08 ≼ Lm ≤ 82,44
	5 000	4 8 12	52 53 43	18,40 30,68 14,74	15,75 ≤ Lm ≤ 21,05 25,29 ≤ Lm ≤ 36,07 12,11 ≼ Lm ≤ 17,37
Jaune	7 500	4 8 12	54 57 38	38,78 29,47 23,82	34,25 ≤ Lm ≤ 43,31 24,08 ≤ Lm ≤ 34,86 19,25 ≤ Lm ≤ 28,39
	10 000	4 8 12	37 27 29	37,00 37,15 57,66	32,10 ≤ Lm ≤ 41,19 31,49 ≤ Lm ≤ 42,81 48,32 ≤ Lm ≤ 67,00

LAURENCIA HYBRIDA : ANALYSE DE VARIANCE DES VALEURS DE L (L = LONGUEUR DES NOUVELLES POUSSES) APRES 7 SEMAINES DE CULTURE INFLUENCE DE L'IRRADIANCE POUR UNE MEME QUALITE DE LUMIERE A DUREE D'EMERSION EGALE

		and the second				
Couleur du tube	Durée d'émersion	$v_1 = C - 1$	$v_2 = N - C$	F lu dans la table	F calculé	Signification
	4	2	76	3,07 ≤ F ≤ 3,15	1,56	non significatif
Bleu	8	2	59	3,15 ≤ F ≤ 3,23	19,07	95 %
	12	2	100	3,07 ≤ F ≤ 3,15	17,62	95 %
	4	2	59	3,15 ≤ F ≤ 3,25	7,61	95 %
Vert	8	2	79	3,07 ≼ F ≼ 3,15	2,50	non significatif
	12	2	70	3,07 _≤ F ≤ 3,15	26,80	95 %
	4	2	144	2,99 ≤ F ≤ 3,07	28,49	95 %
Jaune	8	2	134	2,99 ≤ F ≤ 3,07	2,18	non significatif
	12	2	107	3,07 ≤ F ≤ 3,15	51,27	95 %

BU

LAURENCIA HYBRIDA : PROBABILITE (t) DE SIGNIFICATION DES DIFFERENCES ENTRE LES MOYENNES DE L : LES DONNEES SOULIGNEES SONT SIGNIFICATIVES AU SEUIL DE 5 % - DEGRES DE LIBERTE : dd1 = (na + nb) - 2 INFLUENCE DE L'IRRADIANCE POUR UNE MEME QUALITE DE LUMIERE A DUREE D'EMERSION EGALE

Couleur du tube	Durée d'émersion		4	h			8	h	-		12	h	
	,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,		5000	7500	10000		5000	7500	10000		5000	7500	10000
B1eu	•	5000 7500 10000	non s	ignifi	catif	5000 7500 10000	-	<u>3,86</u> - -	0,93 <u>6,78</u> -	5000 7500 10000	- - -	<u>5,13</u> - -	2,59 2,56 -
			5000	7500	10000		5000	7500	10000		5000	7500	10000
Vert		5000 7500 10000	-	<u>3,47</u> - -	1,92 2,05	5000 7500 10000	non s	ignifi	catif	5000 7500 10000	- -	0,51 - -	<u>5,19</u> <u>5,90</u> -
			5000	7500	10000		5000	7500	10000		5000	7500	10000
Jaune		5000 7500 10000	- - -	<u>7,33</u> - -	<u>6,04</u> 0,58	5000 7500 10000	non s	ignifi	catif	5000 7500 10000	-	<u>2,30</u> - -	<u>10,08</u> 7,74



LAURENCIA HYBRIDA : ANALYSE DE VARIANCE DES VALEURS DE L (L = LONGUEUR DES NOUVELLES POUSSES) APRES 7 SEMAINES DE CULTURE

INFLUENCE DE LA DUREE D'EMERSION SELON LA QUALITE DE LA LUMIERE A IRRADIANCE EGALE

Couleur du tube	Energi ergs.s	e en -1.cm-2	$v_1 = C - 1$	$v_2 = N - C$	F lu dans la tabl	e F calculé	Signification
- 	5	000	2	33	3,23 ≤ F ≤ 3,32	5,72	95 %
Bleu	7	500	2	110	3,07 ≤ F ≤ 3,15	0,50	non significatif
	10	000	2	92	3,07 ≼ F ≼ 3,15	15,01	95 %
	5	000	2	35	3,23 ≼ F ≼ 3,32	3,87	95 %
Vert	7	500	2	79	3,07 ≤ F ≤ 3,15	0,35	non significatif
	10	000	2	95	3,07 ≤ F ≤ 3,15	29,89	95 %
	5	000	2	145	2,99 ≤ F ≤ 3,07	18,70	95 %
Jaune	7	500	2	146	2,99 ≼ F ≼ 3,07	9,34	95 %
	10	000	2	90	3,07 ≼ F ≼ 3,15	11,37	95 %

LAURENCIA HYBRIDA : PROBABILITE (t) DE SIGNIFICATION DES DIFFERENCES ENTRE LES MOYENNES DE L : LES DONNEES SOULIGNEES SONT SIGNIFICATIVES AU SEUIL DE 5 % - DEGRES DE LIBERTE : ddl = (na + nb) - 2

INFLUENCE DE LA DUREE D'EMERSION SELON LA QUALITE DE LA LUMIERE A IRRADIANCE EGALE

Energie_en ergs.s ⁻¹ .cm ⁻²	Couleur du tube			Bleu				Vert			Ja	une	
			4	8	12		4	8	12		4	8	12
		4	-	2,48	3,61	4		1,90	2,62	4	-	4,55	1,29
5 000		8	-	-	0,59	8	-	-	0,82	8	-	-	5,62
		12	-	-	-	12	-	-		12	-	-	-
			4	8	12		4	8	12		4	8	12
		4				4				4	-	2,79	4,02
7 500		8	non	signifi	catif	8	non	signifi	catif	8	-	-	1,54
		12				12				12	-	-	-
میں بند عاملی <u>ہیں</u> بالارج بال			4	8	12		4	8	12	- <u>19 - 19 - 19</u>	4	8	12
		4	-	5,29	1,26	4	-	1,88	7,11	4	-	0,03	4,32
10 000		8	-		3,61	8	-	-	5,42	8	-	-	3,98
		12	-	-	-	12	-	-	-	12	-	-	•

INFLUENCE COMBINÉE DE LA QUALITÉ DE LA LUMIÈRE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DURÉE D'ÉMERSION SUR L'INITIATION

FIG. 30 - TAUX DE DOUBLEMENT DU NOMBRE DE POUSSES EN FONCTION DU TEMPS ET DE LA DUREE D'EMERSION CHEZ L. PINNATIFIDA

a - Laurencia pinnatifida - tube bleu

a₁ - 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² a₂ - 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² a₃ - 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻²

b - Laurencia pinnatifida - tube vert

b₁ - 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² b₂ - 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² b₃ - 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻²

c - Laurencia pinnatifida - tube jaune

 $c_1 - 5\ 000\ ergs.s^{-1}.cm^{-2}$ $c_2 - 7\ 500\ ergs.s^{-1}.cm^{-2}$ $c_3 - 10\ 000\ ergs.s^{-1}.cm^{-2}$ L. pinnatifida


INFLUENCE COMBINÉE DE LA QUALITÉ DE LA LUMIÈRE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DURÉE D'ÉMERSION SUR L'INITIATION

FIG. 31 - TAUX DE DOUBLEMENT DU NOMBRE DE POUSSES EN FONCTION DU TEMPS ET DE LA DUREE D'EMERSION CHEZ L. HYBRIDA

a - Laurencia hybrida - tube bleu

a₁ - 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² a₂ - 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² a₃ - 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻²

b - Laurencia hybrida - tube vert

b₁ - 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² b₂ - 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² b₃ - 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻²

c - Laurencia hybrida - tube jaune

c₁ - 5 000 ergs.s⁻¹.cm⁻² c₂ - 7 500 ergs.s⁻¹.cm⁻² c₃ - 10 000 ergs.s⁻¹.cm⁻²



INFLUENCE COMBINÉE DE LA QUALITÉ DE LA LUMIÈRE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DURÉE D'ÉMERSION SUR L'INITIATION

- FIG. 32 AIRES DETERMINEES PAR LES COURBES REPRESENTANT LE TAUX DE DOUBLEMENT EN FONCTION DE LA DUREE D'EMERSION ET DE L'IRRADIANCE
 - a Laurencia pinnatifida
 - a₁ tube bleu
 - a₂ tube vert
 - a₃ tube jaune
 - b Laurencia hybrida
 - b₁ tube bleu
 - b₂ tube vert
 - b₃ tube jaune



FIGURE 32

INFLUENCE COMBINÉE DE LA QUALITÉ DE LA LUMIÈRE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DURÉE D'ÉMERSION SUR LA CROISSANCE

- FIG. 33 INFLUENCE DE LA QUALITE DE LA LUMIERE ET DE L'IRRADIANCE SUR LA CONCENTRATION EN PIGMENTS ET LA PHOTOSYNTHESE NETTE APRES 3 HEURES DE CULTURE
 - [C] phycoérythrine
 [C] phycocyanine
 [C] chlorophylles

concentrations exprimées en = milligrammesde pigment par grammes de poids sec d'algue

O2: dégagement d'oxygène dû à la photosynthèse nette exprimée en micromole d'oxygène par heure et par gramme de poids sec d'algue



FIGURE 33

217

INFLUENCE COMBINÉE DE LA QUALITÉ DE LA LUMIÈRE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DURÉE D'ÉMERSION SUR LA CROISSANCE

FIG. 34 - CROISSANCE GLOBALE MOYENNE EN FONCTION DE LA DUREE D'EMERSION ET DE L'IRRADIANCE

- Croissance moyenne (Longueur moyenne : Lm) des pousses après 7 semaines de culture en fonction de la durée d'émersion et de l'irradiance
 - 1 tube bleu
 - 2 tube vert
 - 3 tube jaune



FIGURE 34



CHAPITRE VII

DISCUSSION

A l'issue de ces expérimentations, nous possédons des informations sur l'initiation, la rythmicité et la croissance qui permettent de comprendre les stratégies physiologiques déployées par les deux espèces pour assurer la pérennité de leur peuplement.

I. - SUR L'INITIATION

Dans un peuplement de L. pinnatifida, les algues du bas ont un thalle plus grand et plus large que celles du haut. Cette variation morphologique s'explique par une réaction morphogénétique à la qualité des radiations reçues : les radiations bleues accélèrent les divisions cellulaires (donc l'initiation) de plusieurs espèces d'algues (GOURGAUD-LARPENT et LARPENT 1973, JONES et GALLOWAY 1979); et NORTON (1975) pense que la lumière est le facteur majeur influençant la morphologie. C'est probablement le cas sur le terrain pour le L. pinnatifida ; cependant, en culture, son comportement est sensiblement différent et fait intervenir l'irradiance et la durée d'émersion en tant que facteurs complémentaires d'aussi grande importance que la qualité de la lumière. En effet, les expériences nous ont appris qu'à forte irradiance, le bleu manifeste un effet plus morphogène que le vert et le jaune ; mais le vert et le jaune sont aussi morphogènes dans une moindre mesure, l'un à forte irradiance, l'autre sous des irradiances moyennes à fortes. Irradiance et qualité de la lumière forment donc un couple dont l'efficacité sur l'initiation varie selon la valeur de l'irradiance. Les observations réalisées chez le L. hybrida apportent des arguments complémentaires : comme chez le L. pinnatifida, les plus fortes irradiances en bleu assurent la meilleure initiation ; le résultat est logique en ce qui concerne la qualité de la lumière pour une algue située à la base du peuplement de L. pinnatifida, mais inattendu dans le cas de l'irradiance pour une espèce peu tolérante, d'autant plus qu'avec les lumières verte et jaune, elle préfère les énergies moyennes.

Nos résultats sont tout à fait conformes quant à l'action du bleu et de l'irradiance à une série de travaux relatifs à ce problème et effectués sur différents matériels : TERBORGH et THIMANN (1964) ; RENTSCHLER 1967 ; LARPENT 1968 ; CHEN, EDELSTEIN et McLACHLAN (1970) ; LARPENT-GOURGAUD, LARPENT et JACQUES (1971) ; DUCHER, LARPENT-GOURGAUD et LARPENT (1975) ; PEDERSEN (1978). On peut interpréter, avec MARIANI-COLOMBO, ORSENIGO-SOLAZZI et TOLOMO (1976), les modifications morphologiques du L. pinnatifida consistant en un accroissement de la surface exposée à la lumière comme une réponse à la variation des facteurs lumière et irradiance. Ceci explique

le port prostré des jeunes frondes en développement, la symétrie nettement bilatérale des axes dressés, la symétrie axiale des stolons et les transformations possibles de la symétrie selon la position. Chez le L. hybrida, le phénomène de compensation de l'aplatissement de la fronde se traduit par une plus grande tolérance énergétique dans les longueurs d'onde les plus morphogènes (bleu).

