

50376
1987
369-1

N° d'ordre : 749

50376
1987
369-1

THESE

présentée à

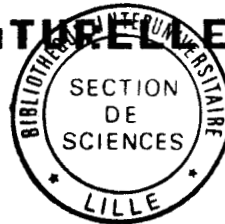
L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE
LILLE FLANDRES ARTOIS

pour obtenir le grade de

DOCTEUR ès SCIENCES NATURELLES

par

Robert **KLING**



MORPHOGENESE DE GRACILARIA verrucosa
(Huds.) Papenfuss. - ACQUISITION DES
MORPHOSES ONTOGENIQUES; EXPRESSION DES
POTENTIALITES MORPHOGENETIQUES; CARACTERES
CYTOMORPHOLOGIQUES DE LA DIFFERENCIATION
VEGETATIVE.

TOME I : TEXTE

Soutenu le 14 Décembre 1987, devant la Commission d'Examen

MM.	R. BOURIQUET	PRESIDENT
	M. BODARD	RAPPORTEUR
	M. DENIZOT	RAPPORTEUR
	M. PELLEGRINI	RAPPORTEUR
	J. ROUX	RAPPORTEUR
MME	M.-Th. L'HARBY-HALOS	EXAMINATEUR
M.	E. COPPEJANS	EXAMINATEUR

*" A mon Epouse et à mes enfants qui ont
montré beaucoup de patience et de
compréhension en acceptant que je passe
de longues heures à la réalisation de ce
travail, alors qu'ils auraient tant
préféré que je cours les BOIS avec eux."*

AVANT - PROPOS

Les recherches exposées dans ce mémoire furent réalisées au Laboratoire de Biologie Végétale Marine de l'Université de Lille I, sous la direction de Monsieur le Professeur M. BODARD. En m'ouvrant les portes de son Laboratoire, il m'a offert la possibilité d'engager une activité universitaire et d'entreprendre puis de développer l'étude d'un domaine particulier de la BIOLOGIE VEGETALE MARINE, la MORPHOGENESE DES ALGUES ROUGES. Grâce à lui ce travail a quelque espoir de se poursuivre. Je dois à son insistance et à sa fermeté d'avoir pris la plume pour rédiger ce mémoire que ses conseils et critiques ont contribué à ordonner et à améliorer. Aussi les moments difficiles qui pourraient encore faire l'objet de réminiscences dans un coin reculé de ma mémoire, ne sauraient ébranler la reconnaissance profonde et sincère que je lui porte.

J'exprime ma plus grande gratitude à Monsieur le Professeur BOURIQUET qui se voit confier la tâche de juger ce travail dans une spécialité différente de la sienne et qui me fait aussi l'honneur de présider mon jury de Thèse et de porter de l'intérêt à mon travail.

Monsieur le Professeur ROUX par son érudition et son humanisme mis au service d'un enseignement sans cesse renouvelé, me fit découvrir et aimer le Monde Végétal, particulièrement les Algues. Plus d'un moment difficile de ma vie estudiantine strasbourgeoise ou montpelliéraine a été surmonté grâce à sa bienveillante attention. Qu'il accepte ici le témoignage de ma profonde et fidèle gratitude. Il a accepté d'être le rapporteur du présent travail. Ses critiques de la rédaction, les discussions de fond que nous eûmes ont grandement contribué à l'amélioration de la présente rédaction, je l'en remercie vivement.

Madame le Professeur l'HARDY-HALOS a accepté d'examiner et de critiquer mon travail. Je lui dois beaucoup dans le domaine de la morphogenèse des Algues rouges, notamment grâce à ses critiques bienveillantes et ses conseils lors de la rédaction de textes destinés à publication. Ses encouragements m'ont aidé et m'aident encore à persévérer sur la voie pas toujours facile mais passionnante de la morphogenèse. Qu'elle trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

Monsieur le Professeur DENIZOT à qui je dois une grande part de mes connaissances et de mes goûts pour l'océanologie qu'il m'enseigna lors de mon séjour à Montpellier à la fois avec rigueur et passion fût pour moi un Maître plein d'aménité. Il a lui aussi accepté d'emblée d'analyser et de critiquer mon travail et mon point de vue sur la morphogenèse de GRACILARIA. Je lui exprime toute ma reconnaissance.

Monsieur PELLEGRINI a bien voulu juger ce travail. Il m'a accueilli ainsi que son épouse dans son Laboratoire, où le séjour a été grandement facilité par sa bienveillante générosité et enseigné les exigences du travail bien fait. Je lui dois ainsi qu'à son épouse, les meilleurs clichés de microscopie électronique. Sa lecture attentive et minutieuse de mon manuscrit a contribué à éliminer les erreurs et à approfondir la réflexion. Je le remercie de l'effort qu'il accepte de faire pour moi malgré ses nombreuses charges du moment. Je remercie aussi son épouse pour toute l'aide qu'elle m'a apporté lors de mon séjour à Marseille.

Monsieur COPPEJANS, par ses vastes connaissances systématiques des Algues, m'a fait découvrir et connaître plus d'une espèce de la Côte boulonnaise. Il accepte de juger mon travail, qu'il soit assuré de ma reconnaissance et de mon amitié.

Je voudrais aussi exprimer ma reconnaissance à tous les scientifiques qui ont posé les fondements et les concepts de l'algologie et sans lesquels mon travail était tout simplement impossible; c'est là que se vérifie le dicton: "autre le semeur, autre le moissonneur". Ma pensée se tourne particulièrement vers les Professeurs FELDMANN et CHADEFAUD.

Je ne saurais oublier dans mes remerciements mon collègue et ami J.GODIN, pour son amitié fidèle d'abord mais aussi pour les discussions que nous eûmes et qui m'ont rendu attentif et sensible à bien des aspects touchant à l'environnement, il a ainsi contribué indirectement à l'édification de ma thèse. Ma gratitude s'exprime encore vis à vis des autres membres du laboratoire, particulièrement M. DELECOURT, qui ne m'a jamais refusé l'aide aimable par toutes sortes de démarches dactylographiques et administratives, M. DELVINQUIER dont les compétences techniques jointes au goût du travail bien fait m'ont été d'un grand secours, Mme DANNOOT, qui a toujours assumé les charges les plus ingrates de ma recherche avec une patience et une gentillesse sans faille ainsi que les jeunes chercheurs, C.DESTOMBE, M.NOCHET, C.LEFEBVRE qui m'ont toujours entouré de leur sympathie et stimulé par leurs questions.

Madame T.DUBOIS m'a beaucoup appris et communiqué de sa passion pour les plantes, elle m'a fort soutenu particulièrement dans les moments un peu plus difficiles de ma recherche. Qu'elle trouve ici l'expression de mon amitié et de ma reconnaissance.

La réalisation d'une image tridimensionnelle du point végétatif de *Gracilaria* a été possible grâce au Professeur BAERT physicien et à Monsieur TINEL informaticien. Qu'ils soient assurés de ma profonde gratitude.

Je me tourne encore vers tous ceux qui m'ont aidé d'une manière ou d'une autre à réaliser ma thèse, notamment B.LEGRAND qui m'a initié aux techniques de la microscopie électronique, G.PONCHEL à qui je dois les images de microscopie électronique à balayage, Monsieur le Professeur DHAINAUT et Madame F.BONNET qui m'ont appris les techniques autoradiographiques, Monsieur DEREMAUX qui m'a initié à l'utilisation du microscope électronique JEOL, Monsieur GUILLON qui a accepté sans hésiter et avec beaucoup de gentillesse, la réalisation cinématographique pourtant difficile d'un modèle de croissance animé.



SOMMAIRE

<u>INTRODUCTION</u>	4
<u>CHAPITRE I: LES TECHNIQUES D'ETUDE, LE MATERIEL VEGETAL</u>	18
<u>I.1 - Techniques</u>	18
I.1.A - Récolte et conditionnement des thalles.....	18
I.1.B - Techniques d'obtention des plantules.....	18
I.1.C - Techniques cytologiques.....	19
I.1.D - Techniques autoradiographiques.....	20
I.1.E - Méthodes de restitution tridimensionnelle.....	20
I.1.F - Traitement des données (numériques, graphiques et textes).....	22
<u>I.2 - Le Matériel végétal</u>	23
I.2.A - Les divers types de ramifications chez les algues.....	23
I.2.B - Les divers stades morphologiques chez <i>Gracilaria verrucosa</i> : spore, plantule, thalle adulte.....	23
I.2.C - Anatomie des divers stades.....	25
<u>CHAPITRE II: LA MORPHOGENESE DU THALLE DE GRACILARIA</u>	28
<u>II.1 - MORPHOGENESE</u>	28
II.1.A - La sporulation: formation et dissémination des spores.....	28
II.1.B - Morphogénèse du stade plantule-I.....	29
II.1.B.a - Les premières segmentations de la spore et dynamique de la croissance	29
II.1.B.a.1 - conditions expérimentales.....	30
II.1.B.a.2 - résultats.....	30
II.1.B.b - Le stade plantule-I.....	31
II.1.B.b.1 - la morula sphérique.....	32
II.1.B.b.2 - La morula discoïdale bombée.....	32
II.1.C - Morphogénèse du stade plantule-II.....	35

II.1.C.a - Initiation de la jeune fronde.....	35
II.1.C.b - Edification de la jeune fronde.....	36
II.1.C.c - Hélicomérie et phyllotaxie raméale.....	53
II.1.D - Edification de la plante adulte.....	55
II.1.D.a - La microramification.....	55
II.1.D.b - La macroramification.....	56
<u>II.2</u> - Morphométrie : comparaison des divers stades entre eux par le biais d'une analyse morphométrique. Recherche de critères différentiels (surfaces, angles de ramification).....	57
II.2.A - Premier critère : la taille.....	59
II.2.B - Deuxième critère : L'angle des microbifurcations.....	61
II.2.C - Troisième critère : L'arbre de microramification.....	62
<u>II.3</u> - Potentialités morphogénétiques du disque et de la fronde : cultures et manipulations chirurgicales.....	64
II.3.A - Mise en évidence d'une activité prolifératrice polarisée.....	65
II.3.B - Initiation et édification des rameaux sur les frondes amputées.....	83
II.3.C - Initiation et édification du disque de fixation sur les frondes amputées.....	83
II.3.D - Influence des facteurs écophysologiques sur l'activité prolifératrice des frondes.....	84
II.3.E - Mise en évidence d'une activité phototropique dans la fronde du thalle adulte.....	88
II.3.F - Influence du stade phénologique sur l'activité prolifératrice.....	91
II.3.G - Activité prolifératrice induite par les endobiontes.....	92
<u>CHAPITRE III:CYTOMORPHOLOGIE ULTRASTRUCTURALE ET CARACTERES CYTOLOGIQUES DE LA DIFFERENCIATION VEGETATIVE.....</u>	93
<u>III.1:</u> Matériel et méthodes.....	93
<u>III.2:</u> Cytomorphologie et caractères cytologiques de la différenciation	96
III.2.A - Le carposporocyste et la spore.....	96
III.2.A.a - Le carposporocyste.....	96
III.2.A.b - La carpospore.....	97
III.2.B - Le stade plantule-I : les morulas sphérique et discoïdale bombée.....	100
III.2.B.a - La morula sphérique.....	100
III.2.B.b - La morula discoïdale bombée.....	101
III.2.C - Le stade plantule-II : disque et fronde.....	103
III.2.D - Le thalle adulte.....	106
<u>CHAPITRE IV:DISCUSSION.....</u>	113
<u>IV.1</u> - Méthodes.....	113
<u>IV.2</u> - Morphogénèse des stades ontogéniques (plantule-I, plantule-II	

et thalle adulte.....	114
IV.2.A - Formation de la spore.....	114
IV.2.B - Phase initiale du développement de la spore.....	115
IV.2.C - Signification de la morphogenèse des stades plantules-I et II.....	119
IV.2.C.a - La microramification pseudodichotome.....	119
IV.2.C.b - Signification des morphologie sphérique et discoïdale bombé.....	122
IV.2.C.b.1 - le type morphologique : signification.....	122
IV.2.C.b.2 - propriétés morphogénétiques comparées des stades plantules-I et II.....	123
IV.2.C.b.3 - rôle biologique du disque.....	124
IV.2.D - La morphogenèse de la fronde, potentialités morphogénétiques.....	128
IV.2.D.a - morphogenèse de la fronde.....	128
IV.2.D.b - l'hélicométrie tristique et la "phyllotaxie micro- et macroraméale".....	132
IV.2.D.c - potentialités morphogénétiques de la fronde.....	133
IV.2.D.c.1 - polarité et phénomènes corrélatifs.....	134
IV.2.D.c.2 - phototropisme.....	138
IV.2.D.c.3 - Les endobiontes.....	140
<u>IV.3 - Cytomorphologie et cytodifférenciation.....</u>	<u>140</u>
IV.3.A - Au cours de la carposporogenèse.....	140
IV.3.B - Au cours des stades plantules I et II.....	146
IV.3.D - Chez le thalle adulte.....	150
<u>RESUME, CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES</u>	<u>158</u>

ANNEXES:

- Annexe-3 : Inventaire des GRACILARIA répertoriés sur la mappemonde.
- Annexe-4 : Relation entre la morphologie du thalle des algues et
le mode de division de la (ou des) initiales apicales
- Annexe-5 : Ajustement aux L-systèmes des "arbres de microramification"
des points végétatifs de Rhodophycées et calcul de la divergence d.

INTRODUCTION.

DONNEES HISTORIQUES, NOMENCLATURALES ET PHYTOGEOGRAPHIQUES SUR GRACILARIA VERRUCOSA (HUDS) PAPENFUSS.

GRACILARIA verrucosa (Huds.) Papenfuss, espèce type de la famille des GRACILARIACEES relève de l'ordre des GIGARTINALES, qui à lui seul regroupe une centaine des quelques 600 genres de RHODOPHYCOPHYTES (Algues rouges) colonisant le domaine littoral marin. Parmi eux, le genre GRACILARIA se cantonne essentiellement aux ceintures médiolittorales inférieure et moyenne, dans toutes les mers et les océans du globe, depuis les zones tempérées australes jusqu'aux zones tempérées boréales.

Le genre GRACILARIA (Grev.) Dawson est crédité d'une centaine d'espèces de valeur taxinomique très inégale; la plasticité morphologique parfois considérable de beaucoup d'entre elles (BIRD et al., 1982) a souvent conduit, en effet, soit à multiplier les épithètes spécifiques pour la même algue (*G. ferox* (J. Agardh) par exemple possède dix sept synonymes tels que *G. armata*, var. *gracilis*, *G. bicuspidata*, etc...) soit au contraire, à rassembler sous le même nom des algues différentes (par exemple le *G. verrucosa* de la Côte canadienne atlantique est en réalité, comme l'a montré McLACHLAN (1979) une autre espèce , *G. tikvahiae* (Mc LACHLAN).

GRACILARIA verrucosa (Huds.) Papenfuss, figure précisément parmi les espèces particulièrement polymorphes, ce que laisse attendre d'ailleurs sa vaste répartition et sa remarquable amplitude écologique : on la rencontre en effet dans toutes les régions dont la température moyenne se situe entre l'isocryme 1,7°C et l'isotherme 10°C (note 1). Par contre (FIG.2 et ANNEXE 3) sur un total de 97 espèces

examinées pour le genre, plus de 70% se cantonnent seulement dans les zones équatoriales et tropicales du globe, c'est à dire dans les régions où les températures moyennes mensuelles sont comprises entre 21°C et 27°C (MICHANEK, 1979).

Au polymorphisme qui peut rendre parfois ardue son identification, notamment visà vis de l'espèce voisine *G. compressa* Grev., *GRACILARIA verrucosa* (Huds.) Papenf. ajoute d'autre part, historiquement, un certain nombre de tribulations nomenclaturales, dont il est nécessaire de tenir compte si l'on veut synthétiser les connaissances sur ce taxon.

En effet, les premières descriptions attribuables à cette algue, sont dues en 1759 à DONATI, qui la désigne sous le nom de *CERAMIANTHEMUM*. Mais dès 1762, donc neuf ans après que LINNE, dans le *Species Plantarum* (1753) eût énoncé les fondements de la nomenclature binaire, HUDSON nomme et décrit, un *FUCUS verrucosus* et un *FUCUS confervoides* dont les caractères morphologiques correspondent au *CERAMIANTHEMUM* de DONATI. L'espèce *FUCUS confervoides* est d'ailleurs retenue par LINNE lui-même dans la seconde édition de son *Species Plantarum*.

Cependant jusqu'à la fin du 18ème siècle, les données systématiques sur ce taxon ne progressent pas davantage, la systématique des algues, encore balbutiante, reste inféodée à la vision de A.L. de JUSSIEU, qui concevait seulement deux ensembles, les *BYSSI* et les *FUCI*. Il faut donc attendre l'aube du XIXème siècle, grâce pour que grâce aux travaux de LAMOUREUX (1813) qui reconnaît, les grandes divisions des algues vertes, brunes et rouges, établissant par la même une classification des algues proches des conceptions actuelles, se précise l'identité du *FUCUS confervoides* linnéen, renommé successivement *GRACILARIA confervoides* par GREVILLE (1830) puis *CORDYLECLADIA confervoides* par J.G. AGARDH (1852).

NOTE 1 : isothère: ligne reliant les points de même température estivale moyenne.

isocryme: ligne reliant les points de même température hivernale moyenne.

Toutefois le nom générique GRACILARIA imposant sa priorité, DAWSON (1949) devait aboutir à une définition plus exacte encore du taxon en cause, en constatant, sur des différences structurales des cystocarpes (absence ou présence de filaments nourriciers), la nécessité de dissocier le genre GRACILARIOPSIS du genre GRACILARIA, auquel reste attachée l'algue qui nous intéresse.

Enfin pour tenir compte de l'antériorité des travaux de HUDSON (1762), PAPENFUSS (1950) montre que, règlementairement, celle-ci doit être désignée comme GRACILARIA verrucosa (Huds.) Papenfuss, binôme qui est évidemment le plus usité de nos jours.

IMPORTANCE RELATIVE DES TRAVAUX ENTREPRIS CHEZ GRACILARIA VERRUCOSA, PAR RAPPORT AUX AUTRES RECHERCHES ; RAPPELS GÉNÉRAUX CONCERNANT LA MORPHOLOGIE DES THALLES D'ALGUES.

Les données disponibles, concernant particulièrement GRACILARIA verrucosa, sont peu nombreuses. L'analyse bibliographique traitant de cette algue, en utilisant les rangements par thèmes exploités par informatique, grâce à la réalisation d'un logiciel spécifique de traitement des données bibliographiques, montre que sur quelques 200 références exploitables, les plus fréquentes (37) ont trait à la physiologie de l'espèce ou à sa biochimie (35) et que, sur les 37 articles rattachables au thème BIONOMIE/MORPHOGENÈSE, seules 8 abordent réellement la morphogenèse de l'individu, soit seulement 4% du total des recherches analysées. Un tel manque d'information est d'autant plus surprenant que, du simple point de vue taxinomique, l'importance des caractères morphologiques chez les Algues est admise depuis longtemps, au point que dès 1806, BRISSEAU-MIRBEL et JOLYCLERC écrivaient déjà: "...ces plantes (les algues) sont très diverses; elles sont différentes par la configuration et par leurs substances".

Certes l'appareil végétatif de ces organismes, n'a effectivement servi de critère de classification qu'à partir des années 1930 où, à la suite de FRITSCH

(1935) et de SCHUSSNIG (1938), sont proposés plusieurs systèmes (CHADEFAUD, 1952, 1960; DIXON, 1966; ROUND, 1967; FELDMANN, 1975) dont les plus significatives sont rassemblées dans les TABLEAUX 1 et 2.

Toutes ces classifications morphologiques n'en concordent pas moins pour distinguer un certain nombre de structures qui s'enchaînent logiquement selon un gradient allant des formes les plus simples (thalles unicellulaires : isolés ou groupés) jusqu'au plus complexes (thalles pluricellulaires hiérarchisés). Le système de CHADEFAUD (1952) qui fut repris et développé ultérieurement par les travaux de FELDMANN (1973) et de L'HARDY-HALOS (1985), a l'intérêt de fixer un certain nombre de notions et de repères qui s'articulent autour des termes d'ARCHETHALLE, de NEMATOTHALLE (initialement nommé PROTOTHALLE) et de CLADOMOTHALLE.

L'ARCHETHALLE désigne les formes "coloniales" massives ou linéaires (filaments) les formes unicellulaires primitives (ARCHETHALLES COLONIAUX DISSOCIES) ou dérivés (ARCHETHALLES COLONIAUX REGRESSES).

Le NEMATOTHALLE (thalle hétérotriche) lorsqu'il est complet décrit les formes filamenteuses ramifiées prostrées sur lesquelles se développent des filaments dressés pareillement ramifiés. La réduction totale ou partielle de l'une ou l'autre des parties érigée ou prostrée conduit à des formes nématothalliennes exclusivement prostrées ou dressées. Dans les cas de réduction extrême, ne subsiste alors que la cellule fondatrice ou cellule archéthallienne.

Le CLADOMOTHALLE, qui prend naissance sur le nématothalle est constitué par un ensemble de CLADOMES, le CLADOME désignant l'unité morphologique hiérarchisée du cladomothalle, qui comporte un axe à croissance privilégiée sur les flancs duquel naissent des filaments secondaires à "allongement au contraire strictement limité, qui se ramifient, pour constituer ce que les anglais nomment a lateral, je dirai une pleuridie" (CHADEFAUD, loc. cit., 1952). Les cladomes qui sont constitués par un seul axe principal sont dits UNIAXIAUX, ceux qui en comportent plusieurs, sont appelés MULTIAXIAUX.

La classification de L'HARDY-HALOS (1985) qui affine celle de CHADEFAUD en tenant compte des données les plus récentes (DION, 1979), intègre avec les

termes PARACLADOME et METACLADOME, les structures massives ne se rapportant pas exactement au cladomothalle.

Le PARACLADOMOTHALLE (note 2) désigne un cladomothalle multiaxial nu c'est à dire dépourvu de pleuridies, issu du développement de plusieurs filaments nématothalliens localisés dans la zone marginale distale du disque basal de fixation. Le METACLADOMOTHALLE est un cladomothalle nu issu du développement privilégié d'un filament nématothallien également localisé dans la zone marginale distale de ce disque.

DONNEES ACQUISES SUR L'ARCHITECTURE DU THALLE DE GRACILARIA VERRUCOSA.

Moins d'une dizaine de travaux ont tenté depuis le début du siècle, d'élucider l'organisation architecturale du thalle de GRACILARIA verrucosa, plus précisément celle de sa fronde, le disque basal de fixation restant quasi inexploré (KILLIAN, 1914 ; PHILLIPS, 1925 ; SJOESTEDT, 1926 ; KYLIN, 1930 ; CHADEFAUD, 1960 ; OLIVEIRA, 1968 ; L'HARDY-HALOS, 1985).

Les travaux antérieurs à CHADEFAUD, insistent sur le caractère strictement apical de la croissance chez GRACILARIA. C'est un point important. Pour les uns elle tient à l'activité d'une initiale apicale unique (KILLIAN, *ibid.*; KYLIN, *ibid.*), pour les autres au contraire elle est due à un méristème pluricellulaire (PHILLIPS, *ibid.*; SJOESTEDT, *ibid.*). Les auteurs, pour décrire les faits, parlent respectivement du ZENTRALFADENTYPUS (type uniaxial) et du SPRINGBRUNNENTYPUS (type multiaxial encore appelé jet de fontaine par les auteurs).

NOTE 2 : le terme PARACLADOME (CABIOCH, 1972) désigne chez les CORALLINACEES les plus évoluées, les formes encroûtantes à structure hildenbrandioïde.

La nature cladomienne du thalle de GRACILARIA verrucosa est reconnue par CHADEFAUD (1960) qui décrit dans le point végétatif de la fronde une cellule apicale pyramidale renversée dont les segmentations successives de flanc , engendrent selon un trajet hélicomère sénestre, des cellules sous-apicales qui sont à l'origine du cortex photoassimilateur. GRACILARIA est donc un CLADOMOTHALLE UNIAXIAL. OLIVEIRA (1968) tout en admettant le caractère cladomien de ce thalle, rejette sa nature strictement uniaxiale, considérant qu'elle est fonction du stade de développement (uniaxialité des jeunes stades, multiaxialité du stade adulte). Ses travaux ne précisent guère cependant la nature exacte des files cellulaires observées: s'agit-il de PLEURIDIES (rameaux à croissance limitée) ou d'axes de cladomes à croissance non limitée? L'HARDY-HALOS (1985) considère qu'il s'agit d'un cladomothalle nu de type CALLITHAMNION c'est à dire d'un cladomothalle dépourvu de pleuridies (CLADOMOTHALLE NU). Chez les algues typiquement cladomiennes, cette structure n'est généralement acquise qu'au cours des derniers stades de l'ontogenèse, les premiers étant essentiellement NEMATOTHALLIENS.

Peut-on parler de phase nématothallienne chez GRACILARIA? Là encore, les descriptions sont peu documentées. OLIVEIRA (id.) décrit bien les jeunes stades issus de la germination de la spore, sans toutefois préciser leur signification morphogénétique.

DONNEES ACQUISES EN MORPHOGENESE CHEZ LES ALGUES,
ROLE DES FACTEURS EXTERNES (ÉCOPHYSIOLOGIQUES) OU
INTERNES (CORRELATIFS).

Un grand nombre de travaux expérimentaux ont tenté d'explorer chez les Thallophytes chlorophylliens, les divers domaines de la morphogenèse : croissance et différenciation (polarité), contrôle du développement par les facteurs externes (écophysiologiques) et internes (corrélations), mouvements (tropismes et nasties).

1) INFLUENCE DES FACTEURS ECOPHYSIOLOGIQUES SUR LA MORPHOGENESE
DE GRACILARIA VERRUCOSA (Huds.) Papenfuss.

A - LA LUMIERE.

L'influence de la lumière sur la croissance et le développement des Algues (voir article de synthèse bibliographique de L'HARDY-HALOS et al., 1984) est évoquée fréquemment sous ses divers effets: photosynthétique (KLEMM, 1893 ; BERGQUIST, 1959 ; HAUPT, 1959 ; BURROWS, 1961, 1956 ; LARPENT et JACQUES, 1972 ; PETERSON, 1972 ; LARPENT-GOURGAUD et LARPENT, 1973 ; MURRAY et DIXON, 1973, 1975 ; CALVERT, 1976 ; COSSON, 1973 ; MAYHOUB, 1973 ; DUCHER et al., 1980 ; L'HARDY-HALOS, 1983 ; DUCHER, 1987), phototropique (FELDMANN, 1936 ; JONES, 1959 ; NEUSHUL et al., 1967 ; BUGGELN, 1974 ; SHANAB et MAGNE, 1984 ; LUNING, 1980), phyco- ou cryptochrome (DRING et LUNING, 1975 ; DUCHER, 1980).

Les résultats concernant plus précisément l'influence morphogène de la lumière sur les thalles de RHODOPHYCEES et plus particulièrement celui des thalles massifs sont, comme en témoigne le tableau ci-dessous, fragmentaires.

RESUME SYNOPTIQUE DES DONNEES ACQUISES RELATIVEMENT A LA LUMIERE:

ALGUE	LUMIERE	EFFET	AUTEURS et DATE
ACROCHAETIUM sp.	blanche	croissance	DUCHER (1980)
ACROCHAETIUM sp.	bleue	phytochrome	DUCHER (1980)
ACROCHAETIUM sp.	blanche	photopériodisme	LARPENT-GOURGAUD et LARPENT (1973)
ACROCHAETIUM sp.	blanche	croissance	LARPENT et al. (1978)
"	"	"	DUCHER et LARPENT (1975)
"	rouge	croissance	LARPENT et al. (1978)
"	bleue	croissance	LARPENT-GOURGAUD et LARPENT (1973)
"	blanche	phototropisme	SHANAB et MAGNE (1984)
AGLAOTHAMNION sp.	"	croissance	DUFRENE-BONNET (1983)
ALARIA esculenta	bleue/rouge	phototropisme	BUGGELN (1974)
"	blanche	phototropisme	BUGGELN (1974)
CALOSIPHONIA vernicularis	bleue	stimul. cladom.	MAYHOUB (1975)
CAULERPA prolifera	blanche	morphose	KLEMM (1893)
CAULERPA sp.	blanche	morphose	CALVERT (1976)

CERAMIACEES	blanche blanche	morphose croissance	PETERSON (1972) GARBARY (1979) L'HARDY- HALOS (1983)
DERBESIA Lamouroux.	"	phototropisme	FELDMANN (1936)
DRAPARNALDIA mutabilis	bleue	croissance	LARPENT et JACQUES (1972) DUCHER (1987)
FUCUS sp.	blanche	inhib. croiss.	BURROWS (1956)
GRACILARIA verrucosa	blanche	phototropisme	JONES (1959b)
"	"	croissance	OGATA et al. (1972)
"	blanche	croissance	EDELSTEIN (1976)
"	"	croissance	BIRD et McLACHLAN (1977)
"	rouge	croissance	LEFEBVRE (1985)
"	bleue/verte	viabilité	LEFEBVRE (1985)
HORMOSIRA banksii	blanche	croissance	BERGQUIST (1959)
LAMINARIA digitata	rouge	inhib. croiss.	COSSON et al. (1976)
"	bleue	stimul.croiss.	COSSON et al. (1976)
LAMINARIA saccharina	blanche	inhib. croiss.	BURROWS (1961)
MARIPELTA rotata	blanche	phototropisme	BOWEN (1971)
MOUGEOTIA sp.	blanche	mouvement plaste	HAUPT (1959)
NEREOCYSTIS sp.	RC/RS	phytochrome	DUCAN et FOREMAN (1980)
PETALONIA fascia	blanche	photopériodisme	WYNNE (1969)
PETALONIA fascia	bleue/rouge	phyto/cryptochrome	LONING et DRING (1973)
PLEONOSPORIUM squarrosa	blanche	croissance	MURRAY et DIXON (1973-75)
SACCORHIZA polyschides	"	morphose	NORTON et BURROWS (1969)
SCIADOPHYCUS stellatus	"	phototropisme	NEUSHUL et al. (1967)
SCYTOSIPHON lomentaria	bleue	phyto/cryptochrome	DRING et LONING (1975)
"	blanche	photopériodisme	WYNNE (1969)
"	bleue/rouge	phyto/cryptochrome	LONING et DRING (1973)
TRAILLIELA-phase	blanche	photopériodisme	LONING (1980)

RC : rouge clair; RS : rouge sombre.
 inhib. croiss. : inhibition de la croissance.
 stimul. croiss. : stimulation de la croissance.
 stimul.cladom. : stimulation de la cladomogenèse.

Les exemples cités relatifs à GRACILARIA recherchent les conditions d'éclairement sous lumière blanche produisant la meilleure croissance des plantules (OGATA, 1972) comme des thalles adultes (BIRD et al., 1981; EDELSTEIN, 1976). Cet effet stimulateur sur la croissance des plantules est également obtenu chez les plantules tétrasporophytiques (LEFEBVRE, 1985), les lumières bleue et verte sembleraient exercer une action bénéfique sur la survie et la viabilité in vitro des plantules tétrasporophytiques. Les travaux de JONES (1959) relèvent un effet phototropique de la lumière blanche sur les frondes juvéniles. Aucune référence ne relate cependant un effet plus spécifiquement morphogène, tel que l'initiation du cladome à partir du disque protonémien.



B - TEMPERATURE ET SALINITE.

Le rôle plus spécifiquement morphogène de la température est selon l'avis des auteurs également peu documenté (NORTON et al., 1981). Ils rapportent néanmoins l'effet respectif des températures extrêmes et des fluctuations thermiques sur la fragmentation des thalles et sur l'"abscission" des frondes. Des recherches récentes entreprises sur les stades juvéniles de *GRACILARIA verrucosa* montrent que les températures inférieures à 10°C favorisent le développement des morulas discoïdales alors qu'au-delà de 20°C elles privilégient celui des frondes (LEFEBVRE, 1985; KIM, 1970).

Un certain nombre de travaux relatent l'action de la salinité et des ions minéraux sur le développement de l'appareil végétatif des algues ou certaines de leurs particularités morphologiques : par exemple chez *FUCUS vesiculosus*, dont les frondes en milieu saumâtre, diminuent de taille en accroissant le nombre des dichotomies (JORDAN et VADAS, 1972), *CHONDRUS crispus*, qui est plus grand et moins rameux en milieu faiblement salin qu'en milieu plus salin (MATHIESON et BURNS, 1975). L'abaissement de la concentration minérale du milieu, induit souvent la formation de poils hyalins, par exemple chez les zygospores de *FUCUS spiralis* (SCHONBECK et NORTON, 1979) et chez les spores de *DUMONTIA*, qui portent des poils, lorsqu'elles sont cultivées dans un milieu carencé en nitrate de potassium (CHEMIN, 1937).

2) LES FACTEURS INTERNES DE CONTROLE DE LA MORPHOGENESE : LA POLARITE.

La polarité, un phénomène fondamental de la morphogénèse est, comme l'atteste le résumé synoptique placé ci-après, fréquemment évoquée et concerne aussi bien les éléments unicellulaires : spore, zygote, cellule isolée (THURET et BORNET, 1878 ; von WETTSTEIN, 1965 ; WEBER, 1969 ; JAFFE et al., 1958; QUATRANO, 1968, 1978 ; SCHROTER, 1978 ; DUCREUX, 1983b), que pluricellulaires, qu'il s'agisse de thalles entiers (NOLL, 1888 ; ZIMMERMANN, 1927 ; KHAILOV et al., 1978), ou de thalles

fragmentés (KONRAD-HAWKINS, 1964 ; MOSS, 1966 ; PERRONE et FELICINI, 1972 ; GOLDSTEIN, 1973 ; KLING et BODARD, 1974 ; FLETCHER, 1975 ; WAALAND, 1975 ; ABELARD, 1977 ; GAILLARD et L'HARDY-HALOS, 1977 ; L'HARDY-HALOS et al., 1984). Sur le plan cytologique, la polarisation s'exprime fréquemment chez les cellules actives, par la disposition privilégiée des organites (DAHL, 1971 ; QUATRANO, 1978 ; DUCREUX, 1977, 1979, 1985 ; PELLEGRINI, 1979 ; KATSAROS et GALATIS, 1985).