Les deux grandes composantes (qualité de la lumière et irradiance) se doublent d'une troisième non négligeable : la durée d'émersion. Les conditions de terrain et de laboratoire sont totalement différentes. Dans les cultures, les algues reçoivent le même type de lumière qu'elles soient immergées ou émergées alors que dans les conditions naturelles une lumière bleue en émersion et une lumière jaune en immersion sont pratiquement irréalisables. Manifestement, les algues s'accommodent de ces conditions artificielles : le L. pinnatifida est adaptable à la variation des trois paramètres tout en montrant une préférence pour les conditions d'émersion les plus proches des naturelles (B_4 -10 000, V_4 -10 000, J_4 -7 500, J_8 -10 000) ; par contre, il recherche des énergies fortes. Le L. hybrida est aussi adaptable, il tolère bien les plus longues durées d'émersion (B_{12} -10 000, V_8 -7 500, J_8 -7 500) sous réserve qu'il ne reçoive pas de lumière de la partie lointaine du spectre sous des irradiances trop fortes, ce qui contribue à expliquer sa répartition stricte.

II. - SUR LA RYTHMICITE

L'initiation périodique n'a pu être mise en corrélation stricte avec aucun des paramètres testés. Nous pensons qu'ils exercent une influence mais que celle-ci est subordonnée à un facteur interne à l'algue. Ce facteur dépend probablement de l'état de développement (initiation et croissance) des parties jeunes et nouvellement formées dans lesquelles existent des phénomènes d'inhibitions cellulaires qui conditionnent l'expression de la rythmicité. En effet, il est nécessaire que la pousse néoformée ait atteint une certaine taille et une certaine épaisseur pour qu'une nouvelle phase de poussée se manifeste ; il faut que la parenchymatisation ait débuté. Ceci soumet la rythmicité d'une part à l'initiation et d'autre part à la croissance et l'interdépendance des deux phénomènes masque l'influence des facteurs du milieu.

III. - SUR LA CROISSANCE

Deux remarques vont orienter la discussion. En expérience courte (phase d'immersion), il y a une différence significative entre les résultats en fonction de la qualité de la lumière et de l'irradiance dans la plupart des cas ; l'adaptabilité et la réponse à ces paramètres sont donc immédiates. En expérience longue (avec phase d'émersion), on observe aussi des différences significatives ; l'adaptabilité et la réponse se maintiennent et sont modulées en fonction de la durée d'émersion.

La variabilité de la concentration en pigments est rapportée par plusieurs auteurs. MOON et DAWES (1976) ont prouvé qu'elle variait en fonction de l'âge de la plante et du mois. Comme il existe une corrélation entre la concentration en pigments et la photosynthèse, ils tirent la conclusion que l'algue s'adapte à son environnement marin benthique par changement des concentrations en pigments. Selon LARPENT et coll. (1976), les radiations jaunes et rouges engendrent l'évolution de la teneur cellulaire en chlorophylle totale et leur effet est d'autant plus marqué que les tissus sont physiologiquement moins actifs et les thalles âgés. La variabilité de l'activité photosynthétique en fonction de la durée d'émersion a été mise en évidence par STROMGREN (1977c). D'autres paramètres méritent aussi d'être pris en compte : le moment de la journée (LEVAVASSEUR et GIRAUD 1982), la saison (STROMGREN 1977b, NIEMECK et MATHIESON 1978, CHOCK et MATHIESON 1979) ce qui complique la compréhension du fonctionnement de l'appareil photosynthétique et de la répartition des deux espèces sur le littoral.

Nous tenterons de tirer ces deux problèmes au clair en commençant par comparer le comportement des **Laurencia** vis-à-vis des conditions de l'expérience courte dans laquelle n'interviennent que qualité de la lumière et irradiance.

L'appareil photosynthétique fonctionne différemment chez les deux espèces. Les taux de pigments ne varient pas de la même manière quand elles sont placées dans les mêmes conditions : le **L. pinnatifida** présente une plus grande adaptabilité que le **L. hybrida** et les deux algues réagissent de manière inverse au couple qualité-irradiance en bleu et jaune. L'examen des témoins prélevés côte à côte sur le terrain suggérait déjà cette idée. En effet, la concentration des trois pigments recherchés est toujours plus forte chez le **L. hybrida** que chez le **L. pinnatifida** (à quelque niveau qu'il se trouve), la différence la plus importante du rapport entre les concentrations respectives en PE, PC et Chl siège au niveau de la PE alors que les deux autres rapports sont du même ordre de grandeur ; enfin, les rapports PE/Chl et PE/PC sont beaucoup plus élevés chez le **L. hybrida** que l'on peut donc soupçonner de photosynthétiser prioritairement par l'intermédiaire de la PE contrairement au **L. pinnatifida** de même niveau. La mise en corrélation de la photosynthèse nette maximale avec les concentrations en pigments et les valeurs des rapports de leurs concentrations apporte des précisions sur le fonctionnement de l'appareil photosynthétique : - En bleu (excitation des Chl et PE), le L. pinnatifida optimise toutes ses concentrations en pigments et tous les rapports entre concentrations ; le L. hybrida ne manifeste une réponse optimale que dans les transferts pigments accessoires - chlorophylles.

- En vert (excitation de PC et PE), le L. pinnatifida augmente sa concentration en PE et tous les rapports entre pigments ; le L. hybrida a des taux de PC et PE élevés de même que les rapports PE/PC et PC/Chl.
- En jaune (excitation de Chl), la non signification des différences entre les résultats de la photosynthèse nette ne permet pas d'avancer d'interprétation.

Dans les deux cas évoqués, on peut imputer à la PE, à la Chl et à leurs relations la responsabilité de la différence de fonctionnement de l'appareil photosynthétique des deux espèces. Cette explication est confirmée par la réponse à la lumière blanche témoin (qui excite l'ensemble des pigments) dans laquelle, en dernier ressort, la Chl a l'action primordiale, soit par le jeu de sa propre concentration associé à celui du transfert de la PE à la PC (L. pinnatifida), soit par le jeu de la concentration de l'ensemble des pigments associé à celui des transferts des pigments accessoires à la Chl. Une autre confirmation est donnée par la concentration en PE des témoins prélevés à un même niveau et chez qui le L. hybrida a une plus forte concentration en PE que le L. pinnatifida ; de plus, dans un peuplement de L. pinnatifida, le taux de PE varie avec la position de l'algue, les plus fortes concentrations se trouvant dans les algues du haut de zone. Ces observations et les résultats des expériences y compris l'absence de signification des valeurs en jaune suggèrent que la PE est le pigment clé du système pour les deux espèces. Le L. hybrida base sa photosynthèse plus exclusivement sur la PE qu'il maintient en forte concentration (sur le terrain) et qui lui permet d'activer sa Chl. Cela explique sa position dans une zone où il reçoit une lumière plutôt verte excitant mieux la PE que la Chl. Sa répartition stricte est à la fois la traduction de sa mauvaise réponse en bleu qui ne lui permet pas de croître là où cette lumière est trop enrichie en bleu et de son exigence d'une irradiance précise dans le jaune. Le L. pinnatifida, plus compétitif, a montré qu'il utilisait à la fois la Chl et la PE, l'une avec les lumières à dominante bleue, l'autre avec les lumières à dominante verte en adaptant son taux de pigments comme le montrent à la fois les expériences et les témoins de terrain, d'où l'amplitude de sa répartition.

Les conclusions de cette expérience sont que les algues se montrent capables de s'adapter dans une certaine mesure à des conditions de vie (ou de culture) variables et cela apporte des arguments en faveur de l'adaptabilité chromatique. L'adaptabilité chromatique par la variation de la concentration en pigments a été étudiée par KOSOVEL et TALARICIO-BISIACCHI (1975) qui estiment que les variations sont imputables au flux d'énergie de la lumière et en déduisent une adaptation chromatique fonctionnelle. Nos résultats sont à la fois en accord et en contradiction avec ceux de ces auteurs : en accord pour les variations de concentration en pigments selon les conditions, et c'est dans le sens de l'évolution du système PE-Chl qu'il faut rechercher les raisons de cette adaptabilité, mais en contradiction pour la relation concentration en pigments - irradiance. En effet, nos résultats prouvent qu'à la relation concentration en pigments - irradiance, il faut adjoindre le facteur qualité de lumière. De plus et en opposition avec les résultats de ces auteurs, la concentration en PE s'élève dans des conditions où la lumière arrive sous une irradiance plus forte et sous une qualité différente (plus riche en jaune, moins riche en bleu). Ces observations nous confortent dans l'idée que qualité de la lumière et irradiance sont des paramètres indissociables qui conditionnent ensemble l'adaptabilité chromatique. La complémentarité des pigments favorise donc le rendement de la photosynthèse (YOCUM in BLINKS 1951, DUYSENS 1952) mais elle n'est pas une condition obligatoire (HAXO et BLINKS 1950, FRENCH et YOUNG 1952) puisque par le biais de la concentration en pigments, l'algue peut s'adapter et rétablir une photosynthèse correcte. Il faut donc se rattacher à l'opinion de MOON et DAWES (1976) sur l'adaptabilité et adopter celle de RAMUS (1984) à propos de l'irradiance sur la concentration en pigments. Nos recherches confirment les expériences de MATHIESON et NORALL (1975) qui décrivent des changements adaptatifs selon la position de l'algue sur le littoral puisqu'un individu de L. pinnatifida prélevé dans une partie précise de sa ceinture est susceptible de s'adapter aux conditions subies par d'autres placés plus haut ou plus bas.

Au cours de l'expérience longue, sont apparues de nouvelles pousses qui n'ont pas la même couleur que les anciennes et donc pas les mêmes concentrations en pigments. Selon les hypothèses de MOON et DAWES (1976) et de LARPENT et coll. (1976), les nouvelles pousses ont manifesté une réponse, principalement par la stimulation des pigments hydrosolubles et les parties âgées par celle des chlorophylles. Nous avons de plus introduit un nouveau facteur de variation : la durée d'émersion. La croissance globale mesurée sera le reflet de l'action de l'ensemble de ces paramètres, d'où l'intérêt de la comparaison des résultats entre expériences courtes et longues.

Les résultats relatifs à la croissance globale sont conformes en vert et en jaune à ceux obtenus en expérience courte ; par contre, en bleu, ils sont contradictoires. L'examen des blocs diagrammes met en évidence des similitudes de réponse à l'action du vert et du jaune pour les longues durées d'émersion et les plus fortes irradiances. Ceci suggère une modification du rendement photosynthétique de l'algue en fonction du moment où la lumière est reçue (émersion-immersion). La réponse en bleu est totalement différente, et à moyenne irradiance ne dépend pas de l'émersion. D'autres similitudes apparaissent d'une part entre le bleu et le vert chez qui la durée d'émersion n'intervient pas à moyenne irradiance, d'autre part entre le vert et le jaune chez qui l'irradiance n'a pas d'action à émersion moyenne. Ces résultats rappellent l'influence du couple qualité de la lumière - irradiance sur les pigments et la photosynthèse et leur associe la durée d'émersion intervenant différemment selon la qualité de la lumière et l'énergie. En bleu, le L. hybrida donne une réponse qui dépend plus de l'irradiance que de la durée d'émersion ; en vert et jaune, le facteur prépondérant est la durée d'émersion à condition d'être associé à une énergie forte.

La croissance globale est donc liée aux trois facteurs étudiés qui agissent simultanément et de manière indissociable. Le L. hybrida tolère d'assez fortes irradiances en phase d'émersion sous une température fixée dans les limites des conditions naturelles et sans dessiccation. Ce résultat est en accord avec ceux de DAWES et coll. (1976). La durée d'émersion est partiellement et indirectement responsable des allongements. STROMGREN (1977c), QUADIR et coll. (1979), DRING et BROWN (1982) ont attribué cette action à la dessiccation qui agit en augmentant la vitesse de photosynthèse ; néanmoins, QUADIR et coll. (1979) ont montré que parmi les trois algues qu'ils étudiaient, l'algue rouge de bas niveau photosynthétisait dans les meilleures conditions en immersion ou en émersion si elle n'avait pas perdu plus de 10 % de son eau. Notre installation éliminant la possibilité d'une dessiccation importante, on peut admettre que nous nous trouvons dans des conditions fort proches de celles de leur expérience et conclure avec eux que ce résultat est intéressant et inattendu pour une algue rouge de bas niveau, mais qu'il reste inexpliqué.