RESUME SYNOPTIQUE DES DONNEES ACQUISES SUR LA POLARITE

ALGUE	STRUCTURE POLARISEE	AUTEURS ET DATE
ASCOPHYLLUM nodosum	zygote	ROSENVINGE (1888)
BRYOPSIS sp.	thalle	NOLL (1888)
CALLITHAMNION roseum	fragment	KONRAD-HAWKINS (1964)
CAULERPA sp.	zygote	MEJNESZ (1980)
CAULERPA sp.	thalle	ZIMMERMANN (1927)
CHARA vulgaris	fragment	DUCREUX (1975, 1979)
DERBESIA lamourouxii	thalle	FELDMANN (1936)
DICTYOTA dichotoma	fragment	GAILLARD et L'HARDY-HALOS (1977)
DRAPARNALDIA mutabilis	fragment	LARPENT (1968)
FUCUS sp.	zygote	THURET (1855)
FUCUS sp.	thalle	KHAILOV et al. (1978)
FUCUS vesiculosus	fragment	MOSS (1966)
GRACILARIA debilis	fragment	GOLDSTEIN (1973)
GRACILARIA verrucosa	fragment	KLING et BODARD (1974)
GRIFFITHSIA pacifica	cellule	DUFFIELD et al. (1972)
PELVETIA canaliculata	zygote	SCHROTER (1978)
PETROGLOSSUM nicaeense	fragment	PERRONE et FELICINI (1972)
RHODOCHORTON purpureum	fragment	PEARLMUTTER et VADAS (1978)
SARGASSUM muticum	fragment	FLETCHER (1975)
SPHACELARIA cirrosa	cellule	DUCREUX (1983b)
SPHACELARIA cirrosa	fragment	DUCREUX (1977)
SCHOTTERA nicaeense	thalle	PERRONE-PESOLA et FELICINI (1981)



La polarité qui se manifeste donc, comme en atteste le résumé ci-dessus, même chez les thalles fragmentés, s'exprime par la régénération d'une nouvelle fronde au pôle distal des fragments. Cette propriété morphogénétique est connue aussi bien chez les CHLOROPHYCOPHYTES (DUCREUX, 1975, 1977, 1979; LARPENT, 1968), les CHROMOPHYCOPHYTES (GAILLARD et L'HARDY-HALOS, 1977;

MOSS, 1966; FLETCHER, 1975) que chez les RHODOPHYCOPHYTES (KONRAD-HAWKINS, 1964; PERRONE et FELICINI, 1972; PEARLMUTTER et VADAS, 1978; PERRONE-PESOLA et FELICINI, 1981). L'existence d'une telle polarité a été montrée également chez GRACILARIA debilis (GOLDSTEIN, 1973) et chez G. verrucosa (KLING et BODARD, 1974).

3) FACTEURS DE CONTROLE INTERNES DU DEVELOPPEMENT : LES CORRELATIONS.

La morphose d'une plante résulte d'un équilibre constamment entretenu entre ses diverses parties grâce à des échanges d'informations ou messages de contrôle: les corrélations. Ces échanges contrôlent la croissance (corrélations de croissance) et la différenciation (corrélations de différenciation) d'une plante. La nature de ces messages peut être de nature trophique (corrélations trophiques) ou hormonale (corrélations hormonales). Ils peuvent agir dès leur émission, ce sont les corrélations actuelles ou au contraire longtemps après leur émission, ce sont les corrélations d'induction. Quelques aspects des recherches entreprises dans ce domaine particulier de la morphogenèse sont évoqués synoptiquement ci-après:



ALGUE	TYPE DE CORRELATION	AUTEURS et DATES
ANTITHAMNION plumula	dominance apicale	L'HARDY-HALOS (1971d, 1974b)
ANTITHAMNION sp.	différenciation pleuridienne	L'HARDY-HALOS (1966b, 1971d, 1975, 1984)
APOGLOSSUM ruscifolium	dominance apicale	ABELARD (1977)
" "	" "	ABELARD et L'HARDY-HALOS (1973)
CERAMIACEES	différenciation pleuridienne	L'HARDY-HALOS (1974a)
CHARA vulgaris	dominance apicale	DUCREUX (1975, 1979)
DICTYOTA dichotoma	" "	GAILLARD et L'HARDY-HALOS (1977, 1971)
" "	différenciation	GAILLARD et L'HARDY-HALOS (1980, 1984)
FUCUS vesiculosus	dominance apicale	MOSS (1965)
PETROGLOSSUM nicaense	" "	PERRONE et FELICINI (1972, 1974)
SPHACELARIA cirrosa	" "	DUCREUX (1977)
" "	différenciation pleuridienne	DUCREUX (1983a)
SPHACELARIA furcigera	trophique	DWORESKY et al. (1980)
ZONARIA farlowii	dominance apicale	DAHL (1971)

Ils accréditent l'importance de la dominance apicale dans l'édification et la hiérarchisation des structures cladomies. Le rôle du filament axial

primaire dans l'expression des potentialités morphogénétiques des cellules constituant les rameaux latéraux à croissance limitée (pleuridies) a été montré chez une céramiacée typique, l'ANTITHAMNION sp., où le caractère de la détermination à une croissance limitée (L'HARDY-HALOS, 1971c, 1971d, 1974a, 1975), est pas fixé une fois pour toutes, mais acquis avec le temps et dans un contexte corrélatif donné (L'HARDY-HALOS, 1966b 1974a, 1975). Plusieurs stades sont d'ailleurs reconnus au cours de cette évolution (prédétermination, différenciation, activité méristématique, sénescence: L'HARDY-HALOS et al., 1984). Cela montre "tout le "flou" et la valeur relative de la notion de pleuridie, dont la signification est largement fonction du temps, c'est à dire de son histoire... Cette situation qui n'est pas sans analogie avec ce qui est connu chez les PTERIDOPHYTES, prévaut chez les PHANEROGAMES où les primordiums foliaires ont au début des potentialités caulinaires et ne deviennent irréversiblement des feuilles que dans un contexte corrélatif déterminé régissant sa différenciation" (ROUX, 1987). Il en est de même chez les PHYLLANTHUS avec les rameaux plagiotropes qui au départ sont potentiellement orthotropes comme l'axe-mère (ROUX, 1968). Cette comparaison morphogénétique avec les végétaux supérieurs (cormophytes) souligne la richesse formelle du terme CLADOME telle qu'il fût introduit par CHADEFAUD (1952) et FELDMANN (1963a) et les progrès qu'il a permis de réaliser dans la compréhension de la morphogenèse des algues et plus particulièrement des RHODOPHYCEES grâce notamment aux travaux de l'Ecole française (L'HARDY-HALOS, 1984).

LES PROBLEMES MORPHOGENETIQUES SE RATTACHANT A LA NOTION DE CLADOME.

Malgré tous les progrès accomplis, la notion de cladome continue à poser des problèmes . Ils furent évoqués en six points, à Banyuls en 1978 lors de la rencontre du Groupe "ONTOGENESE ET MORPHOGENESE DES ALGUES" : (1) l'origine phylogénétique de la structure cladomienne ; (2) l'origine ontogénique des cladomes primaires ; (3) la cytomorphologie comparée des éléments pleuridiens et axiaux, la relation de causalité entre ces caractères et l'état de plus ou moins grande irréversibilité de la différenciation des pleuridies ; (4) le mécanisme de la

production des segments axiaux en relation avec le mode de cloisonnement de la cellule apicale, ainsi que le problème du cloisonnement oblique ; (5) les phénomènes physiologiques sous-jacents à la cladomogenèse ; (6) la signification exacte de la multiaxialité.

Des éléments de réponse sont déjà acquis pour plusieurs de ces questions, comme il vient d'être montré plus haut. Il s'y ajoute néanmoins des inconnues essentielles qui se résument bien dans l'affirmation de MARESQUELLE (1980): " Le marasme de la morphogenèse, c'est de ne pas savoir enchaîner entre eux tous ces faits, de ne pouvoir les rattacher aux autres branches de la science, de ne pouvoir franchir le fossé profond qui sépare encore la voie de la morphogenèse et celle des études d'hérédité moléculaire". C'est ainsi que les mécanismes biochimiques de la différenciation (synthèse de macromolécules spécifiques : enzymes, ARN-t,...) et de son contrôle (régulations génique et transcriptionnelle) sont encore peu développées. Les travaux relatifs à ACETABULARIA, une algue unicellulaire géante à structure cladomienne typique (BRACHET et BONOTTO, 1970), dont l'essentiel est rapporté par DENFFER et al. (1978) et MAZLIAK (1982), suggèrent le rôle morphogène des ARN-m, dont la traduction assure la synthèse d'enzymes propres à chaque stade de développement. Quelques travaux démontrent également le rôle d'enzymes spécifiques dans la croissance hyphale (FEVRE et LARPENT, 1980, SMITH, 1983), la ramification du thalle des SPHACELARIA (BURNS et al., 1984), le rôle de composés protidiques dans la ramification de l'algue cladomienne siphonnée BRYOPSIS (BURR et WEST, 1971).

La recherche des marqueurs cytomorphologiques de la différenciation cellulaire, ainsi que de leur rôle dans la morphogenèse n'en est qu'à ses débuts. Cette relation structure cellulaire \Leftrightarrow fonction cytomorphologique a pourtant déjà été relevée chez CHARA (DUCREUX, 1979), BATRACHOSPERMUM sirodotii (AGHAJANIAN et HOMMERSAND (1980), DICTYOTA dichotoma (GAILLARD et L'HARDY-HALOS, 1984 ; KATSAROE et GALATIS, 1985), les Corallinacées (GIRAUD et CABIOCH, 1976) , LAURENCIA pinnatifida (GODIN, 1985), BRYOPSIS (BURR et WEST, 1971), POLYSIPHONIA (LICHTLE et GIRAUD, 1969), les formes hildenbrandioides (CABIOCH et GIRAUD, 1982).

NOS OBJECTIFS DANS CE CONTEXTE.

La MORPHOGENESE est définie "comme l'ensemble des causes qui déterminent la forme et la structure des organismes, la connaissance de ces causes et des lois qui les résument" (dictionnaire LE PETIT ROBERT, édition 1975) ou comme "la réalisation des plans structuraux d'embryons, d'organes, de tissus,..." (ENCYCLOPAEDIA UNIVERSALIS, édition 1975).

Cette seconde définition rend mieux compte des objectifs essentiels de notre travail qui vise à montrer comment se réalise, d'un point de vue ontogénétique, le plan architectural du thalle de GRACILARIA verrucosa (Huds.) Papenfuss, que nous appellerons désormais plus simplement GRACILARIA, à dégager l'originalité du système morphogénétique que constitue cette algue, lorsqu'elle est comparée à d'autres RHODOPHYCEES, à préciser enfin le rôle des facteurs de corrélation interne sur la réalisation de la forme.

Pour atteindre ces objectifs, nous étudierons plus précisément les points suivants:

- (1) L'architecture et l'ontogenèse du thalle.
- (2) La recherche d'indices morphométriques et cytomorphologiques de la différenciation végétative.
- (3) La recherche dans le contexte cladomien, de la signification morphologique des structures observées.
- (4) L'analyse comparée du thalle de GRACILARIA avec celui d'autres RHODOPHYCEES à cladomothalle massif.
- (5) La mise en évidence des phénomènes corrélatifs et des potentialités morphogénétiques du thalle.
- (6) La recherche de l'influence des facteurs écophysologiques sur la morphogenèse du thalle.

CHAPITRE - I

MORPHOLOGIE DU THALLE .

I.1 - LES TECHNIQUES.

I.1.A - LA RECOLTE ET LE CONDITIONNEMENT DES THALLES.

Les thalles sont récoltés sur la Côte Est de la Manche au Cap Gris-Nez et à Audresselles (50° 44'N et 1° 13'E) dans les cuvettes ensablées du médiolittoral inférieur. Au laboratoire, les plantes sont brossées, passées dans une solution de mercryl (30%) dans l'eau de mer et conservées dans des aquariums contenant de l'eau de mer filtrée sur bougie filtrante. Les cultures séjournent dans une pièce climatisée à 18°C + ou - 1°C sous une rampe lumineuse (tubes Sylvania GroLux) produisant au niveau de la pailleuse un éclairage d'environ 5 W.m sous une photopériode de 12h.

I.1.B - TECHNIQUES D'OBTENTION DES PLANTULES .

Les frondes femelles fertiles possédant des cystocarpes matures sont prélevées dans les aquariums de survie, coupées en fragments de 1 cm de longueur et déposées sur des plaquettes plastiques (Thermanox 9X35 mm) stériles d'origine, placées dans des boîtes de Pétri plastiques (85mm) contenant 20 ml du milieu ES de Provasoli (1962) modifié par l'addition d'une substance antibacillariophycéenne, l'oxyde de germanium (Tab.3). La solution nutritive destinée à l'enrichissement de l'eau de mer, est stérilisée sur membrane filtrante (0,2um) et ajoutée à l'eau de

mer autoclavée (30 mn à 1 bar). Les boîtes de Pétri renfermant ce milieu sont alors placées dans les mêmes conditions de température et de lumière que les thalles des aquariums de survie. 48h de culture suffisent pour que les spores soient libérées et qu'elles adhèrent aux supports plastiques. Les plaquettes sont alors rincées avec précaution à l'eau de mer stérile et placées dans des fioles de Fourneau (150 ml) contenant 50 ml de milieu ES stérile, qui est renouvelé tous les quinze jours. Après un mois de culture le brossage des plaquettes, en conditions aseptiques sous hotte à flux laminaire, pour limiter la prolifération des algues vertes du genre *Enteromorpha*, devient nécessaire. Nous avons montré dans notre thèse de 3^e cycle l'extrême difficulté qu'il y avait à obtenir des cultures stériles. Cette difficulté tient, comme l'ont montré les tests réalisés par l'Institut Pasteur à la résistance des souches bactériennes, à la plupart des groupes d'antibiotiques (Tab.4). Aussi n'avons-nous pas cherché à réaliser ces cultures axéniquement.

I.1.C - TECHNIQUES DE PREPARATION DES COUPES SEMI-FINES:

Les thalles -quel que soit leur stade morphologique- sont traités selon les techniques utilisées en microscopie électronique par transmission (ces techniques seront détaillées dans le chapitre 3) et inclus dans le mélange de SFURR (1969). Chez les plus jeunes stades, notamment chez les plantules fixées sur les plaquettes plastiques, les divers traitements (fixation, postfixation, déshydratation, contraste et inclusion) sont réalisés par transport des plaquettes d'un bain à l'autre. L'inclusion de l'objet - morula, plantule - dans la résine pure, est réalisée en renversant sur l'objet, une gélule remplie de résine. Après polymérisation, la gélule est détachée sans difficulté de la plaquette ainsi que l'objet qui s'y trouve inclus. La structure anatomique des plantes est étudiée sur des coupes semi-fines sériées épaisses d'environ 0,2 μ m, obtenues à l'aide d'un ultramicrotome manuel LKB de PORTER-SERVALL et transportées à l'aide d'un anneau de cuivre, par groupe d'une demi-dizaine environ sur des lames de verre (26X76mm) où

elles sont séchées sur platine chauffante. La coloration est réalisée à chaud sur la veilleuse d'un bec Bunsen avec du bleu azur B à 0,1 ppm en milieu alcalin (1 goutte NaOH à 0,1 N pour 1 ml de colorant). Après rinçage et déshydratation à l'acétone, les coupes sont cernées à l'encre de Chine, pour faciliter leur repérage lors des observations ultérieures et numérotées avant d'être incluses entre lame et lamelle dans le mélange de Spurr. La polymérisation est obtenue à l'étuve à 60°C après 48h.

I.1.D - TECHNIQUES AUTORADIOGRAPHIQUES EN MICROSCOPIE PHOTONIQUE.

On utilise les précurseurs radiographiques suivants:

- LEUCINE <3H-4,5> (35 Ci/mM) C.E.A.
- URIDINE <3H-5> (24 Ci/mM) C.E.A.
- THYMIDINE <methyl 3H> (25 Ci/mM) C.E.A.

Le protocole est le suivant : des plantules tétrasporophytiques âgées de 2 mois, ainsi que des fragments de frondes de 2 cm de longueur environ, d'un gamétophyte femelle, sont incubés de 6 à 24 heures dans de l'eau de mer filtrée (0,2 um) contenant respectivement chacun des précurseurs à la concentration finale de 6 uCi/ml.

Après incubation, les algues sont lavées plusieurs fois dans l'eau de mer filtrée comme plus haut, avant d'être placées dans le même milieu pendant 24 à 48 heures, puis incluses selon les techniques de la microscopie électronique. Les coupes semi-fines sont recueillies sur des lames porte-objet (76X26 mm) et recouvertes par une émulsion nucléaire (ILLFORD K 5). L'exposition dure de quinze jours à trois semaines. Après révélation, les coupes sont colorées au bleu azur comme indiqué ci-dessus.