IV. - COMPARAISON DE L'INITIATION ET DE LA CROISSANCE

Le L. pinnatifida manifeste pour son initiation une préférence envers une série de conditions proches des naturelles pour une fraction de son peuplement : les irradiances optimales en bleu, vert et jaune ont un gradient corrélé avec le degré de pénétration de la lumière qui permet à la base du peuplement de répondre en phase d'immersion (émersion optimale courte en bleu, vert et jaune). Le jaune en émersion moyenne et à irradiance plus forte contribue plus que les autres lumières à l'initiation dans les parties hautes du peuplement en phase d'émersion. Il y a correspondance absolue entre les valeurs de ces paramètres et ceux induisant la concentration optimale. Les conditions d'initiation et de croissance étant très proches, le peuplement est de plus en plus dense et de mieux en mieux développé au fur et à mesure que l'on descend dans la ceinture, principalement à cause de l'action morphogène, privilégiée du bleu et de son action trophogène en immersion. Le peuplement est moins développé mais se maintient plus haut grâce à l'action morphogène et trophogène du vert et du jaune avec des émersions plus longues.

Chez le L. hybrida, les conditions d'une initiation et d'une croissance optimales sont assez différentes entre elles ; en bleu, les conditions d'une initiation optimale sont plus éloignées des conditions naturelles que celles de la croissance : la réunion des trois paramètres longue durée d'émersion, forte énergie en lumière à dominante bleue est pratiquement irréalisable dans la nature. Le L. hybrida ne descend pas aussi bas que le L. pinnatifida pour ces raisons. Par contre, sa croissance optimale pour toute irradiance en émersion courte et pour toute durée d'émersion à une irradiance moyenne lui donne une double possibilité de croissance grâce au bleu en émersion et en immersion. Les lumières verte et jaune ont des effets parallèles sur l'initiation et la croissance ; néanmoins, l'initiation optimale est produite avec des durées d'émersion plus courtes et des irradiances plus faibles que celles nécessaires à la croissance. Il y a correspondance entre l'irradiance de la croissance maximale, de la photosynthèse la plus élevée et des concentrations en pigments les meilleures. La limite supérieure du peuplement est imposée par la non coïncidence entre les durées d'émersion optimales pour l'initiation et la croissance et par la distorsion avec le couple V_{12} -10 000 correspondant à la plus faible initiation et à la plus forte croissance, même s'il n'existe pas d'incompatibilité pour J12-10 000. Ces résultats soulignent une fois de plus l'action prioritaire de la PE chez cette espèce.

CONCLUSION

•

L'initiation, la rythmicité et la croissance sont dépendants des trois paramètres : qualité de lumière, irradiance et durée d'émersion qui agissent en association. Les deux espèces sont susceptibles de s'adapter plus ou moins bien à la variation des conditions que ce soit dans leur initiation ou leur croissance et le degré d'adaptabilité conditionne leur répartition.

Le L. hybrida est l'algue la moins adaptable, limitée dans son initiation vers le bas par une impossibilité de réalisation des conditions optimales et vers le haut par une intolérance des fortes énergies avec des qualités de lumière reçues plutôt en période d'émersion. Il y a aussi incompatibilité des conditions d'initiation et de croissance optimales ; comme l'initiation est un préalable à la croissance, ce sont les limites hors desquelles l'initiation est difficilement possible qui vont régir la position de L. hybrida. Ce résultat souligne la différence d'organisation des phénomènes initiation et croissance. Le L. hybrida n'est pas une espèce très compétitive et il y a correspondance entre le manque de compétitivité morphogénétique et physiologique (algue sans structures rhizoïdiennes, capable de régénérer, à reproduction sexuée et ayant donné le plus souvent des organes reproducteurs en culture, assez tolérante aux paramètres testés).

Le L. pinnatifida, par contre, est beaucoup plus adaptable ; il sait tirer parti de toutes les qualités de lumière et dans les mêmes conditions d'irradiance pour l'initiation et la croissance. La correspondance totale de ces paramètres pour les deux phénomènes favorise une répartition étendue avec néanmoins des différences d'allure dans le peuplement montrant l'efficacité morphogène prioritaire du bleu en bas de zone. Cette espèce est très compétitive et il y a convergence entre la compétitivité morphogénétique et physiologique (algue avec structures rhizoïdiennes, pousses sur stolons et frondes prostrées, capable de régénérer, à reproduction sexuée quasiment inexistante et qui n'a pas donné d'organes de reproduction en culture, très tolérante aux paramètres testés). Nous n'avons pas trouvé de lien très net entre la rythmicité et la croissance à cause de l'interdépendance de l'initiation, de la croissance et de l'état de l'algue.

En conclusion, notre contribution incite à abandonner les hypothèses anciennes concernant la répartition des algues et imputant leur distribution verticale à leurs tolérances physiologiques, aux conditions atmosphériques en phase d'émersion (DOTY 1957) et en particulier aux paramètres physiques : insolation, température, dessiccation, précipitations (LEWIS 1964). De la même manière, on ne peut plus adhérer entièrement à l'idée des biologistes marins qui penchent pour une explication plutôt axée sur les intéractions biologiques (CONNEL 1961, PAINE et VADAS 1969, DAYTON 1975, PAINE 1979, LUBCHENCO 1980). Par contre, la combinaison des deux groupes de facteurs suggérée par CAREFOOT (1977) et LEWIS (1977) est une explication qui concorde beaucoup mieux avec nos recherches et en particulier pour le **L. pinnatifida** (population de **L. pinnatifida** et zone des Balanes, allure différente du peuplement dans le haut et le bas de la zone, rôle de l'abroutissement sur divers phénomènes morphogénétiques, etc...), étant bien entendu que cette répartition n'est pas statique mais qu'elle peut varier avec les saisons, les années, et principalement en fonction de la topographie (DRUEHL et GREEN 1982). Cette hypothèse donne quand même la priorité aux facteurs physiques qui établissent, comme nous l'avons montré, une gamme de conditions que les algues sont susceptibles de tolérer. .

. . . .

C O N C L U S I O N G E N E R A L E

Au terme de ce travail, un bilan de nos connaissances sur la Biologie des Laurencia du littoral boulonnais peut être élaboré.

SYSTEMAT IQUE

D'un point de vue systématique, il est impossible pour l'instant d'intégrer les Laurencia de notre littoral dans une des classifications, qu'elle soit ancienne ou actuelle. Il faut retenir néanmoins :

- que le Laurencia obtusa a tous les caractères du sous-genre Laurencia,

- que le Laurencia hybrida a des caractères relevant à la fois des sous-genres Spectabilis et Chondrophycus,

- que le Laurencia pinnatifida a des caractères définissant le sous-genre Spectabilis.

PEUPLEMENTS

L'étude des peuplements a montré qu'il existe une ceinture des Laurencia, large pour le Laurencia pinnatifida, étroite pour le Laurencia hybrida et localisée au tiers inférieur de celle de Laurencia pinnatifida. Cette dernière représente plus de la moitié de la biomasse dans sa ceinture. De par sa large répartition verticale au niveau des basses mers de morte eau, elle subit de fortes variations des conditions de milieu et son optimum écologique se situe environ au milieu de sa zone de répartition.

MORPHOGENESE

Les trois espèces étudiées ont une morphologie et une anatomie assez peu différentes, mais une stratégie de colonisation originale, qui sont en partie le résultat d'une variabilité de construction du thalle en réponse à des facteurs du milieu.

La construction du thalle, par la cellule apicale, épouse le même schéma global chez les trois espèces. Il convient de souligner le rôle essentiel de la cellule coxale qui joue à la fois le rôle de cellule-mère du trichoblaste, de cellule-mère de la pleuridie et de cellule à partir de laquelle aura lieu la parenchymatisation par l'intermédiaire de la péricentrale ; ceci selon une chronologie rigoureuse et en réponse à des gradients d'inhibition. Ce type de thalle est rapporté à une variante du cladome rhodoméloïde (avec une seule coxale par axiale) que nous proposons d'appeler thalle laurencioïde. L'étude des modalités de croissance et des néoformations chez le Laurencia pinnatifida a prouvé que la croissance en longueur et en épaisseur du thalle sont des phénomènes successifs et dépendants. Cette observation corrobore les conclusions tirées à propos du fonctionnement de la coxale.

Les néoformations acquises chez le Laurencia pinnatifida sont toujours uniques, issues du centre de la partie blessée et donc d'un territoire cellulaire voisin de l'axe. Ce sont des régénérations.

Les rhizoïdes du Laurencia pinnatifida, dont l'évolution a été suivie, résultent d'une réaction à un contact et sont engendrés par la périphérie de la zone centrale.

La dualité d'origine des régénérations et des rhizoïdes, la différence de construction entre une pousse (chez qui l'axe n'est plus apparent) et un rhizoïde (chez qui on retrouve le filament primaire) mettent en valeur le rôle important de la coxale dans la détermination des territoires morphogénétiques et de leurs potentialités.

CYTOLOG IE

L'étude cytologique a confirmé l'existence des divers territoires précédemment définis, correspondant à des ensembles de cellules à aspect caractéristique, à contenu identique et à vocation précise.

CULTURES

Le protocole expérimental que nous avons déployé nous a permis de mettre en évidence l'interdépendance des paramètres testés (qualité de la lumière, irradiance et durée d'émersion) sur l'initiation, la rythmicité et la croissance.

Le L. pinnatifida est l'algue la plus adaptable aux variations de condition du milieu. Son adaptabilité se traduit par une convergence des conditions favorables à l'initiation et à la croissance. Le L. hybrida, par contre, présente une divergence de certaines des conditions favorables à l'initiation et à la croissance.

Il existe ainsi une adaptabilité fonctionnelle des pigments en particulier, qui suggère que la complémentarité des pigments est un facteur suffisant qui optimise la réponse, mais qu'il n'est pas un facteur nécessaire. L'adaptabilité fonctionnelle est plus grande chez le L. pinnatifida que chez le L. hybrida. On ne peut pas établir de hiérarchie stricte entre les différents paramètres qui interviennent selon la manière dont ils sont assemblés. Les réponses des algues sont modulées selon l'association, ce qui souligne encore leur grande adaptabilité.

Enfin, il y a une convergence entre la compétitivité physiologique et la compétitivité morphogénétique des deux algues étudiées, qui explique assez bien leur répartition. La rythmicité s'explique mal à cause de l'interdépendance de l'initiation et de la croissance dans sa réalisation.

BIBLIOGRAPHIE

•

ABDEL RAHMAN M.H.M., 1981. - Le cycle de développement de l'Acrochaetium unifilum (Rhodophycées, Acrochaetiales). Cryptogamie : Algologie <u>11</u> (4) : 241-252.

- ABDEL RAHMAN M.H.M., 1982a. Photopériodisme chez Acrochaetium asparagopsis (Rhodophycées). I - Réponse à une photopériode de jours courts au cours de la formation de tétrasporocystes. *Physiol.* Vég. <u>20</u> (2) : 155-164.
- ABDEL RAHMAN M.H.M., 1982b. Photopériodisme chez Acrochaetium asparagopsis (Rhodophycées, Acrochaetiales). Influence de l'interruption de la nyctipériode par un éclairement blanc ou monochromatique sur la formation de tétrasporocystes. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. III, <u>294</u>: 389-392.
- ABDEL RAHMAN M.H.M., 1982c. The involvment of an endogenous circadian rythm in photoperiodic timing in Acrochaetium asparagopsis (Rhodophyta, Acrochaetiales). Br. Phycol. J. <u>17</u>: 389-400.
- ABDEL RAHMAN M.H.M. et F. MAGNE, 1981. Le cycle de développement de l'Acrochaetium asparagopsis (Rhodophycées, Acrochaetiales). Cryptogamie : Algologie 11 (3) : 163-170.

AGARDH C.A., 1822. - Species algarum. Lund, vol. I, pars 2.

AGARDH C.A., 1824. - Systema Algarum. Lund.

4-1-2

.....

•

.:

- AGARDH J.G., 1863. Species genera et ordines algarum. Lund, vol. 2 (3).
- AGARDH J.G., 1876. Epicrisis systematis floridearum. In : Species, genera et ordines algarum. Ed. T.O. WEIGEL, Liepzig, vol. $\underline{3}$ (1).

AGARDH J.G., 1879. Florideernes morfologi. Stockholm.

- ARDISSONE F., 1883. Phycologia mediterranea. Mem. Soc. Crittogam. Ital., Varese, vol. I.
- ARDRE F., 1967a. Remarques sur la structure des Pterosiphonia (Rhodomélacées, Céramiales) et leurs rapports systématiques avec les Polysiphonia. Rev. Algol. IX (1) : 37-77.