1.1.E - METHODES DE RESTITUTION TRIDIMENSIONNELLE DU POINT VEGETATIF DE LA FRONDE.

Nous avons fait appel à deux méthodes : la méthode des plaques et la méthode de reconstruction tridimensionnelle assistée par ordinateur.

LA METHODE DES PLAQUES - Des coupes semi-fines sériees sont dessinées à la chambre claire sur des feuilles plastiques transparentes ou photographiées sur film inversible noir et blanc. Les feuilles ou les films, sont déposés sur un rétroprojecteur et leur image est projetée sur un écran blanc rigide. L'image ainsi projetée et agrandie environ 5000 fois, est décalquée sur une plaque de plexiglass transparente (242X250mm) épaisse de 1 mm. La structure tridimensionnelle de l'objet est restituée en superposant dans l'ordre les plaques de plexiglass et en ajustant au mieux les images successives. L'empilement progressif des plaques fait apparaître (Fig.3) les unes après les autres les cellules et les files cellulaires, qui sont alors représentées par des éléments polyédriques en bois reliés les uns aux autres par des tiges en bois (Fig.4), qui représentent grossièrement les synapses. Nous avons réalisé un modèle similaire en polystyrène qui est présenté dans une séquence cinématographique.

METHODE INFORMATIQUE - Nous avons tenté d'appliquer la méthode de reconstruction tridimensionnelle assistée par ordinateur. La méthode d'obtention de l'image agrandie, destinée à être numérisée, est la même que celle qui vient d'être décrite ci-dessus. Cependant pour faciliter le repérage millimétrique selon les coordonnées X et Y du contenu des profils, on ajuste les contours cellulaires curvilignes, à des contours polygonaux chaque cellule offrant alors l'aspect d'un polygone.

Les données numériques destinées au calcul informatique, sont obtenues de la manière suivante: on numérote d'abord dans l'ordre les sommets des polygones qui composent le dessin de chaque coupe ou profil, avant de superposer les plaques les unes sur les autres. Celles-ci sont alors perforées simultanément et solidarisées

par des tringles métalliques (Fig.5) sur une plaque de plexiglass quadrillée millimétriquement. Le quadrillage permet d'affecter alors à chaque sommet de polygone, un couple de valeurs (x,y) dont la coordonnée (z) est calculée en multipliant le numéro de série de la plaque par une valeur constante fixée à 2, qui est la valeur approchée de l'épaisseur des plaques $-1,5 \text{ mm}$ -. Lorsque toutes les coordonnées sont relevées, on opère alors les liaisons respectives intra et interplaques entre les divers sommets ou points, chaque liaison étant représentée par les numéros identificateurs de chaque point du couple.

Le traitement des données est réalisé grâce à un programme Fortran (ORTEP: "A fortran thermal ellipsoid plot programm for crystal structure illustration" de Johnson, 1965) d'illustration de structures cristallines, adapté par BAERT F. et Y.TINEL (1984) à la représentation graphique de nos profils. Ce programme offre le double avantage d'une représentation à la fois tridimensionnelle et stéréoscopique de l'objet et de sa rotation possible dans le système cartésien de référence. L'image obtenue à la traçante BENSON est un couple stéréoscopique observable avec des lunettes stéréoscopiques (Fig.6A et 6B). Pour cette étude, nous choisissons les coupes sériées qui privilégient la cellule apicale et une des cellules sous-apicales. Le nombre des coupes prises en compte, a volontairement été limité ($N=8$), en raison du grand nombre de points de mesures qu'il représentait (environ 1000 couples x,y). Pour des raisons de configuration de mémoire (16 bits) nous avons dû limiter le nombre des points à 160 et par voie de conséquence, le nombre des plaques à analyser, si bien que le modèle ne restitue plus que partiellement le point végétatif de la plante. Nous nous sommes aperçu par la suite qu'il était possible de réaliser un couple stéréoscopique, mais sans rotation possible dans l'espace, simplement en réalisant deux photos des plaques, prises sous un angle de $+ \text{ ou } - 6$ degrés. Ces techniques de restitution tridimensionnelle n'ont été appliquées qu'à l'étude du point végétatif.

I.1.F - TRAITEMENT DES DONNÉES (NUMÉRIQUES, GRAPHIQUES ET TEXTES).

Les données numériques sont traitées grâce au Logiciel dénommé LOGISTAT (TEKAIA et BIDEL, 1985) que nous avons corrigé et adapté à l'APPLE-IIC avant l'enregistrement sur support magnétique (disquette souple). Les données graphiques sont traitées à l'aide des Logiciels APPLEWORKS (LISSNER et APPLE COMPUTER, 1983) et VERSION GRAPH (GRAS, 1985) . Les données textes sont mises en forme à l'aide des Logiciel EPISTOLE (BARTHELET, 1985) et APPLEWORKS (LISSNER, 1983) .

I.2 - LE MATERIEL VEGETAL.

I-2.A - LES DIVERS TYPES DE RAMIFICATION CHEZ LES ALGUES.

La ramification chez les algues, comprise au sens de l'action de se ramifier, est généralement terminale ou latérale (BUGNON 1980). GORENFLOT (1986) distingue les ramifications terminales (essentiellement dichotomiques) et latérales (monopodique, sympodique et sympodique dichasiale). Lorsqu'elle est prise dans son acception descriptive, la littérature s'accorde sur une demi-dizaine de types. GAYRAL et COSSON (1986), en décrivent 6 : irrégulière, verticillée, alterne, pectinée, opposée et dichotome. Comprise au sens de BUGNON, la ramification des nématothalles hétérotriches, des cladomes filamenteux et massifs est terminale (ex. DICTYOTA), ou latérale (HALOPTERIS, SPHACELARIA, etc...). Chez GRACILARIA, elle est latérale ; il importe toutefois, comme chez tous les thalles cylindriques massifs, de distinguer les deux niveaux d'organisation macroscopique et microscopique.

Le niveau macroscopique recouvre la ramification descriptible à l'oeil nu qui consiste en une fronde primaire sur laquelle s'insère selon un ordre phyllotaxique donné (disposition alterne, opposée, etc...) les frondes d'ordre supérieur.

Le niveau microscopique correspond à l'organisation raméale des files

cellulaires -si elles existent- au sein de la fronde. Pour éviter toute confusion dans la suite du texte, entre ces deux types de ramification, nous emploierons les termes MACRORAMIFICATION et MICRORAMIFICATION.

I.2.B - LES DIVERS STADES MORPHOLOGIQUES CHEZ GRACILARIA : SPORE, PLANTULE, THALLE ADULTE.

Comme chez la plupart des RHODOPHYCOPHYTES, le cycle biologique de GRACILARIA est du type POLYSIPHONIA c'est à dire trigénétique. Il se caractérise par l'existence au sein des populations de plantes gamétophytiques (généralement haploïdes) et de plantes sporophytiques (généralement diploïde) dont l'une -le carposporophyte - est sessile sur le gamétophyte femelle. Des travaux récents (DESTOMBES et al.,1986) soulignent toute la particularité de ce cycle.

Le thalle adulte de GRACILARIA est l'aboutissement d'une succession de morphoses ou stades morphologiques dont la morphogénèse ne saurait être abordée, si n'étaient évoqués préalablement leurs aspects morphologique et anatomique. GRACILARIA se propage dans le domaine néritique par la production de spores (carpospores $2n$ et tétraspores n). Les carpospores résultent du développement du zygote issu d'une trichogamie et les tétraspores, de la méiose d'une cellule-mère.

L'existence d'un individu tétrasporophytique ou gamétophytique commence donc au stade spore. A maturité il présente une fronde plus ou moins ramifiée, qui adhère au substrat rocheux par un disque. Le temps mis par une spore, lorsqu'elle survit aux vicissitudes du milieu, pour atteindre le stade adulte - quelques décimètres - est variable (8 à 10 mois).Les morphoses se succédant du STADE SPORE à celui du THALLE ADULTE sont au nombre de quatre: (1)le STADE SPORE, (2) le STADE PLANTULE I (morula sphérique ou discoïdale bombée), (3) le STADE PLANTULE-II (fronde érigée) et (4) le STADE THALLE ADULTE.

LE STADE SPORE.

A maturité le cystocarpe libère des éléments unicellulaires d'un diamètre d'environ 20 um, les carpospores, qui s'allongent en franchissant l'ostiole pour reprendre ensuite leur forme sphérique initiale. Les carpospores sont généralement plus petites que les tétraspores (OKUDA et NEUSHUL, 1981).

LE STADE PLANTULE-I (la morula sphérique ou discoïdale bombée).

A ce stade la forme du thalle, qui dépend des conditions initiales de sédimentation (immédiate ou retardée) de la spore, est, mise à part quelques exceptions, sphérique (FIG.7.A et B) ou discoïdale bombée (FIG.8.A et B) et d'un diamètre compris entre 30 et 300 um. En effet, la spore qui atteint le support rapidement, se fixe et produit une morula de forme discoïdale bombée, tandis que la spore dont le contact avec le support est pour une raison ou une autre retardé, produit une morula de forme sphérique, initialement libre, mais qui peut adhérer au substrat plus tard. Ce stade a été bien étudié par CHEN et REN (1983), DESTOMBES (1986).

LE STADE PLANTULE-II (individualisation de la fronde):

Les morulas libres comme les morulas fixées présentent au bout d'une quinzaine de jours une ou plusieurs protubérances qui donnent naissance aux frondes. A ce stade, la morphologie de la plantule se résume donc (FIG.9) en une base sphérique ou discoïdale fixée au substrat et surmontée d'une ou de plusieurs frondes tubuleuses, éffilées à l'extrémité qui peuvent se ramifier précocement.

LE STADE ADULTE:

L'appareil végétatif (le thalle) de GRACILARIA est constitué par un disque de fixation portant des frondes tubuleuses (symétrie axiale) ou aplaties (symétrie bilatérale) dressées et ramifiées (FIG.10.A et B), longues de quelques centimètres, à quelques décimètres. GRACILARIA qui fait l'objet de notre étude, possède des frondes tubuleuses primaires qui se ramifient elles-mêmes secondairement et tertiairement donnant alors à la plante un aspect en touffe.

I.2.C - ANATOMIE DES DIVERS STADES ONTOGENIQUES.

La forme du thalle de GRACILARIA est simple, comparée à celle d'autres algues qui, telles que DELESSERIA, CYSTOSEIRA ou SARGASSUM, ont su différencier des structures qui simulent la tige et les feuilles des cryptogames vasculaires et des phanérogames .

LE STADE PLANTULE-I: LES MORULAS SPHERIQUE ET DISCOIDALE BOMBEE.

Un premier examen au microscope photonique, de plantules entières, révèle une architecture apparemment tout aussi simple : des cellules à contour polygonal associées étroitement les unes aux autres en une sphérule pleine qui rend compte à première vue de l'utilisation par les auteurs (BOILLOT, 1961) du terme MORULA (étymologiquement: petite mûre), qui rappelle un des premiers stades de l'embryogenèse animale. Ce vocable dont nous ferons également usage dans la suite du texte, ne devra cependant être compris que dans son acception strictement étymologique. Quant à l'ambiguïté d'un tel usage dans un contexte d'embryologie végétale, elle sera discutée plus loin (voir Chapitre IV).

Une coupe longitudinale radiale (DENIZOT 1968) de morula sphérique, montre que les cellules s'organisent non pas de manière quelconque, mais en files ramifiées dirigées radialement (Fig.7) et de symétrie sensiblement axiale. Chez les morulas discoïdales bombées, où les files cellulaires dirigées vers le support, sont plus courtes que les files dressées, la symétrie est apicobasale (Fig.8.A et 8.B).

LE STADE PLANTULE-II: LE DISQUE ET LA FRONDE ERIGEE.

L'anatomie du disque (Fig.9) est identique à celle de la morula discoïdale bombée, nous ne la commenterons donc plus. Lorsque la fronde est à peine ébauchée, une coupe longitudinale axiale ne révèle guère de différences entre le dôme apical (FIG.9: DO), le cortex (FIG.9 :CO) et la medulla (FIG.9: ME). La même

coupe réalisée sur une fronde bien individualisée (FIG.47) montre par contre nettement les trois régions : le dôme apical et le cortex où les cellules sont petites et pigmentées (Fig.9) d'une part, la médulla où les cellules sont grandes, peu pigmentées et très vacuolisées d'autre part.

LE THALLE ADULTE.

L'APPAREIL VEGETATIF. L'appareil végétatif (le thalle) de GRACILARIA est constitué par un disque de fixation portant des frondes tubuleuses de SYMETRIE AXIALE (Fig.10.A) ou des frondes aplaties de SYMETRIE BILATERALE (Fig.10.B), longues de quelques centimètres, à quelques décimètres. Pour rechercher l'influence de la répartition géographique sur la forme du thalle, nous avons réalisé à partir de la carte phytogéographique de répartition du genre GRACILARIA dans le monde (Fig.2), l'inventaire des deux types de formes dans chaque zone (tropicale et tempérée-tropicale). Dans la zone tropicale on dénombre 43% de formes cylindriques et 57% de forme aplaties (Fig.10.C : N° 3 et 4), contre respectivement 62% de formes cylindriques et 38% de formes aplaties (Fig.10.C : N° 6 et 7) dans la zone tempérée-tropicale. Le test de l'écart-réduit ($e = 1,587$) infirme l'existence d'une répartition privilégiée des formes cylindrique et aplatie entre les deux zones.

GRACILARIA verrucosa (HUDS.) PAPENFUSS qui fait l'objet de la présente étude appartient aux GRACILARIA à fronde cylindrique.

LA FRONDE : La fronde du thalle adulte observée en coupe transversale (FIG.11) montre deux régions : le cortex (FIG.11 : CO) et la medulla (FIG.11 : ME). Le cortex est généralement bistratifié bien qu'il puisse être pluristratifié, notamment à la base des frondes et des rameaux. Le fait marquant de l'anatomie de la fronde adulte est la grande variation de taille entre les cellules de la région corticale et celles de la région médullaire. Pour apprécier cette variation nous avons mesuré les surfaces cellulaires sur une coupe transversale de fronde, à l'aide d'un planimètre polaire (planimètre polaire d'Amsler) (Tab.4) . L'analyse

des graphes (Fig.12) conduit aux résultats suivants:(1) le rapport de taille des cellules varie de 2 à 400 ; (2) les variations relatives les plus fortes se situent à la frontière du sous-cortex et de la région pérимédullaire (FIG.11 : secteur 4 et FIG.12 : courbe 2, point d'abscisse 4) .

LE DISQUE : bien que de taille plus importante que celui de la plante juvénile,il présente une structure anatomique tout à fait comparable .

CHAPITRE - II

MORPHOGENESE DU THALLE.

II.1 - MORPHOGENESE DES DIVERS STADES MORPHOLOGIQUES.

II.1.A - LA SPORULATION : FORMATION DE LA SPORE ET DISSEMINATION.

II.1.A.a - FORMATION DU GONIMOBLASTE.

Lors de la fécondation du carpogone, se différencie dans un rameau voisin du rameau carpogonial, une cellule nommée CELLULE AUXILIAIRE, qui fusionne avec le carpogone. L'ensemble, constitué par le rameau carpogonial fécondé et la cellule auxiliaire, constitue le PROCARPE. Celui-ci donne naissance à une cellule dite CELLULE DE FUSION qui engendre un massif cellulaire d'aspect parenchymateux appelé le GONIMOBLASTE (GO). Ce "tissu prolifique" développe, à son sommet, de courts rameaux qui, à maturité, engendrent les CARPOSPORES (Fig.61).

L'observation des rameaux gonimiblastiques, sur des coupes ou des écrasements ménagés (Fig.13.A, B, C, D et E), suggère les modalités de croissance suivantes (Fig.13.E) : une cellule apicale A.0 se cloisonne obliquement et engendre une cellule sous-apicale SA.0 (FIG.13 : E.2). Cette cellule se divise à son tour, rejette la cellule A.0 sur ses flancs et donne naissance à une initiale B.0 et à une cellule sous-jacente SB.0 (FIG.13 : E.3). L'initiale B.0 se divise à son tour, donne naissance à une apicale B.1 et à une sous-apicale SB.1 qui prend le relai de la croissance en rejetant la cellule B.1 sur ses flancs et en initiant une nouvelle apicale B.2. Le processus est redondant et conduit à la formation d'un bouquet de filaments carposporifères (FIG.13 : E.5). On a donc là tous les caractères d'une croissance sympodiale. Ce mode de croissance des filaments gonimoblastiques diffère

de celui que nous décrivons chez la plantule et chez le thalle adulte. Nous reprendrons ce point dans la discussion. A maturité, les cellules apicales (A.n, B.n,...) différencient chacune un carposporocyste qui, à maturité, libère une seule carpospore. La cellule sous-apicale, en se divisant, peut elle-même donner naissance à une cellule sporale ou engendrer une nouvelle cellule apicale qui se différencie à son tour en carposporocyste.

II.1.A.b - DISSEMINATION DES SPORES.

L'influence des facteurs écophysiologicals (température, hydrodynamisme, photopériode, qualité de la lumière) sur la dissémination, la fixation et le développement des carpospores a été recherchée par LEFEBVRE (1985, 1987) . Les paramètres favorables à l'émission des spores sont : l'alternance turbulence/calme; le réchauffement et l'alternance jour/nuit; ceux favorables à la sédimentation et à la fixation de la spore, sont la fragmentation du thalle et les radiations rouges ; ceux favorables au développement de la carpospore sont : les variations diurnes respectives des fractions rouge et bleue du spectre solaire.

II.1.E - MORPHOGENESE DU STADE PLANTULE-I.

II.1.B.a - LES PREMIERES SEGMENTATIONS DE LA SPORE ET DYNAMIQUE DE LA CROISSANCE.

Un premier cloisonnement divise la spore (Fig.14.A) en deux cellules contiguës (Fig.14.B) (stade bicellulaire). Ces cellules se divisent à nouveau selon une cloison oblique par rapport à la précédente (stade tétracellulaire), la taille de la plantule restant inchangée.

Après une dizaine de jours de culture, les plantules les plus vigoureuses atteignent le stade d'un massif d'une à plusieurs dizaines de cellules que la littérature appelle généralement (BOILLOT, 1961) (Fig.14.C et 15) qui correspond au premier stade morphologique du tétrasporophyte que nous appelons STADE PLANTUDE-I. Nous avons suivi en culture, l'évolution des spores, au cours des quatre premiers

jours suivant leur émission.

II.1.B.a.1 - CONDITIONS EXPERIMENTALES.

Plusieurs centaines de spores sont récoltées artificiellement à l'aide de pinces fines, par expression de cytocarpes mûrs, et recueillies directement dans des boîtes de Petri (50 mm) contenant le milieu ES de Provasoli (1962, In : STARR, 1978). L'une d'entr'elles est placée sur la platine d'un microscope inversé REICHERT, qui séjourne dans une enceinte climatisée, éclairée 12 heures par jour. L'éclairement au niveau de la platine - mesuré à l'aide d'une thermopile KIPP et ZONEN - est d'environ 4 W.m^{-2} . Une plage de la boîte de Petri, offrant le maximum de spores, est repérée à l'objectif $\times 10$ (grandissement direct $\times 100$). Cette plage est photographiée aux grossissements $\times 100$ et 320 . Pour limiter au maximum l'influence de la lumière du microscope sur l'évolution future des spores, la plage de prise de vue est changée à chaque fois. Les résultats sont donc à interpréter comme étant l'expression de l'évolution de l'ensemble des spores placées en culture dans les boîtes de Petri. L'expérience est entreprise un soir à 16H00, au cours du mois de Juin. Les prises de vue, au nombre de 7, sont réalisées à $T_0, T_0 + 3h, T_0 + 8h, T_0 + 14h, T_0 + 24h, T_0 + 42h, T_0 + 91h$. Enfin, une photo de contrôle (grandissement direct $\times 320$) est prise à $T_0 + 114h$ (environ 5 j.), sans qu'elle soit toutefois prise en considération dans les calculs.

II.1.B.a.2 - RESULTATS (Fig.16).

Plusieurs faits se dégagent de cette expérience: (1) la létalité qui est importante (51,9 %) après seulement 91h de culture), se manifeste, lorsqu'elle peut-être observée au microscope, par la lyse cellulaire (Fig.17 : flèche).Il subsiste alors une plage granuleuse circulaire parfaitement observable. (2) Le pourcentage de spores ayant au moins subi une mitose, ne dépasse jamais après 91 heures de culture 25 % de la population totale. (3) Chez les spores qui se divisent, le pourcentage de celles qui en 91h passent du stade bicellulaire au stade pentacellulaire, est faible (24,8%) puisque 4,5 % sont au stade

tricellulaire, 1,5 % au stade tétracellulaire et seulement 1,5 % au stade pentacellulaire. (4) La taille des plantules reste constante au cours des premiers cloisonnements.

Ce mode de développement de la spore tel qu'il vient d'être décrit est la règle générale. Toutes les spores ne se développent pourtant pas exactement de cette manière. On observe en effet, que moins de 10 % des spores "germent" différemment. Trois solutions sont possibles : (1) la spore de sphérique devient oblongue (Fig.18.A) et engendre, en se cloisonnant, un filament bicellulaire ou tricellulaire . Les divisions répétées de chacune des cellules du filament produisent alors un massif oblong (Fig.18.B : flèche); (2) la spore émet une vésicule cytoplasmique (Fig.9 : flèche) qui s'isole de la cellule -mère par une cloison (Fig.19.A et 19.B), tout en lui restant contiguë. Chacune de ces cellules est à l'origine d'un massif pluricellulaire. Les deux massifs restent jointifs et se développent de manière synchrone (Fig.20). Il s'agit là d'une coalescence primaire qu'il ne faut pas confondre avec la coalescence secondaire des morulas (Fig.21), issues du développement bord à bord de deux spores contiguës; (3) la spore se développe très irrégulièrement et produit un massif hérissé d'expansions rhizoïdales (Fig.22).

II.1.B.b - LE STADE PLANTULE-I : LES MORULAS SPHERIQUE ET DISCOIDALE BOMBEE.

La forme de la morula (sphérique, discoïdale) et son évolution sont essentiellement tributaires, comme cela fut déjà indiqué plus haut (p.24), de la précocité ou non du contact de la spore avec le substrat et qui tient à plusieurs facteurs : masse volumique de la spore, hydrodynamisme et lumière (LEFEBVRE, 1985).

II.1.B.b.1 - LA MORULA SPHERIQUE. Une coupe longitudinale radiale (FIG.7.A, 7.B et 23) permet de comprendre la morphogenèse de ce stade dont la croissance s'opère grâce aux divisions des cellules marginales du thalle lesquelles édifient un système ramifié, dont l'unité morphologique est le rameau divisé pseudodichotomiquement. La mise en place de ce rameau se réalise de la manière suivante : une cellule de la périphérie engendre, par une division anticline

oblique inégale, deux cellules, l'apicale A0 (en direction α) et la sous-apicale SA0 (en direction β). Ces deux cellules en se cloisonnant transversalement, réalisent le RAMEAU PSEUDODICHOTOME (Fig.23) . Par le jeu des divisions répétées, anticlines obliques et transversales (périclines) des cellules A0 et SA0, il apparaît un faisceau de rameaux pseudodichotomes de symétrie sensiblement axiale (Fig.7.B). Les rameaux à croissance géotropique constituent une strate plus ou moins développée : la STRATE HYPOBASALE.

II.1.B.b.2 - LA MORULA DISCOIDALE BOMBÉE: Les cellules s'organisent en files ramifiées pseudodichotomiquement. Mais contrairement à la morula sphérique, dont la croissance est sensiblement isotrope, celle de la morula discoïdale résulte d'une orientation apicobasale marquée, des microramifications, conduisant à un développement particulièrement important de la strate hypobasale. Pour être bien comprise, la morphogenèse de cette structure doit être envisagée selon les trois dimensions de l'espace (Fig.23) définies respectivement par le plan longitudinal radial, le plan de base et le plan tangentiel (DENIZOT, 1968)

La croissance dans le plan longitudinal radial s'opère de la même manière que dans la morula sphérique c'est à dire par redondance du MOTIF. Les cloisonnements obliques répétés des cellules marginales responsables de la mise en place d'un faisceau de microramifications produisent la surélévation en dôme de la morula (FIG.8.A). La croissance dans le plan de base est également assurée par les cellules marginales, qui présentent en coupe longitudinale radiale, une forme triangulaire caractéristique (Fig.8.A et 23). Elle s'opère de la manière suivante : une cellule marginale se divise obliquement, donne une cellule apicale A0 et une sous-apicale SA0. Chacune d'elles engendre, par une division péricline, un rameau bicellulaire, dont la cellule apicale est à nouveau le siège d'une division anticline oblique, suivie par une division péricline. Il en résulte un faisceau de rameaux pseudodichotomes qui s'accroissent radialement et donnent au disque un contour circulaire (Fig.24, 26.C et 26.D). Cet aspect tient à l'accroissement du nombre des cellules marginales, qui reste toujours proportionnel à la dimension

périmétrique du disque (la mesure de la pente de la droite (Fig.26.A) indique un rapport de 1,26). En effet, les mesures (circonférence, rayon, nombre de cellules marginales) que nous avons réalisées (Fig.26.A et 26.B), montrent une régression significative au seuil de 1 pour 1000 du nombre des cellules marginales dans la longueur du rayon du disque.

Le rôle morphogène du support sur la STRATE HYPOBASALE des morulas discoïdales se confirme donc à la fois par les cultures de spores que nous avons réalisées au laboratoire sur des sbstrats variés et par les observations de populations de GRACILARIA in situ (DESTOMBE 1986:comm.pers.).

CONDITIONS EXPERIMENTALES. Nous avons placé des fragments de thalle femelle fertile portant des cystocarpes matures dans des boîtes de Petri (50 mm /) contenant le milieu ES de PROVASOLI (modifié) et respectivement, divers supports (plaquettes THERMANOX, sable de Fontainebleau, toile à bluter de maille 50 um). Après 48h de contact, on observe des taches colorées, visibles à l'oeil nu : ce sont les spores groupées en masse. Les fragments de thalle sont enlevés et les boîtes de Petri placées dans les conditions de température et de lumière indiquées plus haut (p.18) . Après deux à trois semaines de culture, les morulas sont toutes parfaitement individualisées.

RESULTATS. Chez les morulas adhérant isolément aux plaquettes Thermanox la couche hypobasale (FIG.27 :Hy) est unistrate et correspond à la cellule basale des rameaux dressés. Chez les morulas cultivées en masse, où le contact avec le support n'est pas immédiatement assuré pour des raisons d'encombrement, les cellules hypobasales se développent en direction du substrat en donnant naissance à des files coalescentes pluricellulaires (Fig.27). Les morulas cultivées sur grains de sable Fig.28.A, 28.B), forment des dômes discoïdaux comparables à ceux des plaquettes plastiques. Certaines émettent, au niveau de la couche hypobasale, des expansions rhizoïdales comparables à celles des morulas hérissées vues plus haut (Fig.22). Chez les morulas cultivées sur toile à bluter, le développement marginal

de la couche hypobasale est le plus spectaculaire (Fig.29). En effet, les cellules marginales par des divisions répétées, progressent autour des mailles de la toile (Fig.29 : tr) et finissent par les enrober tout à fait. Ce phénomène se manifeste aussi chez les populations tétrasporophytiques naturelles où le disque fixateur des tétraspores germant in situ (matériel transmis par DESTOMBE), enrobe partiellement les frondes (Fig.30). Lorsque plusieurs plantules se développent simultanément les unes à proximité des autres, leurs disques se chevauchent (Fig.30).

Ces observations confirment le rôle du support dans le développement du disque et illustrent les potentialités morphogénétiques de la strate hypobasale dont la croissance strictement apicale, procède du même algorithme que celui qui, dans le plan longitudinal radial, édifie le dôme de la morula : la division pseudodichotome. Dans un cas comme dans l'autre s'initient des cellules apicales IIres, IIIres ... qui construisent toutes de nouveaux rameaux.

La morula discoïdale bombée est donc constituée de deux ensembles ramifiés, l'un dirigé dans le plan basal que nous appellons HYPOTHALLE (Fig.27 et 29 : Hy), l'autre dans les N plans longitudinaux radiaux, que nous désignerons du nom de PERITHALLE (Fig.27 et 29 : Pe) . Ces deux ensembles sont doués des mêmes propriétés morphogénétiques : croissance apicale et bifurcation pseudodichotome. Ils occupent la place des structures basales nématothalliennes de certaines RHODOPHYCEES décrites par CHADEF AUD (1960).

II.1.C - LE STADE PLANTULE - II : INDIVIDUALISATION DE LA FRONDE.

Nous avons indiqué précédemment qu'après une quinzaine de jours de culture, les morulas présentaient une ou plusieurs protubérances qui étaient à l'origine des premières frondes. Les questions que l'on peut se poser, ont tout d'abord trait à l'initiation de la fronde, à sa morphogénèse ensuite. Tout d'abord quel est le CHANGEMENT D'ETAT, qui déclenche au sein du disque, le processus d'initiation ? Est-il possible de le reconnaître ? Enfin, lorsque l'initiation est effectuée comment s'élabore la fronde ?

II.1.C.a - INITIATION DE LA FRONDE.

Un des premiers signes chez les morulas sphériques de ce changement est l'individualisation au pôle de l'hémisphère distal -face supérieure de la morula-, d'une cellule au contour subtriangulaire, se singularisant par son contenu cellulaire plus dense (Fig.31.A). Une coupe longitudinale radiale montre qu'elle constitue une des deux cellules apicales d'un rameau pseudodichotome (Fig.32.A et 32.B) et qu'elle se reconnaît, outre son aspect, à sa taille. Cette différence, marque le début d'une inégalité de fonctionnement des cellules A0 et SA0 et introduit une PRÉSEANCE dans l'édifice raméal de la morula, en engendrant au sein d'une pseudodichotomie, un rameau dominant ou favorisé *a* et un rameau dominé *b* (Fig.32.A et 32.B).

Chez les morulas discoïdales l'émergence de cette rupture est d'abord précédée par un accroissement privilégié de l'ensemble des rameaux du pôle, accroissement qui a pour effet de surélever le disque en dôme (Fig.33.A). La rupture apparaît alors et se manifeste, comme cela est montré sur des images reconstituées de morulas discoïdales (Fig.33.A), par le rejet des rameaux dominés sur les flancs du dôme.

Ce que nous appelons CHANGEMENT D'ÉTAT c'est la rupture de symétrie dans l'édifice raméal de la morula et la naissance d'une préséance du rameau *a* sur le rameau *b* (Fig.33.B).

II.1.C.b - EDIFICATION DE LA FRONDE.

L'observation au microscope d'une fronde non débitée longitudinalement, à différents stades de son développement, révèle, de manière constante, l'existence dans le point végétatif, de plusieurs cellules d'aspect cunéiforme (Fig.34.A, 34.B et 34.C) dont la pointe est dirigée vers le bas. De face, le point végétatif montre une cellule centrale au contour triangulaire, encadrée par 3 à 5 cellules à base sublenticulaire.

L'observation en coupe longitudinale montre que les éléments de la file

sont reliés entre eux par une synapse primaire. La présence de ce type de synapse est primordiale pour la suite du travail, puisqu'elle qui permet de reconnaître les filiations cellulaires. Par contre la présence de synapses secondaires qui s'établissent entre des cellules appartenant à des files cellulaires différentes, peut gêner l'interprétation générale. Apparemment absente dans l'apex des jeunes frondes, elle est fréquente par contre dans celui des thalles adultes (cf. Cytologie infrastructurale de la fronde).

Ces observations révèlent donc l'existence, dans le point végétatif de la fronde, de cellules dont une, plus grande que les autres et en position apicale, semble jouer un rôle particulier dans la construction de la fronde sans que l'on sache exactement lequel. Ce sont les coupes longitudinales et transversales sériées et les techniques d'aide à la reconstruction tridimensionnelle (ordinateur, modèles restitués en bois ou en polystyrène), qui nous ont permis d'établir les modalités de cette édification.

L'étude de la morphogenèse de la fronde a fait l'objet d'une publication que nous insérons ci-dessous:

**LA CONSTRUCTION DU THALLE
DE *GRACILARIA VERRUCOSA* (RHODOPHYCEAE,
GIGARTINALES) : ÉDIFICATION DE LA FRONDE;
ESSAI D'INTERPRÉTATION PHYLOGÉNÉTIQUE**

Robert KLING et Marcel BODARD*

RÉSUMÉ. — L'édification de la fronde de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss est assurée par le fonctionnement d'une cellule apicale singulière de forme tétraédrique. Cette cellule A.I. se segmente obliquement sur ses trois faces verticales et engendre, selon un trajet hélicomère sénestre d'indice phyllotaxique 1/3, trois cellules sous-apicales SA.I. La division transversale de ces sous-apicales, donne naissance à une cellule distale ou initiale apicale secondaire A.II et à une cellule proximale AX.I qui constitue un élément du filament axial (= cladome primaire). Les initiales A.II engendrent des filaments secondaires courts (= cladomes secondaires) qui supportent pareillement des filaments tertiaires puis quaternaires (= cladomes tertiaires, quaternaires) courts. Les cladomes à croissance limitée sont désignés comme microcladomes. Ils sont nus, puisque dépourvus de pleuridies. Les cellules les plus distales de ces cladomes constituent le cortex assimilateur, les cellules les plus proximales — cellules axiales — forment la medulla.

De par sa structure, *Gracilaria verrucosa* appartient aux métacladomes (L'HARDY-HALOS, 1985) dont l'un des traits est l'existence d'une medulla parenchymateuse et d'un cortex assimilateur.

La comparaison du fonctionnement du point végétatif de *Gracilaria* avec celui d'autres Thallophytes ou Cormophytes, montre des analogies frappantes. C'est le cas des Fucales, des Bryales et des Ptéridophytes leptosporangiées où l'histogenèse végétative se réalise également par l'activité segmentaire d'une initiale apicale à deux ou trois tranchants.