- ARDRE F., 1967b. Nouvelles remarques sur la structure des Pterosiphonia (Rhodomélacées, Céramiales) et leurs rapports systématiques avec les Polysiphonia. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, 264, 2192-2195.
- AUSTIN A.P., 1956. Chromosomes counts in the Rhodophyceae. Nature Lond., 178 : 370-371.
- BAILEY J.L., A.G. WHYBORN, A.D. GREENWOOD, R.M. LEECH and J.P. WILLIAMS, 1963. - The osmiophilic globules of chloroplasts. Biochem. J. <u>88</u> (2): 27-28.
- BARTLETT R.B. and G.R. SOUTH, 1973. Observations of the life history of Bryopsis hypnoides Lamour. from Newfoundland : a new variation in culture. Acta Bot. Neerl. 22 (1) : 1-5.
- BERTHOLD G., 1882. Uber die Verteilung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichnis der bisher dasebstbeobachteten Arten. Mitt. Zool. Stat. Neapel 3, 393-536.
- BIEBL R., 1972. Temperature resistance of marine algae. Proc. of the 7th Intern. Seawed Symposium, Sapporo (Japan), 8-12 août 1971, p. 23-28.
- BISALPUTRA T., P.C. RUSANOWSKI and W.S. WALKER, 1967. Surface activity, cell wall and fine structure of pit connection in the red alga Laurencia spectabilis. J. Ultrast. Res. 20 : 277-289.
- BISALPUTRA T., 1974. Plastids. In : Algal physiology and biochemistry. Ed. STEWARD, Oxford.
- BODARD M., 1968. L'infrastructure des "corps en cerise" des Laurencia (Rhodomélacées, Céramiales). C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, <u>266</u>: 2393-2396.
- BODARD M. et J. GODIN, 1976. Eléments de morphogenèse des algues rouges. I - Les Laurencia : une construction originale des cladothalles parenchymateux. Phycologia 15 : 263-274.
- BOROWITZKA M.A., 1978. Plastid development and floridean starch grain formation during carposporogenesis in the coralline red alga *Lithothrix* aspergillum Gray. Protoplasma 95 : 217-228.

BORY J.B., 1849 in KÜTZING F.T. - Species algarum. Leipzig.

- BOUCK G.B., 1962. Chromatophore development, pits and other fine structure in the red alga Lomentaria baileyana (Harv.) Farlow. J. Cell Biol. 12 : 553-566.
- BOUTLER J., L. CABIOCH et J.R. GRALL, 1974. Quelques observations sur la pénétration de la lumière dans les eaux marines au voisinage de Roscoff et ses conséquences écologiques. Bull. Soc. Phycol. Fr. <u>19</u>: 129-140.
- BOWEN C.C. and T.E. JENSEN, 1965. Blue-green algae : fine structure of the gas vacuoles. Science 147 : 1460-1462.

BRAND F., 1895. - Über Batrachospermum. Bot. Centralbl. 61 : 280-284.

- CACCAMESE S., R. AZZOLINA, R.M. TOSCANO and K.L. RINEHART Jr., 1981. Variations in the halogenated metabolites of Lawrencia obtusa from Eastern Sicily. Biochem. Syst. Ecol. 9 (4) : 241-246.
- CAREFOOT T.H., 1977 Pacific sea shores : a guide to intertidal ecology. Ed. DOUGLAS J.J., Vancouver.

CELAN M., 1941. - Recherches sur les algues rouges. Rev. Cytol. Biol. vég. 5 : 1-168.

CHADEFAUD M., 1952. - La leçon des Algues. Ann. Biol., ser. 3, 28 : 9-25.

CHADEFAUD M., 1954. - Sur la morphologie de quelques Céramiacées. Rev. Algol., ser. 2, 1 : 71-87.

CHADEFAUD M., 1960. - Traité de Botanique. II - Les végétaux non vasculaires. Ed. Masson, Paris.

- CHADEFAUD M., 1967. Remarques sur la tagmatisation et la phyllotaxie des Floridées-Rhodomélacées. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, <u>264</u> : 2888-2890.
- CHAMBERLAIN A.H.L. and L.V. EVANS, 1973. Aspects of spore production in the red alga Ceramium. Protoplasma 76 : 139-159.

CHAUVIN J.F., 1830. - In : DE CANDOLLE A.P. et J.E. DUBY. - Botanicon Gallicum. Ed. Desray, Paris.

- CHEMIN E., 1924. La sensibilité au contact chez les Algues. Rev. Algol. <u>1</u>: 213-222.
- CHEMIN E., 1927. Recherches expérimentales sur l'enroulement des vrilles de quelques Algues marines. C. R. Soc. Biol. Paris 97 : 1387-1388.
- CHEN L.C.M., T. EDELSTEIN and J. McLACHLAN, 1970. Vegetative development of the gametophyte of Bonnemaisonia hamijera from a filamentous state. Can. J. Bot. 48 : 522-525.
- CHEN L.C.M. and J. McLACHLAN, 1972. The life history of Chondrus crispus in culture. Can. J. Bot. 50 : 1055-1060.
- CHEN L.C.M. and A.R.A. TAYLOR, 1978. Medullary tissue culture of the red alga Chondrus crispus. Can. J. Bot. 56 : 883-886.
- CHOCK J.S. and A.C. MATHIESON, 1979. Physiological ecology of Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis and its detached ecad scorpioides (Hornemann) Hauck (Fucales, Phaeophyta). Bot. Mar. 22 : 21-26.
- CONNEL J.H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle Chtamalus stellatus. Ecology 42 : 710-723.
- CONRAD H.M. and P. SALTMAN, 1962. Growth substances. In : Physiology and Biochemistry of Algae, Ed. LEWIN R.A., Academic Press, New-York.
- CORTEL-BREEMAN A.M. and C. VAND DEN HOEK, 1970. Life history studies on Rhodophyceae. I - Acrosymphytum purpuriferum (J. Ag.) Kyl. Acta. Bot. Neerl. 19 (2) : 265-284.
- CORTEL-BREEMAN A.M. and A. TEN HOOPEN, 1978. The short day reponse in Acrosymphytum purpuriferum (J. Ag.) Sjöst (Rhodophyceae, Cryptonemiales). Phycologia <u>17</u> (2) : 125-132.
- COTTON A.D., 1912. Clave Island Survey, Pt. 15n Marine Algae. Proc. Roy. Irish Acad. <u>31</u>.
- CRIBB A.B., 1958. Records of marine algae from southeastern Queensland. III - Laurencia Lamx. Univ. Queensland Pap., Dept. Bot. <u>3</u> (19) : 159-191.

CROUAN H.M., 1827. - Florule du Finistère. Brest, 🦢

- DANGEARD P., 1940. Recherches sur les enclaves iridescentes de la cellule des algues. Le Botaniste 21 : 31-62.
- DANGEARD P., 1947. Recherches sur les communications intercellulaires chez les Floridées. Le Botaniste 33 : 105-156.
- DAWES C.J., R. MOON and J. LACLAIRE, 1976. Photosynthetic responses of the red alga, Hypnea musciformis (Wulfen) Lamouroux (Gigartinales). Marine Sci. 26 (4): 467-473.
- DAYTON P.K., 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. Ecol. Monogr. 45 : 137-158.
- DEBRAY F., 1883. Les algues marines du Nord de la France. Mém. Soc. Sci. Agriculture et Arts Lille <u>13</u>, 4° ser. et Bull. Soc. Linn. Nord Fr. 6 : 291-351.
- DEBRAY F., 1885. Catalogue des Algues marines du Nord de la France. Bull. Soc. Linn. Nord Fr. 6 : 199-246.
- DEBRAY F., 1899. Florule des algues marines du Nord de la France. Bull. Scient. du Nord de la France et de Belgique 32 : 1-193.

DE CANDOLLE A.P., 1815. - Flore Française. Paris.

- DE CANDOLLE A.P. et J.E. DUBY, 1830. Botanicon Gallicum. Ed. Desray, Paris.
- DENYS G., 1910. Anatomische Untersuchungen an Polyides rotundus Gmel. und Furcellaria fastigiata Lam. Jahrb. Hamburg Wiss. Anstalt <u>III</u> (27) : 1-31.
- DE TONI J.B., 1903. Sylloge Algarum. Vol. <u>IV</u> : Florideae, Sec. III -Patavii.
- DIXON P.S., 1970. The Rhodophyta : some aspects of their biology, II. Ocean. Mar. biol. Ann. Rev. 8 : 317.
- DODGE J.D., 1973. The fine structure of algal cells. Ed. Academic Press, London.

- DOTY M.S., 1957. Rocky intertidal surfaces. Mem. Geol. Soc. Am. <u>67</u>: 535-585.
- DRING M.J. and F.A. BROWN, 1982. Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion : a renewed search for physiological causes of zonation. Mar. Ecol. Prog. Ser. <u>8</u> : 301-308.
- DROMGOOLE F.I., 1978. The effects of oxygene on dark respiration and apparent photosynthesis of marine macro algae. Aquat. Bot. 4 : 281-297.
- DRUEHL L.D. and J.M. GREEN, 1982. Vertical distribution of intertidal seaweeds as related to patterns of submersion and emersion. Marine Ecol. 9 : 163-170.
- DUCHER M., M. LARPENT-GOURGAUD et J.P. LARPENT, 1975. La notion de photopériodisme chez trois Chlorophycées et une Rhodophycée. Nov. Hedw. 26 : 373-383.
- DUYSENS L.N.M., 1952. Transfer of excitation energy in photosynthesis. Thèse, Université d'Utrecht, 96 p.

ENDLICHER S.L., 1843. - Genera Plantarum. Vindobonae, suppl. 3.

- FALKENBERG P., 1901. Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel <u>26</u>: 754 p.
- FELDMANN J., 1942. Les Algues marines de la Côte des Albères. IV -Rhodophycées (fin). Trav. Algol., ser I : 29-113.
- FELDMANNJ., 1954. Inventaire de la flore marine de Roscoff. Trav. Stat. Biol. Roscoff, suppl. 6. : 152 p.
- FELDMANNJ., 1966. Les types biologiques d'algues marines benthiques. Bull. Soc. bot. Fr., Mém. Coll. Morphologie 1965, 113 : 45-60.
- FELDMANNJ., 1977. Liste des Rhodophycées des côtes de la France, de la Péninsule Ibérique et de la Méditerranée occidentale. Document dactylographié, 20 p.

- FELDMANN J. et G. FELDMANN, 1943. Le développement des spores et le mode de croissance de la fronde chez Spyridia filamentosa (Wulf.) Harvey. Bull. Soc. Hist. nat. Afrique-Nord 34 : 213-221.
- FELDMANN J. et G. FELDMANN, 1958. Recherches sur quelques Floridées parasites. Rev. Gen. Bot. 65 : 49-127.
- FELDMANN J. et G. FELDMANN, 1966. Sur le Gymnothamnion elegans (Schowsboe) J. Ag. et la situation des organes femelles chez les Céramiacées. Rev. Gen. Bot. <u>73</u>: 5-17.
- FELDMANN J., G. FELDMANN et G. GUGLIELMI, 1977. Nouvelles observations sur l'ultrastructure des synapses des Rhodophycées. Rev. Algol. <u>12</u> (1-2) : 11-30.
- FELDMANN-MAZOYER G., 1940. Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. Thèse de Doctorat es-Sciences Naturelles, Alger, 510 p.
- FELICINI G.P. e O. ARRIGONI, 1967. Ricerche sulla rigenerazione in coltura di Pterocladia capillacea (Gmel.) Born. et Thur. Giorn. Bot. Ital. 101 : 123-129.
- FELICINI G.P. e O. ARRIGONI, 1970. Influenza dell' intensita luminosa sulla morfologia del tallo. *Giorn. Bot. Ital.* 104 : 35-47.
- FELICINI G.P. et C. PERRONE, 1972. Le rôle des proliférations de la fronde dans le cycle biologique de Petroglossum nicaense (Duby) Schotter (Rhodophycées, Gigartinales). Phycologia 11 (2) : 197-205.
- FENICAL W., 1975. Halogenation in the Rhodophyta a review. J. Phycol. 11 : 245-259.
- FENICAL M., 1976. Chemical variation in a new bromochamigrene derivative from the red seaweed Laurencia pacifica. Phytochemistry 15 : 511-512.
- FENICAL W. and J.N. NORRIS, 1975. Chemotaxonomy in marine algae : chemical separation of some Lawrencia species (Rhodophyta) from the Gulf of California. J. Phycol. 11 : 104-108.