ABSTRACT. — The edification of the frond of *Gracilaria verrucosa* is performed by an apical tetrahedral cell A.I. This initial cell produces, by oblique segmentation, three sub-apical cells, SA.I., that give, by transverse sectioning, distal secondary apical cells, A.II, and proximal cells, AX.I., which belong to the primary thread, that is called «primary cladome». Secondary apical cells produce short secondary axis — called «secondary cladomes». These axis give rise to short tertiary and quaternary threads — called tertiary and quaternary cladomes. These cladomes with limiting growth threads are named microcladomes; they are without limiting growth axis called «pleuridies». Distal cells of these cladomes — called metacladomes (L'HARDY-HALOS, 1985) — make the assimilatory cortex, whereas proximal cells make the medulla.

Comparison between apical meristem of *Gracilaria verrucosa* and that of other plants as Fucales, Bryales and Ferns offer more conspicuous resemblances.

* Université de Lille I, Laboratoire d'Algologie et de Biologie Végétale marine, U.F.R. de Biologie, SN2, F - 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex.

R. KLING et M. BODARD

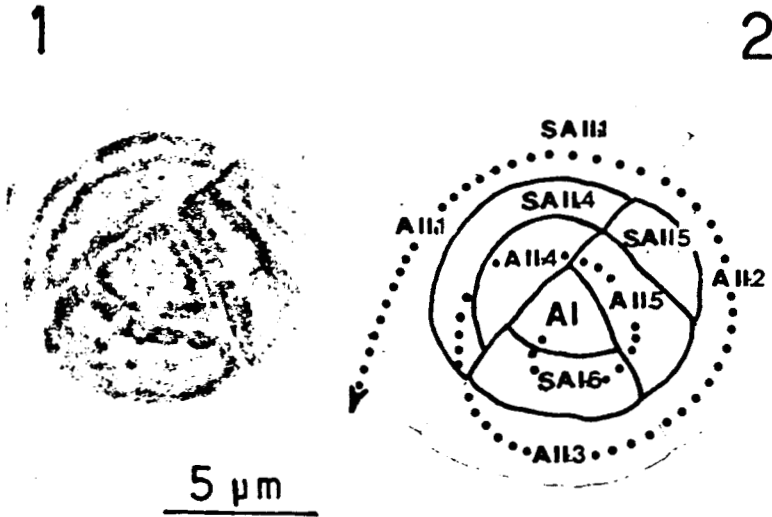


Fig. 1 : Vue frontale d'un sommet de jeune fronde.

Fig. 2 : Interprétation schématique de la figure 1 : les cellules de la figure 1 sont figurées en trait épais et estompées.

L'APEX DE LA FRONDE DE GRACILARIA VERRUCOSA

MOTS CLÉS : Morphogenèse, cladomothalle uniaxial nu, *Gracilaria verrucosa*, Gigartinales, Gracilariacées.

INTRODUCTION

L'étude de l'organisation de la fronde de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss a fait l'objet de travaux dont les plus anciens rapportent l'existence soit d'une initiale apicale (KILLIAN, 1914; KYLIN, 1930) soit d'un méristème apical (PHILLIPS, 1925; SJOESTEDT, 1926). Ces observations conduisent leurs auteurs à admettre une structure de type uniaxial («Zentralfadentypus» d'OLTMANS, 1922) ou de type multiaxial («Springbrunnentypus» du même auteur). CHADEFAUD (1960) précise qu'il s'agit d'une structure uniaxiale de type cladomien, et OLIVEIRA (1968) reconnaît la succession d'une structure uniaxiale (sur les thalles jeunes) et d'une structure multiaxiale (sur les thalles adultes). BODARD et KLING (1979) ont mis en doute le caractère cladomien de la structure de la fronde de *Gracilaria verrucosa*.

Le présent travail a pour but de suivre avec précision l'édification de la fronde de *Gracilaria verrucosa*, de comparer les résultats obtenus avec ceux des auteurs précédents, de proposer une interprétation de cette structure et de mettre en évidence les raisons des contradictions antérieures.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel provient d'une souche préparée à partir d'un individu récolté à Audresselles (Pas-de-Calais) dans une cuvette ensablée du médiolittoral inférieur.

Des tétrasporophytes âgés de deux à cinq mois et issus d'une culture *in vitro* de carpospores subissent la double fixation glutaraldéhydrique et osmique avant d'être déshydratés et montés dans la résine de SPURR (1969). La structure de l'apex des frondes est étudiée sur des coupes longitudinales et transversales sériées semi-fines, réalisées avec un ultramicrotome manuel LKB de Porter-Servall et colorées à l'azur 2B (0,1 % dans l'eau distillée).

Sur cette figure et toutes les suivantes, on lira : .A. = initiale apicale; . les nombres I, II, III, IV, ... identifient respectivement le rameau primaire (= cladome primaire) et les rameaux secondaires, tertiaires et quaternaires que l'on peut aussi appeler «microcladomes nus» d'ordre II, III, IV; . l'indice 1, 2, 3, ... n, correspond à l'ordre de segmentation de l'apicale primaire A.I; . l'indice (1), (2), (3), ..., (n), indique les segmentations successives de chacune des apicales A.I, A.II, A.III, ...; .AX.I, AX.II, ... : segment axial primaire (commun au cladome primaire I et au microcladome latéral II) ou secondaire (commun au microcladome II et au microcladome III), ...; .SA = sous-apicale (cellule initiale de segment).

Figure 3 : Apex de jeune fronde en coupe longitudinale. CO : cortex; ME : medulla; pour les autres symboles se reporter à la légende générale de la figure 2.

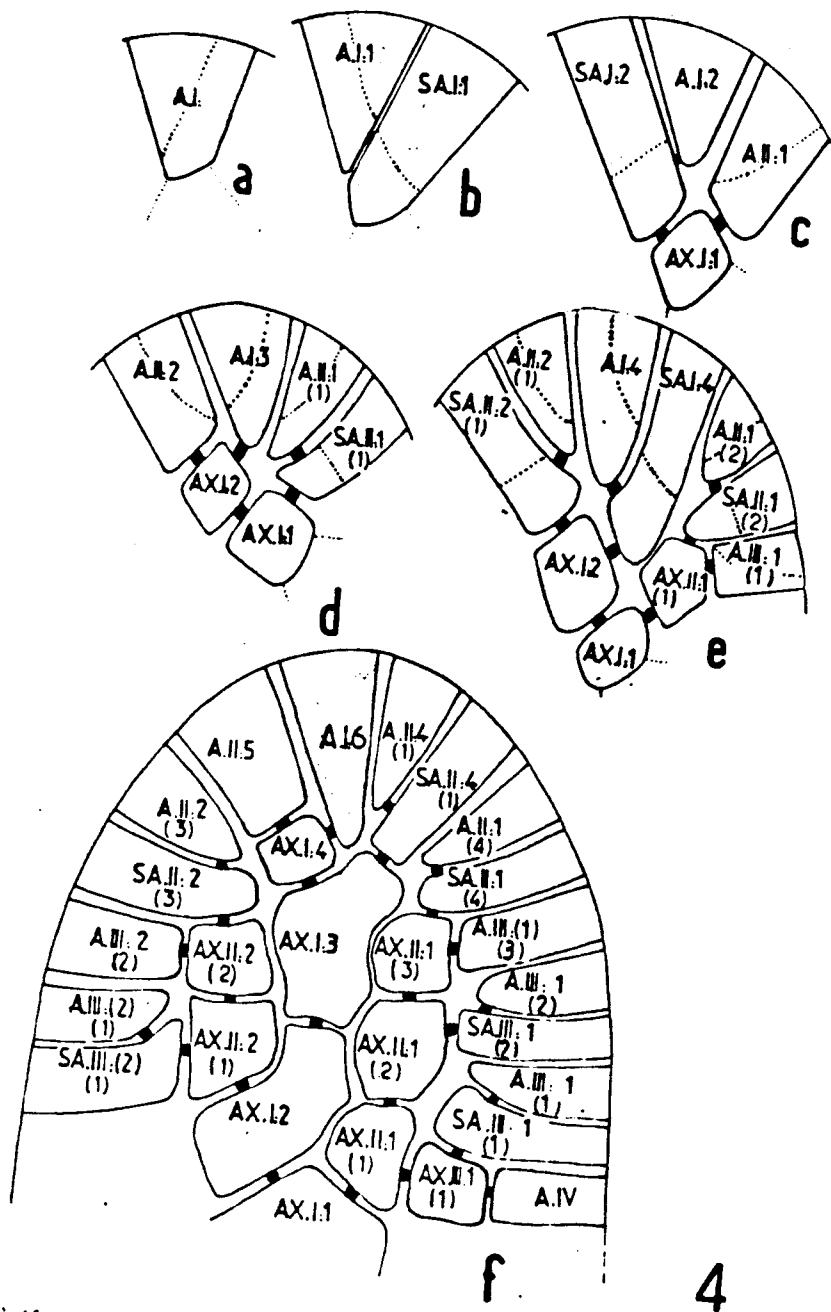


Fig. 4a à 4f : Morphogenèse de la fronde : quelques stades de son développement (schématisation). L'étape qui devrait être comprise entre les fig. 4e et 4f n'est pas représentée. Pour la représentation semi-schématique tridimensionnelle d'une telle organisation, se reporter aux fig. 5 à 9. Le futur plan de clivage des cellules est figuré par une ligne pointillée.

L'APEX DE LA FRONDE DE GRACILARIA VERRUCOSA

RÉSULTATS

Le développement de la fronde est assuré par le fonctionnement d'une cellule apicale principale ou primaire A.I (fig. 1, 3, 12) de symétrie axiale, ayant la forme d'une pyramide renversée à trois faces dont la base triangulaire constitue le pôle distal et dont le sommet se situe au pôle proximal.

Cette cellule en se divisant successivement sur ses trois faces latérales, donne naissance aux segments ou cellules sous-apicales principales ou primaires SA.I. (fig. 1, 2, 6) qui ont la forme d'un ménisque avec une face adaxiale concave et une face abaxiale convexe. A chaque division de l'apicale A.I : 1, 2, 3, ..., n, est ainsi mise en place une nouvelle cellule sous-apicale (ou segment) SA.I : 1, 2, 3, ..., n.

La cellule sous-apicale primaire SA.I:1 en se recloisonnant périclinement (fig. 4c, 6) donne naissance à une initiale latérale (apicale secondaire) A.II:1 vers l'extérieur du thalle et une cellule axiale AX.I:1 vers l'intérieur du thalle. La division oblique de cette cellule externe A.II:1 met en place du côté abaxial une cellule sous-apicale secondaire SA.II:1(1) et du côté adaxial l'apicale secondaire A.II:1(1). Un «microcladome II» comportant une cellule apicale et sa première sous-apicale, commence ainsi son développement (fig. 4d, 8). La cellule SA.II:1(1) (fig. 4d) se divise périclinalement en donnant vers l'extérieur une cellule apicale tertiaire A.III:1(1) et vers l'intérieur une cellule AX.II:1(1) (fig. 4e). Simultanément, l'apicale secondaire A.II:1(1) s'est elle-même cloisonnée en une sous-apicale SA.II:1(2) et en une cellule apicale A.II:1(2) (fig. 4e). L'axe primaire en croissance comporte donc une initiale apicale A.I., une sous-apicale SA.I et une succession de cellules axiales (AX.I : 1, 2, 3, ..., n) dont les plus jeunes sont les plus proches de l'apex (fig. 4f, 9).

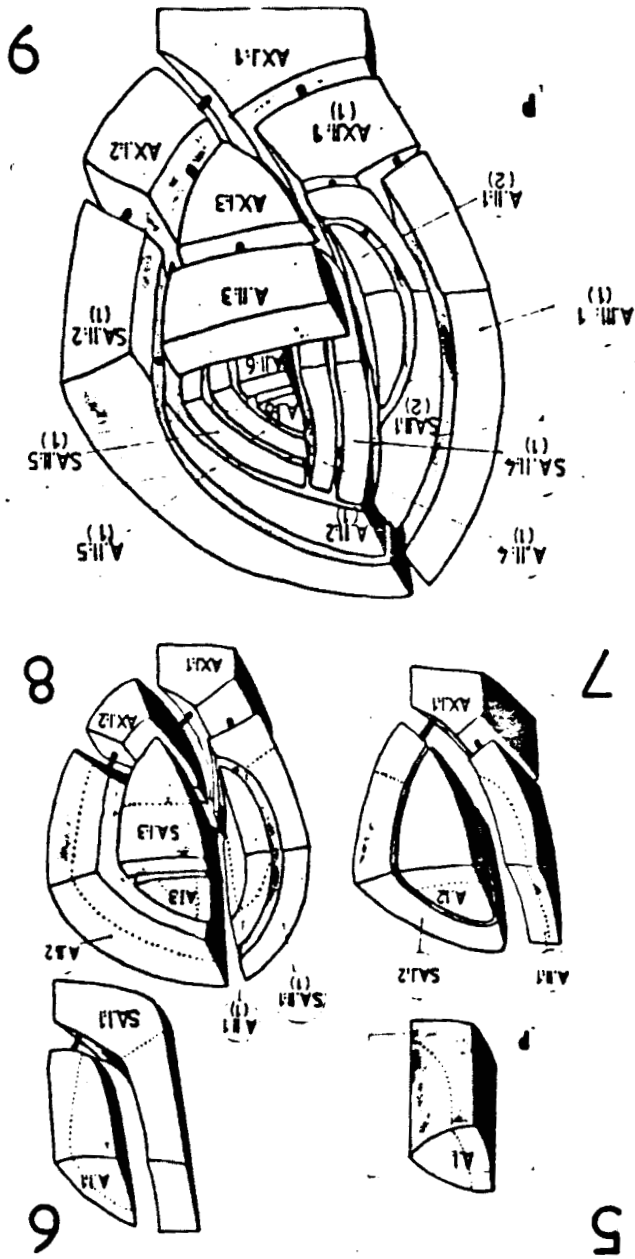
Les divisions obliques successives des apicales A.II:1, 2, ..., n suivies par les cloisonnements périclines des cellules sous-apicales SA.II:1, 2, ..., n, mettent en place au niveau de chaque segment SA.I:1, 2, ..., n un axe court comptant en plus de l'apicale A.II et de la sous-apicale SA.II, une succession de cellules axiales secondaires AX.II (fig. 4f). Cet axe court constitue le microcladome II des régions segmentaires du thalle de la jeune fronde (fig. 12, 13).

Les divisions obliques successives des apicales A.II... suivies par les cloisonnements périclines des cellules sous-apicales SA.III conduiront de la même façon à la construction des microcladomes III (fig. 4f, 9). L'activité segmentogène des apicales A.IV engendrera de la même manière les microcladomes IV (fig. 4f, à droite).

Les initiales latérales successives et leurs cellules axiales respectives constituent autant de microrameaux dont les cellules les plus distales (cellules apicales et sous-apicales) forment le cortex assimilateur (fig. 3 : CO) tandis que les cellules proximales (cellules axiales) édifient la medulla (fig. 3 : ME).

L'édification de la fronde telle qu'elle vient d'être décrite, est interprétée dans le cadre des structures cladomienne uniaxiales à ramification monopodiale. La cellule apicale primaire A.I construit un monopode : le filament primaire de la

Fig. 5 à 9 : Morphogénèse de la fronde : illustration semi-schématique dans l'espace, des premières étapes du développement. Le plan P de la figure 5 est celui dans lequel s'opère les partitions cellulaires de la figure 4. Les synapses sont figurées par les traits épais. Les lignes pointillées ont la même signification que sur les figures 4a à 4f.



fronde (fig. 4f, 11). Les segments axiaux de ce filament primaire long (= axe du cladome primaire) (fig. 11 : I) portent les segments axiaux des filaments secondaires courts (= axes des cladomes secondaires courts) (fig. 11 : II). De la même manière, les segments axiaux des filaments secondaires sont à l'origine d'axes de cladomes tertiaires courts (fig. 11 : III), dont les segments axiaux sont eux-mêmes porteurs de cladomes quaternaires réduits (fig. 11 : IV).

Les cladomes secondaires, tertiaires et quaternaires de faible développement sont qualifiés ici de microcladomes. Tous ces cladomes sont nus, puisque dépourvus de pleuridies. Ils s'insèrent autour de l'axe principal selon un trajet hélicomère sénestre d'indice phyllotaxique égal à $1/3$ (fig. 2, flèche).

DISCUSSION - CONCLUSION

A - Édification de la fronde

La fronde de *Gracilaria verrucosa* résulte du fonctionnement d'une cellule initiale apicale unique, de forme tétraédrique et de symétrie axiale; elle initie un filament axial qui est un axe de cladome primaire. Les cellules sous-apicales successives engendrent, en ordre hélicomère sénestre, des initiales secondaires, qui sont à l'origine des filaments courts, que nous pensons devoir considérer non comme des pleuridies mais comme des axes de microcladomes latéraux. Toutefois, notre interprétation demeure subjective dans la mesure où la structure massive du thalle ne permet pas de décider expérimentalement quelle est la nature exacte de ces formations latérales.

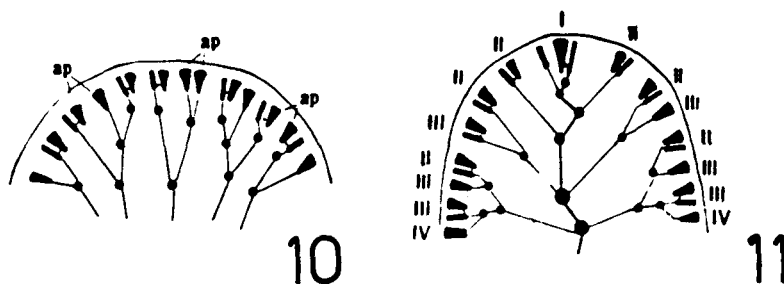
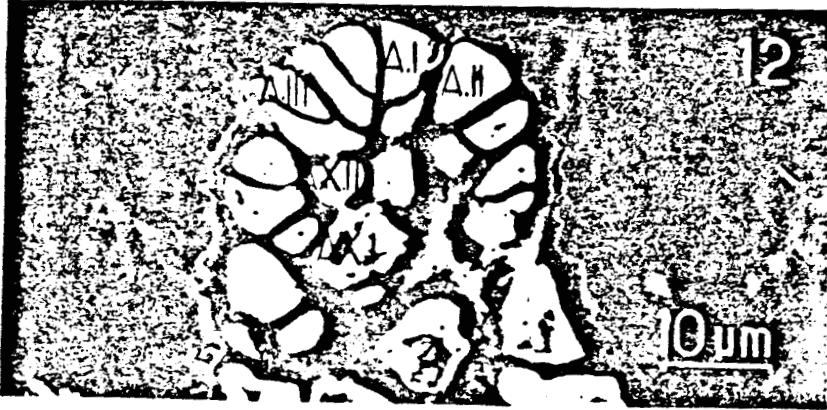


Fig. 10 : Cladomogenèse chez *Gigartina* (interprétation schématique d'un dessin de DION, 1979). Les cloisonnements obliques et transversaux construisent des rameaux monopodiaux pseudodichotomes, parallèlement à l'axe de symétrie de la fronde (symétrie axiale).

Fig. 11 : Cladomogenèse chez *Gracilaria* : une initiale apicale primaire I construit l'axe de cladome I sur lequel prennent naissance les ramifications pseudodichotomes d'ordre II, III, IV,

La description que nous faisons de l'architecture de la fronde de *Gracilaria* s'accorde bien, en ce qui concerne la présence d'une cellule apicale tétraédrique

R. KLING et M. BODARD



L'APEX DE LA FRONDE DE GRACILARIA VERRUCOSA

et la nature uniaxiale des frondes, avec celles de KILLIAN (1914), KYLIN (1930) et plus récemment celle de CHADEF AUD (1960). Tous les auteurs cependant ne sont pas d'accord sur l'existence d'une cellule apicale unique. C'est le cas notamment de PHILLIPS (1925) et de SJOESTEDT (1926) pour lesquels la fronde s'édifie grâce à un méristème apical. OLIVEIRA (1968), tout en reconnaissant l'existence d'une cellule apicale tétraédrique, confirme partiellement les vues de PHILLIPS (1925) et de SJOESTEDT (1926) mais en les précisant : d'après lui, la structure uniaxiale n'existe que chez les stades juvéniles et disparaît dans les thalles adultes où elle est prise en relais par un méristème apical pluricellulaire. La coexistence au sein d'une même espèce, des structures uni- et multiaxiale, n'a rien d'étonnant puisqu'elle est déjà connue chez divers autres genres tels que *Weeksia* (NORRIS, 1971) et *Halymenia* (VAN DEN HOEK et CORTEL-BREEMAN, 1970), mais, à notre avis ce n'est pas le cas de *Gracilaria*, dont la structure demeure fondamentalement uniaxiale.

En fait, l'apex de la fronde de *Gracilaria* peut offrir le même aspect (fig. 12) que celui de bien des espèces à structure multiaxiale, telles que *Solieria*. Mais cet aspect en jet de fontaine chez *Gracilaria* trouve deux explications : il peut résulter d'abord de l'obliquité prononcée des cloisonnements successifs de la cellule apicale, obliquité qui a pour effet de rapprocher les initiales latérales en dôme; il peut résulter aussi du fait que les initiales latérales ont une activité mitotique plus intense que la cellule apicale primaire, ce qui a pour effet la formation d'un faisceau d'axes, comportant l'axe principal et les axes latéraux les plus proches de lui (fig. 12).

Les avis sont partagés également sur la forme de la cellule apicale. KILLIAN (1914) et KYLIN (1930) la décrivent comme une cellule à trois tranchants. Une telle cellule, observée par le pôle, a l'aspect d'un triangle. OLIVEIRA (1968) décrit des cellules apicales en forme de cône renversé, à base circulaire ou subcirculaire.

CHADEF AUD (1960) interprète la fronde de *Gracilaria* comme un cladome uniaxial tristique d'hélicométrie sénestre, dont le cortex est constitué par des cellules pleuridiennes. La description que nous faisons, ne met pas en cause le caractère uniaxial hélicomère; par contre, elle s'éloigne de la notion du cladome classique dont fait usage l'auteur, essentiellement par l'absence de pleuridies. En effet, les segments 1, 2, 3 produits par l'initiale — description de CHADE-

Fig. 12 : Jeune fronde de *Gracilaria* en coupe longitudinale : les initiales secondaires A.II et tertiaires A.III ont une taille et une activité équivalentes à celles de l'initiale principale A.I, ce qui donne à l'apex l'apparence d'une structure multiaxiale.

Fig. 13 : Jeune fronde en coupe transversale dans une région proche de l'apex montrant la cellule apicale A.II et les cellules axiales AX.II d'un microcladome II qui s'insère sur une cellule axiale AX.I du cladome I.

Fig. 14 : Fronde en coupe transversale montrant l'accroissement concentrique du nombre de rangées des cellules corticales. Habituellement, on observe une seule rangée de cellules corticales; dans l'exemple présent, il est de 3 à 4. CO : cortex pluristratifié, ME : medulla.

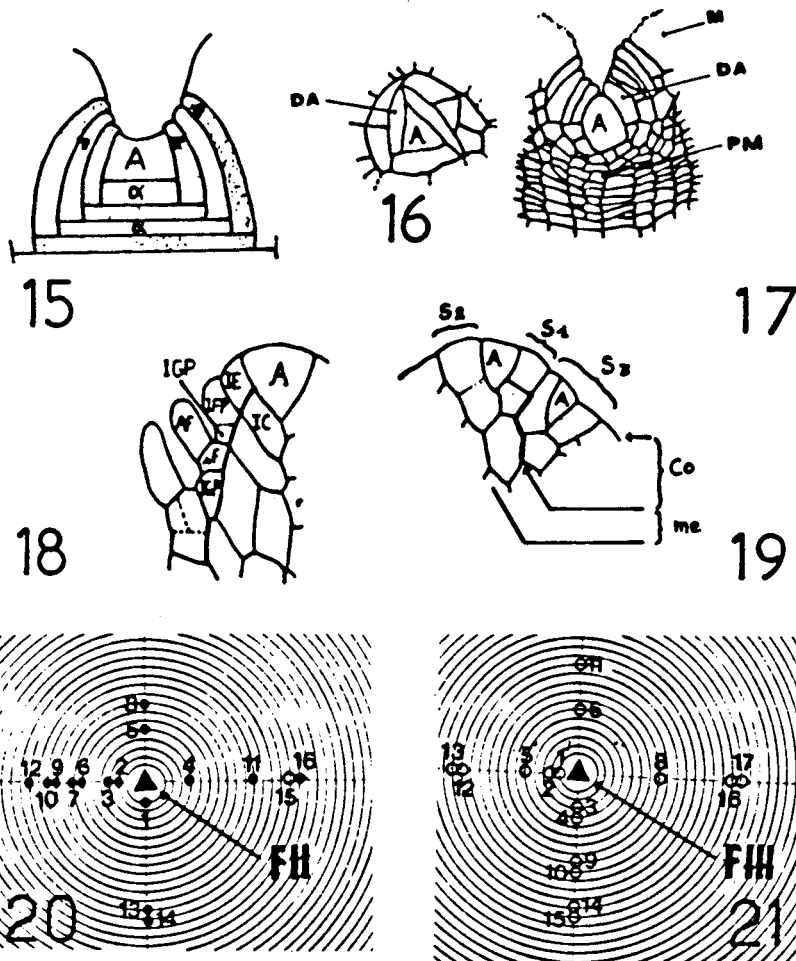


Fig. 15 : Schématisation de l'apex de fronde de *Fucus* sp. (d'après CHADEFDAUD, 1960 et PELLEGRINI, 1978). A : cellule apicale. α : cellule axiale. π : initiale pleuridienne.

Fig. 16 et 17 : Apex de fronde de *Cystoseira mediterranea* (d'après KABBARA, 1978).
Fig. 16 : vue frontale. Fig. 17 : coupe longitudinale axiale. A : cellule apicale. DA : initiale latérale. PM : proméristème.

Fig. 18 : Le point végétatif chez *Fontinalis* sp. : schématisation d'après BERTHIER (1972) (comparer avec les fig. 4a à 4f). A : initiale apicale (= A.I; fig. 4a). IE : initiale externe (= A.II:2; fig. 4d). IC : initiale centrale (= AX.1). IFP : initiale foliaire primaire (= A.II:2; fig. 4d). AF : apicale foliaire proprement dite (= A.II:2(1); fig. 4e). sF : soubassement foliaire engendré par l'IFP (= SA.II.2(1); fig. 4e). IGP : initiale gemmaire primaire (= A.III:1; fig. 4f) qui est le seul «microcladome nu d'ordre III» conservé sur l'axe des mousses (bourgeon hétéroaxillaire inhibé de type *Mnium* : BERTHIER, 1972).

Fig. 19 : Le point végétatif chez *Metzgeria* sp. : schématisation d'après BERTHIER (1972). S1, S2, S3 : segments. A : apicale. CO : cortex. ME : medulla. IE, IC : même signification qu'à la fig. 18.

Fig. 20, 21 : La phylloclaxie chez *Gracilaria* : les rameaux végétatifs (●) et les cystocarps (○) s'insèrent sur l'axe (▲) en ordre tétrastique. FII : fronde secondaire. FIII : fronde tertiaire.

L'APEX DE LA FRONDE DE GRACILARIA VERRUCOSA

FAUD (1960) – au lieu de donner naissance à des pleuridies, engendrent des microcladomes dépourvus de pleuridies – microcladomes nus –. Ces microcladomes de 1er ordre, engendrent des microcladomes de 2ème ordre et ainsi de suite. Ainsi, l'organisation de la fronde de *Gracilaria* est-elle celle d'un cladomothalle uniaxial hélicomère nu.

La notion de «microcladome nu» est en accord avec certaines observations (BODARD et KLING, 1979) qui montrent l'aptitude des frondes décapitées à régénérer de nouvelles frondes à la périphérie des sections distales. Cette propriété, que nous attribuons aux initiales des microcladomes non lésés par le traitement chirurgical, est vraisemblablement aussi celle qui conduit, sur une fronde primaire, à l'édification des frondes secondaires et tertiaires. Un tel comportement ne doit pas surprendre puisqu'il est observé naturellement chez d'autres algues rouges, notamment chez les Délessériacées du genre *Branchioglossum* (BODARD, 1971). Dans ce cas, les cladomes secondaires naissent sur la frange des cladomes primaires.

Une autre preuve de la capacité des cellules corticales de *Gracilaria* à poursuivre leurs divisions est apportée par l'existence, dans les régions âgées du thalle (fig. 14), de zones concentriques de croissance (THURET et BORNET, 1878; SJOESTEDT, 1926).

B – Essai d'interprétation phylogénétique

L'originalité d'organisation et de fonctionnement du point végétatif de la fronde de *Gracilaria* peut être montrée par comparaison avec d'autres Thallophytes chlorophylliens (Gigartinales et Fucales) mais également avec des groupes plus évolués comme les Bryophytes et les Ptéridophytes.

La cladomogenèse de *Gracilaria* montre à la fois des similitudes et des différences avec celle des autres Gigartinales. Chez *Gigartina stellata* (DION, 1979), les cloisonnements obliques et transversaux des cellules apicales constituent aussi l'essentiel de la cladomogenèse. Comme chez *Gracilaria*, ils donnent naissance à des ramifications microcladomiennes pseudodichotomes qui sont dépourvues de pleuridies. Cependant, la différence essentielle entre les deux types de thalles (fig. 10 et 11) tient au fait que chez *Gigartina stellata* l'activité raméale résulte du fonctionnement d'initiales primaires multiples (= structure multiaxiale) alors que chez *Gracilaria*, ce phénomène ne se manifeste que sur un axe (structure uniaxiale). Ces cladomothalles nus, et plus particulièrement celui de *Gracilaria* se laissent comparer aux brachycladomes des Cérariales (L'HARDY-HALOS, 1966; ARDRÉ, 1967; BODARD et GODIN, 1976).

Des analogies frappantes se manifestent lorsqu'on compare le point végétatif de *Gracilaria* à celui des Fucales. Chez *Fucus* sp., par exemple, l'édification de la fronde est assurée par une cellule pyramidale tronquée, dont la plus grande base est insérée dans la profondeur du thalle. Cette cellule se cloisonne sur ses quatre faces et donne naissance à quatre dérivées apicales secondaires de nature pleuridienne (fig. 15) (CHADEFAUD, 1960; PELLEGRINI, 1978). Ces dérivées s'appuient sur la cellule axiale issue d'une division transversale de la cellule api-

R. KLING et M. BODARD

cale et construisent, comme chez *Cystoseira* (fig. 16), par des divisions périnclines et anticlines, le cortex méristodermique, M, et le proméristème PM. Les cellules du proméristème et les cellules axiales sont à l'origine d'une medulla de nature polystique qui constitue le télome axial (CHADEFAUD, 1952).

Chez *Cystoseira mediterranea* (KABBARA, 1978; PELLEGRINI, 1978), l'initiale apicale engendre, grâce à ses trois faces verticales actives (fig. 16 et 17), un cycle de trois cellules initiales secondaires qui édifient le cortex.

Comme celle des Fucales, l'initiale apicale singulière de la fronde de *Gracilaria* donne naissance à des segments – les initiales secondaires A.II (fig. 3) –, qui sont homologues des dérivées DA de PELLEGRINI (1978) et de KABBARA (1978) (fig. 17). Ils construisent les microcladomes dont la région distale s'organise en cortex et dont la région proximale forme la medulla. Mais les homologues s'arrêtent là, car le cortex des Fucales, qui est de nature méristodermique, est le siège d'une multiplication cellulaire diffuse. Chez *Gracilaria*, qui est dépourvu de méristoderme et de proméristème, les divisions intercalaires sont défaut.

Un autre point qui mérite discussion est la relation existant entre la phyllotaxie et le type de fonctionnement de l'initiale apicale. Chez les Fucales, si l'on excepte *Cystoseira fimbriata* (GROS, 1978), cette relation est généralement étroite. Ainsi, les Fucales, dont l'apex est occupé par une initiale à quatre faces, présentent une phyllotaxie distique tandis que celles dont l'initiale est à trois faces offrent une phyllotaxie tristique.

Pour rechercher l'existence chez *Gracilaria* d'une telle relation, nous avons analysé l'ordonnance phyllotaxique des frondes d'ordres successifs chez un individu gamétophytique femelle (fig. 20, 21). On observe une cladomotaxie généralement tétrastique. Lorsque l'on tente d'inscrire les points d'insertion des frondes sur une ou plusieurs hélices dextres ou sénestres, on note que cela est impossible. D'autre part, chez les frondes fertiles, les cystocarpes se substituent sur les mêmes orthostiques, aux rameaux végétatifs (fig. 21). L'ordre cladomotaxique des frondes de *Gracilaria* est donc indépendant de la tristichie imposée par la segmentation alternative de la cellule apicale sur ses trois faces. On peut interpréter cela comme une relative autonomie – à la différence des Fucales – de l'ordre phyllotaxique des frondes vis-à-vis du mode de segmentation de la cellule apicale. La même situation existe chez les fougères du genre *Marsilea* (SOSSOUNTZOV, 1975-76) et *Phyllitis* (VINDT-BALGUERIE, 1971) où la cellule apicale à trois faces engendre une tige sur laquelle les feuilles s'insèrent en ordre distique (SOSSOUNTZOV, 1975-76).

L'histogenèse végétative des Bryophytes se réalise par l'activité d'une initiale apicale tétraédrique de symétrie axiale. Chez *Fontinalis* sp. (LEITGEB, 1868), elle se cloisonne obliquement sur ses trois faces et découpe des initiales secondaires de symétrie dorsiventrale qui s'ordonnent en une succession hélicomère tristique. BONNOT (1967) a montré que cette ordonnance ressortissait à la polarité particulière de la cellule apicale : la « polarité modelante ». Chaque initiale secondaire isole, par une cloison périncline, une initiale phyllidienne ou foliaire adaxiale IE et une cellule axiale IC. Une nouvelle segmentation de l'initiale foliaire IE initie acroscopiquement le limbe foliaire et basiscopiquement une

L'APEX DE LA FRONDE DE GRACILARIA VERRUCOSA

cellule axillaire totipotente en tranche d'orange, qui donne soit une aisselle vide soit un «bourgeon hétéroaxillaire» (BERTHIER, 1972).