- FRENCH C. and V.K. YOUNG, 1952. The fluorescence spectra of red algae and the transfer of energy from phycoerythrin to phycocyanin to chlorophyll. J. Gen. Physiol. 35 : 873-890.
- FRITSCH F.E., 1952. The structure and reproduction of the Algae. Ed. University Press, Cambridge, t. II.
- FUNK G., 1927. Die Algenvegetation des Golfes von Neapel. Publ. Staz. Zool. Napoli, suppl., 7.
- FUNK G., 1955. Beitrage zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel zugleich mikrophotografischer Atlas. Publ. Staz. Zool. Napoli, suppl., <u>25</u>: 178 p.
- GABE M., 1968. Techniques histologiques. Ed. Masson, Paris.
- GANTT E. and S.F. CONTI, 1966. Granules associated with the chloroplast lamellae of Porphyridium cruentum. J. Cell. Biol. U.S.A. <u>29</u> (3) : 423-434.
- GARBARY D.J., D. GRUND and J. McLACHLAN, 1978. The taxonomic status of Ceramium rubrum (Huds.) C. Ag. (Ceramiales, Rhodophyceae) based on culture experiments. Phycologia 17 (1): 85-94.
- GEHU J.M., 1964. L'algologie marine dans le Nord de la France. Bull. Soc. bot. Fr., 90e sess. extr., 111 : 368.
- GEHU J.M. et J. GEHU-FRANCK, 1958. Quelques observations sur la végétation algologique du Cap Gris-Nez (Pas-de-Calais). Bull. Soc. Bot. N. Fr. 11 : 125-137.
- GINSBURG-ARDRE F., 1966. La tagmatisation, la pseudodichotomie, la structure pseudosympodiale et les brachyblastes chez les Ceramium. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D., 262 : 1216-1219.
- GINSBURG-ARDRE F. et M. CHADEFAUD, 1964. Remarques et précisions sur la structure des Floridées rhodoméloïdes. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, <u>259</u> : 1429-1431.
- GLACON R., 1977 in R. KLING, 1978. Recherches des conditions optimales de croissance de Gracilaria verrucosa (Huds.) Papenf. (Gigartinales, Gracilariacées). Thèse de 3ème Cycle, Université de Lille I, 157 p.

GMELIN S.B., 1768. - Historia fucorum. Petropolis.

- GODIN J., 1970. Ultrastructure des trichoblastes chez Laurencia scoparia. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, 271 : 2290-2292.
- GODIN J., 1973a. Etude morphologique, anatomique, morphogénétique et cytologique des *Laurencia* de la Manche. Thèse de 3ème Cycle, Université de Lille I, 2 vol., 71 p.
- GODIN J., 1973b. Croissance et morphogenèse du Laurencia obtusa (Huds.) Lamour. (Céramiales-Rhodomélacées). Bull. Soc. Phycol. Fr. 18 : 8-13.
- GODIN J., 1973c. Structure des trichoblastes du Laurencia obtusa (Huds.) Lamour. (Céramiales, Rhodomélacées). Bull. Soc. Phycol. Fr. 18 : 14-19.

GODWARD M.B.E., 1966. - The chromosomes of the algae. Ed. Arnold, London.

- GOFF L.J., 1979. The biology of Harveyella mirabilis (Cryptonemiales, Rhodophyceae). VII - Structure and proposed function of host-penetrating cells. J. Phycol. 15 : 87-100.
- GOLENKIN M., 1894. Algologische Notizen. Bull. Soc. Imper. Naturalistes Moscou <u>2</u>.
- GOURGAUD-LARPENT M. et J.P. LARPENT, 1973. Lumière et morphogenèse du thalle de l'Acrochaetium sp. (Rhodophytes). Experientia 29 : 1160-1161.
- GREVILLE R.K., 1830. Algae Britanicae, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British Islands, belonging to the order Algae, with plates illustrative of the genera. Ed. McLachnan, Edinburgh, 218 p.
- GRUBB V.M., 1925. The male organs of the Florideae. J. Linn. Soc. (Bot.) <u>47</u>: 177-255.
- HALOS M.T., 1966. Remarques sur la morphologie des Céramiacées : la notion de brachycladome. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, <u>262</u> : 64-67.

HANSEN A., 1893. - Uber Stoffbildung bei Meeresalgen. Mitteil. Zool. Stat. Neapel <u>11</u>: 255.

246

- HARDY F.G. and B.L. MOSS, 1979. The effects of the substratum on the morphology of the rhizoids of Fucus germlings. East. Coast. Mar. Sci. 9: 577-584.
- HARFAUT C., 1972. Contribution à l'étude morphogénétique de Furcellaria fastigiata (L.) Lam. et de Polyides rotundus (Huds.) Grev. D.E.A., Université de Lille I, 55 p.

HARVEY W.H., 1846-1851. - Phycologia Britannica. London, 4 vol.

- HAUCK F., 1885. Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs in Robenhorst: kryptogamenflora. Leipzig, 2ème ed. vol. 2.
- HAUSWIRTH N., H. JUPIN et G. GIRAUD, 1973. Observations sur le plasmalemme et la structure de la paroi chez une Rhodophycée : Rhodosorus marinus G. Coll. de la S.F.M.E. Dijon, J. Microscopie 17 : 46.
- HAXO F.T. and L.R. BLINKS, 1950 in F.E. ROUND, 1973. The biology of the algae. Ed. Arnold, London.
- HEWSON W.D. and L.P. HAGER, 1980. Bromoperoxydases and halogenated lipids in marine algae. J. Phycol. 16 : 340-345.
- HOFFMANN A.J. and B. SANTELICES, 1982. Effects of light intensity and nutritients on gametophytes and gametogenesis of Lessonia nigrescens Bory (Phaeophyta). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 60 : 79-89.

HOOKER W.J., 1833. - British Flora. London, vol. 2.

- HOOKER J.D., 1845. The botany of the Antarctic voyage. I Flora Antarctica. Londres.
- HOOKER J.D. and W.H. HARVEY, 1845. Algae Antarcticae. Algae Novae Zelandiae. Lond. J. Bot. 4.

HUDSON G., 1762. - Flora Anglica. London.

HUMPHREY G.F. and D.V. SUBBA RAO, 1967. - Photosynthetic rate of the marine diatom Cylindrotheca closterium. Aust. J. mar. Freshwater Res. <u>18</u>: 123-127.
- INAGAKI K., 1933. Marine red algae of Oshoro Bay, Hokkaido and its adjacent waters. Kaiso Kenhyusyo Hokoku <u>2</u>: 1-77.
- ITO S., 1974. Form and function of the glycocalyx on free cell surfaces. Phil. Trans. R. Soc. London, B, <u>268</u> : 55-66.
- IVANOFF A., 1975. Introduction à l'océanographie : propriétés physiques et chimiques des eaux de mer. Ed. Vuibert, Paris,
- JONES T.W. and R.A. GALLOWAY, 1979. Effect of light quality and intensity on glycerol content in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae) and the relationships to cell growth osmoregulation. J. Phycol. <u>15</u>: 101-106.
- JUNGERS V., 1933. Recherches sur les plasmodesmes chez les végétaux. II - Les synapses des algues rouges. La Cellule 42.: 7-28.
- JUSSIEU A.L., 1789. Genera Plantarum secundum ordine naturales disposita. Paris.
- KANAMORI T., 1965. A list of the marine algae from the coasts of Yamagata Prefecture and Tobishima Island. Bull. Jap. Soc. Phyc. 13 (3) : 55-65.
- KAPRAUN D.F., 1978a. Field and cultural studies on selected north Carolina Polysiphonia species. Bot. Mar. 21 : 143-153.
- KAPRAUN D.F., 1978b. Field and culture studies on growth and reproduction of Callithamnion byssoides (Rhodophyta, Ceramiales) on North Carolina. J. Phycol. 14 : 21-24.
- KILAR J.A. and A.C. MATHIESON, 1978. Ecological studies of the annual red alga Dumontia incrassata (0:F. Müller) Lamouroux. Bot. Mar. 21: 423-437.
- KLING R., 1978. Recherches des conditions optimales de croissance de Gracilaria verrucosa (Huds.) Papenfuss. (Gigartinales, Gracilariacées). Thèse, Université de Lille I, 157 p.
- KLING R. et M. BODARD, 1974. Les néoformations chez les algues rouges. Bull. Soc. Phycol. Fr., 19 : 31-35.
- KOLKWITZ R., 1900. Beiträge zur Biologie der Florideen. Wiss. Meeresunters, N.F. IV, Abt. Helgoland, 1: 31-62.

KONRAD-HAWKINS E., 1974a. - Growth and differenciation of the Golgi apparatus in the red alga Callithamnion roseum. J. Cell. Sci. 14: 633-655.

- KONRAD-HAWKINS E., 1974b. Golgi vesicles of uncommon morphology and wall formation in the red alga *Polysiphonia*. *Protoplasma* 80 : 1-14.
- KOSOVEL V. e L. TALARICIO-BISIACCHI, 1975. Note preliminary sulle variazioni stagionali del contenuto in pigmenti idrosolubili e liposolubili nell'apparato fotosintetico di "Gracilaria verrucosa" (Huds.) Papenfuss. Inf. Bot. Ital. 7 (1) : 19-21.

KUETZING F.T., 1849. - Species Algarum. Leipzig.

KUETZING F.T., 1849-1869. - Tabulae Phycologicae. Leipzig, vol. XV (1865).

- KUGRENS P. and J.A. WEST, 1972. Ultrastructure of tetrasporogenesis in the parasitic red alga Levringiella gardneri (Setchell) Kylin. J. Phycol. 8 : 370-383.
- KUGRENS P. and J.A. WEST, 1973. The ultrastructure of carpospore differenciation in the parasitic red alga Levringiella gardneri (Setchell) Kylin. Phycologia 12 : 163-173.
- KUGRENS P. and J.A. WEST, 1974. The ultrastructure of carposporogenesis in the marine hemiparasitic red alga *Erythrocystis saccata*. J. Phycol. 10 : 139-147.
- KYLIN H., 1907. Studien über die Algenflora der Schwedischen Westküste. AKad. Abhandl., Upsala, 1-288.
- KYLIN H., 1923. Studien über die entwicklungsgeschichte der Florideen.K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 63 (11) : 1-139.
- KYLIN H., 1928. Entwicklungsgeschichtliche Florideen studien. Lund Univ. Arsskv., N.F. 2, <u>24</u> (4) : 1-127.
- KYLIN H., 1940. Uber den Bau der Florideen Tüpfel. K. Fysiogr. Sällsk. Lund. Förh. 10 : 1-7.
- KYLIN H., 1956. Die Gattungen der Rhodophyceen. Ed. Gleerups Forläg C.W.K., Lund,

- LAMOUROUX J.V.F., 1813. Essai sur les genres de la famille des Thalassiophytes non articulées. Ann. Mus. Hist. Nat. Paris <u>20</u>: 21-47, 115-139, 267-293, pl. 7-13.
- LAPOINTE B.E., 1981. The effects of light and nitrogen on growth, pigment content, and biochemical composition of *Gracilaria foliifera* v. *angustissima* (Gigartinales, Rhodophyta). J. Phycol. 17 : 90-95.
- LARPENT J.P., 1966. Caractères et déterminisme des corrélations dans le mycelium jeune de quelques champignons. Ann. Sci. nat., Bot. Biol. vég. 7 : 3-114.
- LARPENT J.P., 1968. Rôle de la lumière sur la morphogenèse du thalle de Draparnaldia mutabilis (Roth) Cedergen cultivé en radiations monochromatiques. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, 267 : 1953-1956.
- LARPENT J.P. et R. JACQUES, 1972. Croissance, chlorophylles et phytochrome chez le Draparnaldia mutabilis (Roth) Cedergen cultivé en radiations monochromatiques. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, <u>274</u>: 1297-1299.
- LARPENT J.P., R. JACQUES, J. QUENNEMET et R. MONEGER, 1976. Qualité spectrale de la lumière et morphogenèse du thalle chez Draparnaldia mutabilis (Roth) Cederg. Bull. Soc. Phycol. Fr. 21 : 49-55.
- LARPENT-GOURGAUD M., J.P. LARPENT et R. JACQUES, 1972. Action de quelques radiations monochromatiques sur la croissance du thalle d'une Rhodophycée. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, 274 : 2988-2990.
- LEAK L.V., 1968. Fine structure of the mucilaginous sheat of Anabaena. J. Ultrastr. Res. 20 : 190-205.
- LEBLOND E., 1925. Contribution à la flore algologique du Boulonnais. Trav. Stat. Zool. Wimereux 9 : 116-125.
- LEE R.E., 1971. The pit connections of some lower red algae : ultrastructure and phylogenetic significance. Br. Phycol. J. 6 (1) : 29-38.
- LEVAVASSEUR G. et G. GIRAUD, 1982. Modification de la photosynthèse nette d'une Ulve de Roscoff en fonction de la durée d'éclairement. *Physiol. Vég.* 20 (2) : 143-151.

LEWIS J.R., 1964. - The ecology of rocky shores. English University Press, London.

- LEWIS J.R., 1977. The role of physical and biological factors in the distribution and stability of rocky shore communities. In : KEEGAN B.F., P.O. CEIDIGT and P.T.S. BOADEN (Eds.) "Biology of benthic organisms". 11th European Symposium on Marine Biology, Galway, 1976. Pergamon Press, Oxford, pp. 417-424.
- L'HARDY-HALOS M.Th., 1966. Sur le développement expérimental des pleuridies chez quelques Antithamnion (Rhodophycées, Céramiacées). C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, 263 : 242-245.
- L'HARDY-HALOS M.Th., 1968. Les Céramiacées (Rhodophyceae, Florideae) des côtes de Bretagne : 1 le genre Antithamnion Nägeli. Rev. Algol. <u>2</u> : 152-183.
- L'HARDY-HALOS M.Th., 1969. La morphogenèse chez les Céramiacées : organisation hiérarchique de la fronde. Bull. Soc. bot. Fr. 115 : 142 p.
- L'HARDY-HALOS M.Th., 1970. Recherches sur les Céramiacées (Rhodophycées, Céramiales) et leur morphogenèse. I - Structure de l'appareil végétatif et des organes reproducteurs. Rev. Gen. Bot. 77 : 211-287.
- L'HARDY-HALOS M.Th., 1971. Manifestation d'une dominance apicale chez les algues à structure cladomienne du genre Anthithamnion. C. R. Acad. Sci. Paris, 272 (18) : 2301-2305.
- LICHTLE C., 1974. Etude ultrastructurale de la paroi du Polysiphonia elongata Harv. (Rhodophycée, Floridée) à l'aide d'actions ménagées d'enzymes. J. Microsc. 23 : 93-104.
- LOBBAN C. and M.J. WYNNE, 1981. The biology of seaweeds. Ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LUBCHENCO J., 1980. Algal zonation in the New England rocky intertidal community: an experimental analysis. Ecology 61 : 333-344.

LYNGBYE H.Ch., 1819. - Tentamen Hydrophytologiae Daniace. Hafniae.

251

- MAGNE F., 1964. Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées). Cah. Biol. Mar. 5 : 461-671.
- MAGNE F., 1974. Peuplement d'un substrat calcaire dans la zone intercotidale. Bull. Soc. Phycol. Fr. 19 : 121-128.
- MAGNE F., 1980. Laurencia platycephala Kuetzing (Rhodophycée), espèce méconnue des côtes de la Manche. Cah. Biol. Mar. 21 : 227-237.
- MANGENOT G., 1924. Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées. Rev. Algol. 4 : 376-421.
- MANGENOT G., 1926. Communications intercellulaires et synapses. Bull. Histol. Appl. Physiol. Path. 3 : 18 p.
- MARIANI-COLOMBO P., M. ORSENIGO, A. SOLAZZI e C. TOLOMIO, 1976. Effetti della profondita sul'apparato fotosintetico delle alghe. IV -Osservazioni sull'apparato fotosintetico di Halimeda tuna (Siphonales) a profundita comprese tra 7 e 16 m. Mem. Biol. Mar. Ocean. <u>6</u> (5) : 197-208.
- MATHIESON A.C. and C.J. DAWES, 1975. Seasonal studies of Florida sublittoral marine algae. Bull. Mar. Sci. 25 (1) : 46-65.
- MATHIESON A.C. and T.L. NORALL, 1975. Photosynthetic studies on Chondrus crispus. Mar. Biol. 33 : 207-213.
- MATHIESON A.C., J.W. SHIPMAN, J.R. O'SHEA and R.C. HASEVLAT, 1976. Seasonal growth and reproduction of estuarine fucoid algae in New England. J. exp. mar. Biol. Ecol. 25 : 273-284.
- McBRIDE D.L. and K. COLE, 1972. Ultrastructural observations on germinating monospores in Smithora naiadum (Rhodophyceae, Bangiophycidae). Phycologia 11 : 181-191.
- MENZ J., 1910. Über sekundäre Befestigung einiger Rotalgen. Oesterr. bot. Zeitschr. 60 : 103 et seq.
- MONTAGNE C., 1845. Voyage au pôle sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée. I - Botanique. Paris.

- MONTAGNE C., 1849-50. Flore d'Algérie, Phyceae. In : BORY DE SAINT-VINCENT et DURIEU DE MAISON NEUVE. - Exploration scientifique de l'Algérie Botanique. Paris.
- MOON R.E. and C.J. DAWES, 1976. Pigment changes and photosynthetic rates under selected wavelengths in the growing tips of Eucheuma isiforme (C. Agardh) J. Agardh var. denudatum Cheney during vegetative growth. Br. Phycol. J. 11 : 165-174.
- MSHIGENI K.E., 1976. Effects of the environment on developmental rates of sporelings of two Hypnea species (Rhodophyta : Gigartinales). Mar. Biol. 36 : 99-103.
- MUHLDORF A., 1937. Das plasmatische Wesen der Pflanzichen Zellbrücken. Beih. Bot. Zbl. 56 : 172-364.
- MUNDA M., 1977. Combined effects of temperature and salinity on growth rates of germlings of three Fucus species from Iceland Helgoland and the North Adriatic Sea. Helgol. Wiss. Meeresunters. 29: 302-310.
- MYERS A., R.D. PRESTON and G.W. RIPLEY, 1959. An electron microscope investigation into the structure of Floridean Pit. Ann. Bot. 23: 257-260.
- NAEGELI C., 1847. Die neueren Algensysteme. Zurich.
- NASR A.H., 1946. The biological forms of some marine algae from Ghadarga. Bull. Inst. Egypte, p. 203-213.
- NEISH A.C., P.F. SHACKLOCK, C.H. FOX and F.J. SIMPSON, 1977. The cultivation of Chondrus crispus. Factors affecting growth under greenhouse conditions. Can. J. Bot. 55 (16) : 2263-2271.
- NEWTON L., 1931. A handbook of British Seaweeds. London.
- NIEMECK R.A. and A.C. MATHIESON, 1978. Physiological studies of intertidal fucoīd algae. Bot. Mar. 21 : 221-227.
- NODA M., 1967. The species of Rhodomelaceae from Sado Island in the Japan Sea. Sci. Rep. Niigata Univ., ser. D, 4 : 33-75.

- NORDHAUSEN M., 1900. Zur Anatomie und Physiologie einige rankentragender Meeresalgen. Jahrb. Wiss. Bot. 34 : 236-278.
- NORTON T.A., 1975. Growth form and environment in cave-divelling plants of Plumaria elegans. Br. Phycol. J. 10 : 225-233.
- OHNO M., 1976. Some observations on the influence of salinity on photosynthetic activity and chloride ion loss in several seaweeds. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 61 (5) : 665-672.
- OHNO M., 1977. Effects of temperature on the growth rate of seaweeds in an aquatron culture system. Bull. Jap. Soc. Phycol., suppl., 25 : 257-263.
- PAINE R.T., 1979. Disaster, catastrophe and local persistence of the sea palm Postelsia palmaeformis. Science 205 : 685-687.
- PAINE R.T. and R.L. VADAS, 1969. The effect of grazing by sea urchins, Strongylocentrus spp. on benthic algal populations. Limnol. Oceanogr. 14: 710-719.
- PARKER B.C. and A.G. DIBOLL, 1966. Alcian stains for histochemical localization of acid and sulfated polysaccharids in algae. Phycologia 6 (1) : 37-46.
- PEDERSEN P.M., 1978. Culture studies in the pleomorphic alga Myriotrichia clavaeformis (Dictyosiphonales, Myriotrichaceae). Botany 4 : 281-291.
- PERRONE C. et G.P. FELICINI, 1972. Sur les bourgeons adventifs de Petroglossum nicaense (Duby) Schotter (Rhodophycées, Gigartinales) en culture. Phycologia 11 (1): 87-97.
- PEYRIERE M., 1968. Les problèmes cytologiques de Rytiphlea tinctoria, algue rouge à floridorubine. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, <u>266</u> : 2253-2255.
- PEYRIERE M., 1970. Evolution de l'appareil de Golgi durant la tétrasporogenèse de Griffithsia flosculosa (Rhodophycée, Céramiacée). C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, 270 : 2071-2074.

- PEYRIERE M., 1977. Infrastructure des synapses du Griffithsia flosculosa (Ellis) Batters et de quelques autres Rhodophycées-Floridées. Rev. Algol. XII (1-2) : 31-43.
- PRIOU M.L., 1962. Recherche sur la structure et la composition des membranes de quelques Rhodophycées. Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. vég. <u>3</u>: 321-406.
- PUESCHEL C.M., 1977. Unusual lipid bodies in the red alga Palmaria palmata (= Rhodymenia palmata). J. Ultrast. Res. 60 : 328-334.
- PUESCHEL C.M., 1979. Ultrastructure of tetrasporogenesis in Palmaria palmata (Rhodophyta). J. Phycol. 15 : 409-424.
- PUESCHEL C.M., 1980a. On the authenticity of plasmalemmavilli in red algae. Phycologia 19 (2) : 139-142.
- PUESCHEL C.M., 1980b. A reappraisal of the cytochemical properties of Rhodophycean pit plugs. *Phycologia* 19 (3): 210-217.
- QUADIR A., P.J. HARRISON and R.E. DE WREEDE, 1979. The effects of emergence and submergence on the photosynthesis and respiration of marine macrophytes. *Phycologia* 18 : 83-88.
- RAMUS J., 1969. Pit connection formation in the red alga Pseudogloiophloea. J. Phycol. 5 : 57-63.
- RAMUS J., 1970. Properties of septal plugs from the red alga Griffithsia pacifica. Phycologia 10 (1) : 99-103.
- RAMUS J., 1983. A physiological test of the theory of complementarity chromatic adaptation. II - Brown, green and red seaweeds. J. Phycol. 19 : 173-178.
- RAVETTO C., 1964. Alcian bleu-alcian yellow : a new method for the identification of different acidic groups. J. Histochem. Cytochem. <u>12</u> : 44-45.
- REINKE J., 1878. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Dictyotaceen des Golfes von Neapel. Nov. Act. Leop. Carol. Acad. <u>40</u> (1).

- REINKE J., 1891. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Sphacelariaceen. Bibl. Bot. 23.
- RENTSCHLER H.G., 1967. Photoperiodische Induktion des Monosporenbildung bei Porphyra tenera Kjilen (Rhodophyta, Bangiophyceae). Planta <u>76</u>: 65-74.
- ROBINSON W., 1897. Observations of the development of Taonia atomaria. J. Bot. 11 : 86-90.
- ROSENVINGE L.K., 1903. Sur les organes piliformes des Rhodomélacées. Bull. Acad. Sci. et Lettres Danemark, p. 439-472.
- ROSENVINGE L.K., 1909-1931. The marine Algae of Denmark. Vol. I -Rhodophyceae. Dansk. Vidensk. Selsk. Skreft. Naturvidensk. <u>7</u>: 1-4 et 403-406.
- RUENESS J., 1978. A note on development and reproduction in Gigartina stellata (Rhodophyceae, Gigartinales) from Norway. Br. Phycol. J. <u>13</u>: 87-90.
- SAITO Y., 1966. 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. <u>14</u> (2) : 70-75.
- SAITO Y., 1967. Studies on Japanese species of Laurencia with special reference to their comparative morphology. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 115 (1) : 1-81.
- SAITO Y., 1969a. The algal genus Laurencia from the Hawaīan Islands, the Philippine Islands and adjacent areas. Pacific Sci. Hawaī 2 : 148-160.
- SAITO Y., 1969b. On morphological distinctions of some species of Pacific North American Lawrencia. Phycologia 8 : 148-160.
- SAITO Y. and H.B.S. WOMERSLEY, 1974. The Southern Australian species of Laurencia (Ceramiales : Rhodophyta). Aust. J. Bot. 22 : 815-874.
- SANTELICES B., 1977. Water movement and seasonal algal growth in Hawaī. Mar. Bíol. 43 : 225-235.

- SANTELICES B., 1978. The morphological variation of Pterocladia caerulescens (Gelidiales, Rhodophyta) in Hawaī. Phycologia 17 (1): 53-59.
- SCHOTTER G., 1968. Recherches sur les Phyllophoracées. Notes posthumes publiées par J. FELDMANN et F. MAGNE. Bull. Inst. Océanogr. Monaco 67 (1383) : 99 p.
- SCOTT J.L. and P.S. DIXON, 1973. Ultrastructure of tetrasporogenese in the marine red alga Ptilota hypnoides. J. Phycol. 9 : 29-46.
- SHEPPARD C.R.C., B.P. JUPP, A.L.S. SHEPPARD and D.J. BELLAMY, 1978. -Studies on the growth of Laminaria hyperborea (Gunn.) Fosl. and Laminaria ochrolenca De La Pylaie on the French Channel Coast. Bot. Mar. 21 : 109-116.
- SMITH R.V. and A. PEAT, 1967. Comparative structure of the gas vacuoles of blue green algae. Arch. Mikrobiol. 57 : 111-122.
- SMITH R.V., A. PEAT and C.J. BAILEY, 1969. The isolation and characterization of gas-cylinder membranes and a granules from Anabaena flos-aquae D 124. Arch. Mikrobiol. 65 : 87-97.

STACKHOUSE J., 1801. - Nereis Britannica. Bath.

- STROMGREN T., 1977a. Short-term effects of temperature upon the growth of intertidal Fucales. J. exp. Mar. Biol. Ecol. 29 : 181-195.
- STRÖMGREN T., 1977b. Apical length growth of five intertidal species of Fucales in relation to irradiance. Sansia 63 (1) : 39-47.
- STRÖMGREN T., 1977c. Length growth rates of three species of intertidal Fucales during exposure to air. Oikos 29 : 245-249.
- TAKAMATSU M., 1936. The marine algae from Matsushima Bay, Miyagi Prefecture, Northeastern Honshu, Japan. Saito Ho-onkai Mus. Res. Bull. <u>8</u>: 1-43.
- TAKAMATSU M., 1938a. Marine algae from Tsugaru Strait, Northeastern Honshu, Japan. Saito Ho-onkai Mus. Res. Bull. 14 : 1-75.

257

TAKAMATSU M., 1938b. - Marine algae from Sanriku Coast, Northeastern Honshu, Japan. Saito Ho-onkai Mus. Res. Bull. 14 : 77-143.

- TAKAMATSU M., 1939. Marine algae form the coast of Japon sea in Northeastern Honshu, Japan. Saito Ho-onkai Mus. Res. Bull. 17 : 21-83.
- TAYLOR W.R., 1928. The marine algae of Florida, with special reference to the Dry Tortugas. Papers Tortugas Lab., Carnegie Inst. Wash. 25: 1-219.
- TERBORGH J. and K.V. THIMANN, 1964. Interaction between day length and light intensity in the growth and chlorophyll content of Acetabularia crenulata. Planta 63 : 83-98.
- TOKIDA J. and MASAKI T., 1959. A list of marine algae collected in the vicinity of Oshoro Marine Biological Station at Oshoro, Hokkaido, Japan. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 10 (3) : 173-195.
- TRIPODI G., 1974. Ultrastructural changes during carpospore formation in the red alga Polysiphonia. J. Submicr. Cytol. 6 : 275-286.
- TURNER D., 1802. A synopsis of the British Fuci. London, vol. 1-2.

TURNER D., 1808-1819. - Historia Fucorum. London.

- WAKKER J.H., 1888. Studien über die Inhaltskorper der Pflanzenzelle. Jahrb. Wiss. Bot. 19: 488 p.
- WESTBROOK M.A., 1928. Contributions to the cytology of tetrasporic plants of *Rhodymenia palamata* (L.) Grev., and some other Floridae. Ann. Bot. 44 : 1012-1015.
- WESTBROOK M.A., 1935. Observations on nuclear structure in the Floridae. Beih. Bot. ZbL., A, 53 : 564-585.
- WETHERBEE R. and J.A. WEST, 1977. Golgi apparatus of unique morphology during early carposporogenesis in a red alga. J. Ultrastr. Res. <u>58</u>: 119-133.
- WETHERBEE R., 1978. Differenciation and continuity of the Golgi apparatus during carposporogenesis in Polysiphonia (Rhodophyta). Protoplasma 95 : 341-345.

WETHERBEE R., 1980. - Post-fertilization development in the red alga Polysiphonia. I. - Proliferation of the carposporophyte. J. Ultrastr. Res. 70 : 259-274.

- WHITTON B.A., N.G. CARR and I.W. CRAIG, 1971. A comparison of the fine structure and nucleic acid biochemistry of chloroplasts and bluegreen algae. Protoplasma 72 : 325-357.
- WILKINS M.B., 1969. Physiology of plant growth and development. Ed. McGraw, Hill, 695 p.
- YABU H. and K. KAWAMURA, 1959. Cytological study of some Japanese species of Rhodomelaceae. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 7 : 61-72.
- YAMADA Y., 1931. Notes on Laurencia with special reference of the Japanese species. Univ. Calif. Publ. Bot. 16 (7) : 185-310.

YAMADA Y., 1936. - In : OKAMURA : Marine algal flora of Japan. Tokyo.

- YOCUM C.S., 1951. Some experiments on photosynthesis in marine algae. In : BLINKS L.R., ed. University press, Cambridge, 224 p.
- YOUNG D.N., B.M. HOWARD and W. FENICAL, 1980. Subcellular localization of brominated secondary metabolites in the red alga Laurencia snyderae. J. Phycol. 16 : 182-185.
- ZIMMERMANN W., 1923. Cytologische Untersuchungen an Sphacelaria fusca. Ag. Zeitschr. Bot. 15 : 113-175.

BIOLOGIE DES LAURENCIA DU LITTORAL BOULONNAIS

Résumé

Après avoir dressé le bilan des connaissances systématiques à propos des trois espèces de Laurencia du littoral boulonnais, l'étude écologique des peuplements est entreprise et aboutit à la définition d'une ceinture des Laurencia.

La morphogenèse indique que la variabilité de la construction de l'ensemble du thalle, selon les espèces, est en partie une réponse à l'action de facteurs du milieu. La construction du thalle à partir de la cellule apicale avec transfert des potentialités à une seule coxale phyllidienne permet de rapporter ce type à une variante du cladome "rhodoméloïde" appelée "Laurencioïde". Chez le Laurencia pinnatifida, il y a une dualité d'origine entre les néoformations et les rhizoïdes. Les néoformations s'élaborent dans la zone centrale du thalle, tandis que les rhizoïdes évoluant en disques de fixation sont issus de la zone périphérique. La cellule coxale a un rôle essentiel dans la détermination des territoires morphogénétiques et de leurs potentialités.

L'analyse des résultats des investigations cytologiques permet de définir des ensembles de cellules à aspect caractéristique et à vocation précise correspondant aux territoires précédemment définis.

La recherche expérimentale de l'action de différents paramètres (qualité de la lumière, irradiance, durée d'émersion) a mis en évidence leur influence combinée sur l'initiation, la rythmicité, les concentrations en pigments et la photosynthèse chez le **L. pinnatifida** et le **L. hybrida**; sur la croissance globale chez le **L. hybrida**. Les résultats confirment la théorie de l'adaptabilité chromatique et montrent une convergence entre la stratégie morphogénétique et physiologique des deux espèces.

<u>Mots-clés</u> : LAURENCIA - RHODOPHYCOPHYTA - SYSTEMATIQUE -PEUPLEMENTS - MORPHOGENESE - ULTRASTRUCTURE -DEVELOPPEMENT - ECOPHYSIOLOGIE -

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION 2

PREMIERE PARTIE

CARACTERES SYSTEMATIQUES ET ECOLOGIQUES DES LAURENCIA

CHAPITRE I

INTEGRATION DES LAURENCIA ETUDIES DANS LES DIFFERENTES CLASSIFICATIONS USUELLES ET ANALYSE DE LEURS CARACTERES DISTINCTIFS

I INTRODUCTION	4
II EXPOSE DES DIFFERENTES CLASSIFICATIONS	4
A La classification de YAMADA (1931)	4
B La classification de SAITO (1966)	5
C La classification de SAITO (1967)	5
D La classification de SAITO et WOMERSLEY (1974)	6
III - USAGE DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES ET	
ANATOMIQUES EN VUE D'INTEGRER LES ESPECES	
FRANCAISES DANS LES CLASSIFICATIONS EXISTANTES	7
A Description des Laurencia de la Manche	7
1 - Laurencia obtusa (Hudson) Lamouroux	7
2 - Laurencia hybrida (De Candolle) Lenormand	9
3 - Laurencia pinnatifida (Hudson) Lamouroux	10
4 - Laurencia platycephala Kützing	12
5 - Caractères distinctifs des Laurencia du littoral	
boulonnais	12
B Tentative d'intégration des Laurencia du littoral	
boulonnais dans les classifications récentes	13
IV CONCLUSION	13

CHAPITRE II ECOLOGIE DES TROIS ESPECES ETUDIEES

I INTRODUCTION	32
II LES LIEUX DE RECOLTE ET LES CONDITIONS GENERALES	
DE VIE DES ALGUES DANS LES STATIONS	32
III - ETUDE DE L'ASPECT DES PEUPLEMENTS	33
A Méthodologie	33
1 - Les relevés de type transect	33
2 - Les relevés présence-absence	33
3 - Les relevés quantitatifs	34
B Résultats	34
1 - Les biotopes à Laurencia	34
2 - Description des groupements et leur localisation	
dans les ceintures algales	34
3 - Comparaison entre analyse qualitative et	
quantitative	36
IV CONCLUSION	37

DEUXIEME PARTIE

CARACTERES MORPHOGENETIQUES ET CYTOLOGIQUES DES LAURENCIA DU LITTORAL BOULONNAIS

CHAPITRE III

STRUCTURE ET DEVELOPPEMENT DES THALLES

I INTRODUCTION	48
II LA CRYPTE APICALE ET LES MODALITES DE FONCTION-	
NEMENT DE L'INITIALE AXIALE	49
A Description de la crypte apicale et du fonctionnement	
de l'initiale axiale	49
1 - La crypte apicale	49
2 - Fonctionnement de la cellule initiale et mise en	
place des formations sous-jacentes	50

3 - Les formations latérales	50
a) Le trichoblaste	50
b) Les formations pleuridiennes	51
α - Les pleuridies primaires	51
β - Les pleuridies secondaires	51
4 - Particularités de la croissance apicale	52
a) Phyllotaxie et parenchymatisation	52
b) Rythmicité	53
B <u>Régénération de l'apex</u>	54
C Chronologie du développement général du thalle de	
Laurencia pinnatifida	54
III LES RHIZOIDES	55
A Fonctionnement de l'apicale rhizoïdienne	55
B Cortication des rhizoïdes	56
C Caractères cytologiques de l'apicale et des autres	
cellules rhizoïdiennes	56
D Ampleur et intérêt du système rhizoïdien	57
1 - Facteurs qui contrôlent le développement	
rhizoîdien	57
2 - Les rhizoïdes considérés comme un facteur de	
propagation végétative	57
E Structure comparée du système cladomien du thalle	
dressé et du système rhizoïdien	58
IV CONCLUSION	59
A L'apex des thalles dressés	59
B La rythmicité de fonctionnement	60
C Le maintien des potentialités de l'axe	60
D L'acquisition de la symétrie	60
E Relations entre les rhizoïdes et le système cladomien	
dressé	61

CHAPITRE IV

I INTRODUCTION
II LES CONSTITUANTS CELLULAIRES 106
A <u>Structures pariétales</u> 106
1 - La paroi 106
a) La paroi cellulaire externe (cuticule et paroi
proprement dite) de la cellule corticale et du
trichoblaste 106
b) La cloison intercellulaire 107
c) Les méats intercellulaires 108
d) Les constituants chimiques de la paroi 109
2 - Les synapses 110
B Le corps en cerise 112
1 - Localisation, morphologie 112
2 - Nature physico-chimique
C Les autres constituants de la cellule 116
1 - Le noyau 116
2 - Les plastes117
3 - Les mitochondries118
4 - Le réticulum endoplasmique 118
5 – L'appareil de Golgi 119
6 - Le vacuome 120
7 - Les corps multivésiculaires ou lomasomes ou
plasmalemmasomes 120
8 – L'amidon floridéen 121
9 - Les globules lipidiques 121
III LES DIFFERENTS TYPES CELLULAIRES 122
A Evolution des cellules axiales de la zone apicale 122
1 - Particularités de l'initiale apicale
2 - Les cellules axiales de la zone sous-apicale 122
B Evolution des cellules corticales externes 123
1 - Les cellules tapissant la crypte à trichoblastes 123
2 - Les cellules du bord de la crypte à trichoblastes 123
3 - Les cellules corticales externes du thalle, ou
cellules apicales pleuridiennes 124

	C	Evolution	des	cellules	corticales	internes	et	médullaires		124
	D	Evolution	des	cellules	trichoblast	iques	••••	••••••	•••••	125
IV	CON	CLUSION			••••••			••••••		125

TROISIEME PARTIE

INFLUENCE DE LA QUALITE DE LA LUMIERE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DUREE D'EMERSION SUR L'INITIATION, LA RYTHMICITE ET LA CROISSANCE

INTRODUCTION 162

CHAPITRE V MATERIEL ET METHODES

I	CHOIX DU MATERIEL ET TECHNIQUES DE CULTURE	164
	A La récolte des algues	164
	B Les conditions de culture	164
II	CRITERES RETENUS POUR L'ETUDE DU DEVELOPPEMENT	165
	A Critères retenus pour l'étude de l'initiation et de la	
	rythmicité	165
	B Critères retenus pour l'étude de la croissance	166
III	- DISCUSSION DU PROTOCOLE EXPERIMENTAL	168
	A Justification du choix des paramètres fixés	168
	1 - Le milieu de culture	168
	2 - La nature du support	169
	3 - La température	169
	4 - La photopériode	170
	5 - L'agitation de l'eau	170
	6 - La dessiccation, le taux de salinité, les gaz	170
	7 - Le rythme d'activité des algues	171
	B Justification du choix des paramètres variables	171
	1 - La qualité de la lumière	171
	2 - L'irradiance	172
	3 – La durée d'émersion	173

4 - Intégration des paramètres variables 1	73
C Justification des critères de jugement 1	73
1 - Le taux de doublement 1	173
2 - Le dégagement d'oxygène1	74
3 - Les concentrations en pigments 1	74
	71

4 - La longueur moyenne des nouvelles pousses 174

CHAPITRE VI

RESULTATS DE L'INFLUENCE COMBINEE DE LA QUALITE DE LA LUMIERE, DE L'IRRADIANCE ET DE LA DUREE D'EMERSION SUR L'INITIATION, LA RYTHMICITE ET LA CROISSANCE

I INFL	UENCE COMBINEE DE LA QUALITE DE LA LUMIERE, DE	
L'IR	RRADIANCE ET DE LA DUREE D'EMERSION SUR	
L'IN	NITIATION ET LA RYTHMICITE	184
A	- Bilan des résultats sur l'initiation	184
B	Bilan des résultats sur la rythmicité	185
II INFL	LUENCE COMBINEE DE LA QUALITE DE LA LUMIERE,	
DE	E L'IRRADIANCE ET DE LA DUREE D'EMERSION SUR LA	
CR	ROISSANCE	186
A	- Mesure de la photosynthèse nette et des concentrations	
	en pigments	186
B	- Mesure de la croissance globale après 7 semaines de	
	culture	188

CHAPITRE VII DISCUSSION

I SUR L'INITIATION	222
II SUR LA RYTHMICITE	223
III SUR LA CROISSANCE	224
IV COMPARAISON DE L'INITIATION ET DE LA CROISSANCE	228
CONCLUSION	230

CONCLUSION GENERA	E	234
-------------------	---	-----

BIBLIOGRAPHIE	 238
And the bearing the set of the product of the set of the set	

TABLE DES TABLEAUX

Tab.	1 -	Caractères distinctifs de Laurencia obtusa, L. hybrida,
		L. pinnatifida 15
Tab.	2 -	Caractères distinctifs des sous-genres Laurencia,
		Chondrophycus, Spectabilis 16
Tab.	3 -	Caractères de sous-genres de L. obtusa, L. hybrida,
		L. pinnatifida 17
Tab.	4 -	Relevés effectués le long d'un transect dans la
		ceinture des Laurencia
Tab.	5 -	Tableau des relevés effectués dans la ceinture des
		Laurencia et transect correspondant 40
Tab.	6 -	Biomasse des différentes espèces appartenant au
		cortège floristique des Laurencia et pourcentage par
		rapport à la biomasse totale 41
Tab.	7 -	Fréquence du corps en cerise dans les cellules corticales
		de différentes parties du thalle de L. obtusa 128
Tab.	8 -	L. obtusa : caractéristiques des principaux types
		cellulaires 129
Tab.	9 -	Pourcentages d'énergie émise par les tubes colorés
		dans les différentes bandes spectrales 175
Tab.	10 -	Irradiances reçues par les algues dans les différentes
		gammes de longueur d'onde 176
Tab.	11 -	Nombre moyen de pousses par brin 189
Tab.	12 -	Nombre moyen de pousses par brin 190
Tab.	13 -	Nombre moyen de pousses par brin 191
Tab.	14 -	Calcul du taux de doublement chez L. pinnatifida 192
Tab.	15 -	Calcul du taux de doublement chez L. hybrida 193
Tab.	16 -	Variations de la vitesse de l'initiation chez L. pinnatifida et
		L. hybrida en fonction de la qualité de la lumière,
		de l'irradiance et de la durée d'émersion
Tab.	17 -	Aire déterminée par la courbe représentative du taux
		de doublement chez L. pinnatifida et L. hybrida 195

Tab.	18 -	L. pinnatifida : dégagement d'oxygène, concentration	
		en phycocyanine, phycoérythrine et chlorophylles après	
		3 heures de culture selon les différents tubes et	
		irradiances	196
Tab.	19 -	L. hybrida : dégagement d'oxygène, concentration en	
		phycocyanine, phycoérythrine et chlorophylles après	
		3 heures de culture selon les différents tubes et	
		irradiances	197
Tab.	20 -	Valeurs des rapports entre les concentrations en	
		pigments (phycocyanine, phycoérythrine et chlorophylles)	
		après 3 heures de culture selon les différents tubes et	
		irradiances	198
Tab.	21 -	L. pinnatifida : analyse de variance des valeurs du	
		dégagement d'oxygène, des concentrations en phycocyanine,	
		phycoérythrine et chlorophylles après 3 heures de culture.	
		Influence de l'irradiance	199
Tab.	22 -	L. hybrida : analyse de variance des valeurs du	
		dégagement d'oxygène, des concentrations en phycocyanine,	
		phycoérythrine et chlorophylles après 3 heures de culture.	
		Influence de l'irradiance	200
Tab.	23 -	Dégagement d'oxygène. Probabilité de signification des	
		différences entre les moyennes du dégagement d'oxygène.	
		Influence de l'irradiance	201
Tab.	24 -	Concentration en phycocyanine. Probabilité de signification	
		des différences entre les moyennes des concentrations en	
		phycocyanine. Influence de l'irradiance	202
Tab.	25 -	Concentration en phycoérythrine. Probabilité de signification	
		des différences entre les moyennes des concentrations en	
		phycoérythrine. Influence de l'irradiance	203
Tab.	26 -	Concentration en chlorophylles. Probabilité de signification	
		des différences entre les moyennes des concentrations en	
		chlorophylles. Influence de l'irradiance	204
Tab.	27 -	L. hybrida : croissance moyenne des pousses après	
		7 semaines de culture selon les différents tubes,	
		irradiances et durées d'émersion	205

TABLE DES FIGURES

Fig.	1 -	L. obtusa : Morphologie	18-19
Fig.	2 -	L. obtusa : Anatomie	20-21
Fig.	3 -	L. hybrida : Morphologie	22-23
Fig.	4 -	L. hybrida : Anatomie	24-25
Fig.	5 -	L. pinnatifida : Morphologie	26-27
Fig.	6 -	L. pinnatifida : Morphologie et Anatomie	28-29
Fig.	7 -	Diagramme Température-Salinité	42-45
Fig.	8 -	Relation entre le pH, la salinité et la température	43-45
Fig.	9 -	Biomasse moyenne de L. pinnatifida le long des	
		transects ; recouvrement et biomasse relative de	
		L. pinnatifida par rapport à tout le peuplement algal	44-45
Fig.	10 -	L. obtusa : la crypte apicale	64-65
Fig.	11 -	L. obtusa : Anatomie : la crypte apicale	66-67
Fig.	12 -	L. obtusa : Anatomie : la crypte apicale, coupe	
		transversale du thalle à différents niveaux	68-69
Fig.	13 -	L. obtusa : aspects du trichoblaste adulte	70-71
Fig.	14 -	L. hybrida : Anatomie : la crypte apicale	72-73
Fig.	15 -	L. hybrida : Anatomie : la crypte apicale	74-75
Fig.	16 -	L. pinnatifida : Anatomie : la crypte apicale	76-77
Fig.	17 -	L. pinnatifida : Morphologie : aspects morphologiques	
		de quelques pousses nouvelles sur des thalles anciens	78-79
Fig.	18 -	L. pinnatifida : Anatomie : croissance et néoformations	80-81
Fig.	19 -	L. pinnatifida : Anatomie : néoformations	82-83
Fig.	20 -	L. pinnatifida : Morphologie : aspect du thalle et	
		évolution des rhizoïdes	84-85
Fig.	21 -	L. pinnatifida : Morphologie et Anatomie des rhizoïdes	86-87
Fig.	22 -	L. pinnatifida : Anatomie des rhizoïdes	88-89
Fig.	23 -	L. pinnatifida : Anatomie : évolution des rhizoïdes	90-91
Fig.	24 -	Schéma global d'édification du thalle des Laurencia	92-93
Fig.	25 -	Structure du thalle et des trichoblastes chez	
		Polysiphonia et Laurencia	94-95

Fig.	26 -	Température mesurée dans la salle de culture	177-178
Fig.	27 -	Dispositif destiné à créer les phases d'immersion et	
		d'émersion	177-179
Fig.	28 -	Spectre d'absorbance des pigments hydrosolubles et	
		des chlorophylles entre 400 et 700 nanomètres chez	
		L. pinnatifida	177-180
Fig.	29 -	Spectre d'absorbance des pigments hydrosolubles et	
		des chlorophylles entre 400 et 700 nanomètres chez	
		L. hybrida	177-181
Fig.	30 -	Taux de doublement du nombre de pousses en fonction	
		du temps et de la durée d'émersion chez L. pinnatifida.	210-211
Fig.	31 -	Taux de doublement du nombre de pousses en fonction	
		du temps et de la durée d'émersion chez L. hybrida	212-213
Fig.	32 -	Aires déterminées par les courbes représentant le taux	
		de doublement en fonction de la durée d'émersion et	
		de l'irradiance	214-215
Fig.	33 -	Influence de la qualité de la lumière et de l'irradiance	
		sur la concentration en pigments et la photosynthèse	
		nette après 3 heures de culture	216-217
Fig.	34 -	Croissance globale moyenne en fonction de la durée	
		d'émersion et de l'irradiance	218-219

TABLE DES PLANCHES

Pl.	1 -	Aspect des apex des différentes espèces	96-97
PI.	2 -	Aspect du rhizoïde	98-99
Pl.	3 -	Aspect du disque d'attache	100-101
PI.	4 -	Vue de détail de la face inférieure du disque d'attache	102-103
Pl.	5 -	La paroi	130-131
PI.	6 -	La synapse	132-133
PI.	7 -	Le corps en cerise (microscopie photonique)	134-135
PI.	8 -	Le corps en cerise, le hyle, les tractus cytoplasmiques .	136-137
Pl.	9 -	Le corps en cerise, structure en nid d'abeille	138-139
PI.	10 -	Le corps en cerise, le pédicelle	140-141
PI.	11 -	Le noyau - Les lomasomes	142-143
Pl.	12 -	Les plastes	144-145
PI.	13 -	Les plastes (suite)	146-147
PI.	14 -	Le cytoplasme	148-149
PI.	15 -	Le cytoplasme (suite)	150-151
PI.	16 -	Les inclusions : amidon floridéen et globules lipidiques .	152-153
Pl.	17 -	La cellule axiale, la cellule apicale et l'apex de	
		L. obtusa	154-155
PI.	18 -	Les cellules tapissant la crypte à trichoblastes et la	
		cellule corticale	156-157
PI.	19 -	La cellule sous-corticale, la cellule trichoblastique et	
		la cellule de la zone moyenne du thalle	158-159

BIOLOGIE DES LAURENCIA DU LITTORAL BOULONNAIS

Résumé

Après avoir dressé le bilan des connaissances systématiques à propos des trois espèces de Laurencia du littoral boulonnais, l'étude écologique des peuplements est entreprise et aboutit à la définition d'une ceinture des Laurencia.

La morphogenèse indique que la variabilité de la construction de l'ensemble du thalle, selon les espèces, est en partie une réponse à l'action de facteurs du milieu. La construction du thalle à partir de la cellule apicale avec transfert des potentialités à une seule coxale phyllidienne permet de rapporter ce type à une variante du cladome "rhodoméloïde" appelée "Laurencioïce". Chez le Laurencia pinnatifida, il y a une dualité d'origine entre les néoformations et les rhizoïdes. Les néoformations s'élaborent dans la zone centrale du thalle, tandis que les rhizoïdes évoluant en disques de fixation sont issus de la zone périphérique. La cellule coxale a un rôle essentiel dans la détermination des territoires morphogénétiques et de leurs potentialités.

L'analyse des résultats des investigations cytologiques permet de définir des ensembles de cellules à aspect caractéristique et à vocation précise correspondant aux territoires précédemment définis.

La recherche expérimentale de l'action de différents paramètres (qualité de la lumière, irradiance, durée d'émersion) a mis en évidence leur influence combinée sur l'initiation, la rythmicité, les concentrations en pigments et la photosynthèse chez le L. pinnatifida et le L. hybrida ; sur la croissance globale chez le L. hybrida. Les résultats confirment la théorie de l'adaptabilité chromatique et montrent une convergence entre la stratégie morphogénétique et physiologique des deux espèces.

<u>Mots-clés</u> : LAURENCIA - RHODOPHYCOPHYTA - SYSTEMATIQUE -PEUPLEMENTS - MORPHOGENESE - ULTRASTRUCTURE -DEVELOPPEMENT - ECOPHYSIOLOGIE -