Chez *Metzgeria furcata* (BERTHIER, 1972) (fig. 19), la cellule apicale à deux faces actives engendre respectivement les segments S1 et S2 que l'auteur décrit chez *Fontinalis*.

Les similitudes ne manquent pas entre la structure du point végétatif de *Gracilaria* et celles de *Fontinalis* et *Metzgeria*. Qu'il suffise de comparer l'initiale secondaire de *Gracilaria* (fig. 4e : A.II:2(1)) avec les initiales IE de *Fontinalis* (fig. 18, IE) et de *Metzgeria* (fig. 19, IE des segments S1 et S2). De même, la cellule axiale de *Gracilaria* (fig. 4d, AX.I:2) est à comparer avec la cellule axiale de *Fontinalis* (fig. 18, IC). Ce qui chez *Fontinalis* (cellule foliaire IE) est à l'origine de la feuille, donne naissance chez *Gracilaria*, au microcladome. Ce qui chez *Fontinalis* (cellule axiale IC) est à l'origine du «parenchyme» axial, engendre chez *Gracilaria* (fig. 4d : AX.I:2) la medulla (fig. 3 : ME; fig. 4 : AX.I, AX.II).

Ainsi, ce qui chez les Bryales donne naissance au cormus cellulaire – le gamétophyte feuillé – initie chez *Gracilaria* une cauldie. De fait, la tige feuillée des Bryophytes est «organisée comme les cladomes transformés en cauldies qui forment les thalles, par exemple, des Floridées des genres *Gastroclonium* et *Gracilaria*. Son sommet est pareillement occupé par une cellule initiale cunéiforme ou tétraédrique génératrice de deux ou trois rangées longitudinales (droites ou hélicoïdales) de segments, d'abord unicellulaires» (CHADEFAUD, 1968). Une telle similitude n'est pas sans poser des problèmes comme celui de l'origine pleuridienne ou cladomienne de la feuille des Bryophytes. On devrait cependant pouvoir considérer le cormus feuillé des Bryophytes (BERTHIER, 1986, comm. pers.) comme dérivé d'une organisation de type «*Gracilaria*». En premier lieu, cela correspond bien à la nature uniaxiale haplostique du filament des Mousses, filament qui aurait pu donner naissance par métamorphose «caulogène» monopodiale au cormus des premiers Archégoniates (BERTHIER, 1969). Il y aurait alors au moins convergence morphologique entre «cladomothalle» des auteurs et le cormus feuillé : le microcladome A.II initierait, chez les Mousses, une apicale latérale A.III longtemps inhibée (fig. 18 : IGP) avant de se transformer en pleuridie végétative (feuille), ou reproductrice (gamétange). L'initiale foliaire primaire (fig. 18 : IFP) contribuerait au cortex du cormus par la formation du soubassement foliaire «sF» à l'aide de segments qu'un algologue appellerait SA.II (fig. 4e et 4f). Enfin l'innovation des Mousses serait d'avoir transformé les cellules axiales AX.I des Algues en initiales des tissus conducteurs centraux caractéristiques des premiers Archégoniates (fig. 18 : IC, et HÉBANT, 1977, fig. 69).

La comparaison peut être étendue aux Ptéridophytes leptosporangiées chez qui la tige est érigée par le fonctionnement d'une cellule initiale tétraédrique. Chez *Trichomanes* sp. (HÉBANT-MAURI, 1973) la cellule apicale tétraédrique émet selon un trajet hélicomère tristique, des segments $S_1, S_2, S_3, \dots S_n$ (HÉBANT-MAURI, 1973, fig. B, p. 500) qui seraient équivalents aux segments SA des auteurs. Le segment le plus récent, S_1 , isole par une cloison péricline une

R. KLING et M. BODARD

cellule distale, qui est à l'origine des cellules prismatiques et qui est à rapprocher de l'initiale A.II:2 (fig. 4d), et une cellule proximale, destinée à constituer le procambium, que l'on peut comparer à la cellule axiale primaire AX.I:2 (fig. 4d). Par ailleurs, les « initiales de feuille » et les « initiales de bourgeon axillaire » de *Trichomanes* (HÉBANT-MAURI, *op. cit.*) montrent respectivement des similitudes avec les microcladomes II et les microcladomes III du point végétatif de *Gracilaria*. Les comparaisons s'arrêtent évidemment là, puisque chez les Fougères leptosporangiées les dérivées segmentaires issues de l'activité initiatrice d'une cellule apicale tétraédrique construisent une tige vascularisée supportant pareillement des feuilles vascularisées et non pas une caudie.

Néanmoins, le point végétatif de la fronde de *Gracilaria*, qui se caractérise par l'existence d'une cellule apicale primaire unique offrant l'aspect d'une pyramide renversée, montre une structure qui, dans la classification des méristèmes apicaux de WARDLAW (1968), se rapproche fort de celle des Ptérydophytes.

La description un peu mécaniste mais nécessaire que nous venons de faire de l'édification de la fronde de *Gracilaria verrucosa* montre le rôle initiateur et organisateur de la cellule apicale tétraédrique, qui par segmentation latérale produit les initiales secondaires; celles-ci édifient la fronde en donnant naissance au cortex et à la médulla.

De par l'organisation particulière du point végétatif de sa fronde, *Gracilaria verrucosa* préfigure de près ou de loin celle des végétaux plus évolués que sont les Bryophytes et les Ptérydophytes.

Il reste à présent à vérifier la justesse de l'interprétation que nous donnons de l'architecture de la fronde de *Gracilaria verrucosa*, notamment en ce qui concerne l'absence du système pleuridien, par l'étude de la formation et de la disposition précise des organes reproducteurs ainsi que des cellules pilifères. Par ailleurs, des investigations structurales à l'échelle cellulaire paraissent nécessaires pour connaître et comprendre les phénomènes de différenciation cellulaire qui accompagnent l'activité segmentogène de l'initiale primaire et des initiales secondaires.

RÉMERCIEMENTS

(Nous exprimons notre plus vive gratitude à Madame L'HARDY-HALOS (Maître de Recherche au C.N.R.S.), qui nous a fait bénéficier amplement de sa compétence et de ses conseils dans la rédaction et la mise au point du manuscrit; à Monsieur BERTHIER (Professeur) qui nous a aidé grandement par ses connaissances bryologiques dans l'analyse comparée des points végétatifs de *Gracilaria* et des Bryophytes, et à Monsieur PELLEGRINI (Professeur), pour la lecture critique du manuscrit et les suggestions pour son amélioration. Nos remerciements s'adressent également à Mademoiselle M. DELECOURT et à Madame C. BERTRANCOURT pour leur excellent travail de dactylographie.

L'APEX DE LA FRONDE DE GRACILARIA VERRUCOSA

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARDRE F., 1967 — Nouvelles remarques sur la structure des *Pterosiphonia* (Rhodomélacées, Cérariales) et leur rapports systématiques avec les *Polysiphonia*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 264 : 2192-2195.
- BERTHIER J., 1969 — Relations entre monopode et dichotomie chez les Archégoniates. *Compt. Rend. 94ème Congr. Soc. Sav. Pau, sect. Sc. III* : 33-46.
- BERTHIER J., 1972 — Recherches sur la structure et le développement de l'apex du gamétophyte feuillé des Mousses. *Rev. Bryol. Lichénol.* 38 : 421-551.
- BODARD M., 1971 — Sur un genre nouveau de Délessériacées : *Pseudobranchioglossum senegalense*, algue de l'infra littoral sénégalais. *Bull. Inst. Franç. Afrique Noire* 23 (1) : 20-31.
- BODARD M. et GODIN J., 1976 — Éléments de morphogenèse des algues rouges. I - Les *Laurencia* : une construction originale des cladothalles parenchymateux. *Phycologia* 15 : 263-274.
- BODARD M. et KLING R., 1979 — *Gracilaria verrucosa* : un cladome ? *Rev. Algol. n. s.* 14 (1) : 63-83.
- BONNOT E.J., 1967 — Sur la structure de l'apex du gamétophyte feuillé de la mousse *Anomodon viticulosus* (L.) Hook. et Tayl. *Bull. Soc. Bot. France* 114 : 4-11.
- CHADEFAUD M., 1952 — La leçon des algues. *Coll. Int. C.N.R.S. «Evolution et Phylogénèse chez les Végétaux»*. *Ann. Biol.* 7 (28) : 9-25.
- CHADEFAUD M., 1960 — Les végétaux non vasculaires : Cryptogamie. In CHADEFAUD M. et EMBERGER L., *Traité de Botanique systématique*. Paris, Masson, Vol. I, xv + 1018 p.
- CHADEFAUD M., 1968 — La morphologie des Végétaux inférieurs : données fondamentales et problèmes. *Soc. Bot. France, Mém.*, 115 : 5-41.
- DION P., 1979 — Étude biologique de *Gigartina stellata* et de *Petrocelis cruenta* (Rhodophycées, Gigartinales). Thèse de 3ème cycle, Paris VI, 80 p.
- GROS C., 1978 — Le genre *Cystoseira* sur la côte des Albères : Répartition, Écologie, Morphogenèse. Thèse de 3ème Cycle, Paris VI, 115 p.
- HÉBANT-MAURI R., 1973 — Fonctionnement apical et ramification chez quelques Fougères du genre *Trichomanes* (Hyménophyllacées). *Adansonia* ser. 2, 13 (4) : 495-526.
- HÉBANT C., 1977 — *The conducting tissues of Bryophytes*: Vaduz, Cramer, 157 p.
- KABBARA O., 1978 — Recherches sur la structure et le fonctionnement de l'apex végétatif dans le genre *Cystoseira* (Phéophycées-Fucales). Thèse de 3ème Cycle, Paris VI, 76 p.
- KILLIAN C., 1914 — Ueber die Entwicklung einiger Florideen. *Z. Bot.* 6 : 209-278.
- KYLIN H., 1930 — Ueber die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Lunds Univ. Arsskr. N.F.* 26 (6) : 1-104.
- LEITGEB H., 1868 — Wachstum des Stammchens von *Fontinalis*. *Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Cl.* 57 (1) : 308-342.
- L'HARDY-HALOS M.T., 1966 — Remarques sur la morphologie des Cérariales : la notion de brachycladome. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 262 : 64-67.
- L'HARDY-HALOS M.T., 1985 — «Thalle», In : *Encyclopedia Universalis*, 2e éd., 15 : 1043-1047.
- NORRIS R.E., 1971 — Development of the foliose thallus of *Weeksia fryxana* (Rhodophyceae). *Phycologia* 10 : 205-213.



R. KLING et M. BODARD

- OLIVEIRA J.C., 1968 – *Recherches sur le développement et les organes reproducteurs des Gracilaria de la Manche*. Thèse de 3ème Cycle, Fac. Sci. Paris, 49 p.
- OLTMANN F., 1922 – *Morphologie und Biologie der Algen*. Fischer, Jena, I, II, III, 558 p.
- PELLEGRINI L., 1978 – *Ultrastructure et différenciation des cellules du méristème végétatif de La Cystoseira stricta (Phéophycées, Fucales)*. Thèse Doctorat d'État, Aix-Marseille II, 191 p., 81 pl.
- PHILLIPS R.W., 1925 – On the origin of the cystocarp in the genus *Gracilaria*. *Ann. Bot. (London)* 39 : 787-803.
- SJOESTEDT L.G., 1926 – Floridean studies. *Lunds Univ. Arsskr. N.F.*, II, 22 (2) : 1-95.
- SOSSOUNTZOV L., 1975-76 – Infrastructure comparée de l'apex de bourgeons en activité et de bourgeons au repos chez une Fougère : *Marsilea drummondii* A. Br. *La Cellule* 71 : 275-307.
- SPURR A.R., 1969 – A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26 : 41-43.
- THURET G. et BORNET E., 1878 – *Études phycologiques - Analyses d'algues marines*. Paris. Masson, 105 p.
- VAN DEN HOEK C. and CORTEL-BREEMAN A.M., 1970 – Life history on Rhodophyceae. II - *Halymenia floresia* (Clem.) Ag. *Acta Bot. Neerl.* 19 : 314-362.
- VINDT-BALGUERIE E., 1971 – Organisation de l'apex du jeune sporophyte de «*Phyllitis scolopendrium*» (L.) Newman. *Botaniste* 54 : 363-375.
- WARDLAW C.W., 1968 – *Morphogenesis in plants. A contemporary study*. London, Methuen Co LTD, 451 p.

II.1.C.d - HELICOMERIE et PHYLLOTAXIE MICRORAMEALE.

En complément à l'article figurant ci-dessus, nous voudrions argumenter plus précisément la notion d'hélicomérie en nous appuyant sur la notion connue de PAIRE DE PARASTIQUES OPPOSEES VISIBLES issue de la théorie des hélices foliaires multiples (PLANTEFOL, 1947 ; LOISEAU, 1967).

On sait que la divergence d'un système phyllotaxique peut-être calculée à partir de la relation de BRAVAIS (1837), lorsqu'on connaît la paire de parastiques de contacts (m,n) ou paire de parastiques opposées visibles (JEAN 1963). Cette paire est bien décrite chez les phanérogames (cône de pin, capitule de tournesol,...). Elle représente les deux familles d'hélices ou parastiques respectivement dextre et sénestre. Pour l'exemple, nous dénombrons cette paire chez le cône de pin d'Alep : nous comptons 8 hélices dextres (Fig.35.A) et 5 hélices sénestres (Fig.35.B) ($m = 8 ; n = 5$).

Nous avons recherché cette paire dans l'apex de la fronde d'une plantule (Fig.36) et sur un schéma d'OLIVEIRA (1968). Sans vouloir parler de paire très visible, nous dénombrons 3 parastiques sénestres et 4 dextres, chacune étant formée par la concaténation hélicoïdale des cellules issues des cloisonnements successifs de l'initiale apicale primaire (Fig.37).

Comme le montre le schéma surchargé d'OLIVEIRA (Fig.37), l'inscription sur ces parastiques, des cellules prises isolément, n'est possible que près du sommet . Au fur et à mesure de l'éloignement en direction proximale, les hélices d'abord filiformes s'élargissent en bandes, sur lesquelles s'inscrivent non plus, une mais plusieurs cellules. Cela signifie t'il qu'il n'y a plus d'hélicomérie ou qu'elle n'est plus perceptible? Pour le savoir nous avons tenté de localiser, tout au long de la fronde, des cellules corticales repères. Les cellules corticales ont

toutes un contour polygonal à 3, 5, 7, voire 8 cotés. Les plus grandes sont les initiatrices des microcladomes d'ordre 2, 3 ou 4. Nous les avons choisies comme repère possible d'hélicométrie (Fig.38). On constate, que ces cellules ne s'inscrivent nullement sur des parastiques visibles.

Un autre essai a été tenté chez une plantule mâle (communiquée par DESTOMBE et NOCHET) qui avait individualisé des conceptâcles et dont la position est reportée sur les dessins de chaque hémifronde (Fig.40). Pour réaliser le couple de dessins il fallait repérer le plus précisément possible les deux faces opposées. Pour ce faire, nous avons introduit dans l'extrémité proximale de la fronde, une fine aiguille dont l'extrémité, préalablement pliée à 90 degrés, était maintenue à l'extérieur du champ recouvert par la lamelle couvre-objet (Fig.39). Lorsqu'une face était dessinée, il suffisait alors, de basculer l'aiguille de 180° pour représenter la face opposée. Les dessins (Fig.40) placés côte à côte représentent alors dans un plan les deux faces hémicylindriques de la fronde. Lorsque l'on relie entre eux les conceptâcles les plus contigus, on obtient des lignes droites mais aussi des lignes obliques droites et gauches, comme si on avait sectionné longitudinalement un cylindre sur lequel on avait tracé, préalablement, une ou plusieurs hélices. Le résultat n'est cependant pas très probant, en effet, les alignements obliques gauches et droits des conceptâcles que l'on serait tenté de tracer, ne font que suggérer l'existence des parastiques opposées visibles. Ces résultats seront discutés plus loin, conjointement avec ceux obtenus relativement à la position des cystocarpes sur la fronde femelle.

On peut se demander si les parastiques que nous identifions au sommet des frondes, ont un lien quelconque avec la divergence $d = 1/3$ décrite plus haut. Pour le savoir nous calculons d . Si la valeur calculée de d approche 120° , elle prouve alors que l'organisation hélicomère des initiales IIres et de leurs dérivées segmentaires le long de la fronde, dérive bien de la segmentation hélicomère tristique de la cellule apicale primaire A0.

Le calcul, dont le détail est donné en Annexe-6, s'établit à partir de la relation: $d = (cp+sq) / (cm+sn)$. On résout l'équation en cherchant le convergent p/q

de la fraction continue m/n , qui est égal à $4/3$ (4 parastiques dextres, 3 parastiques sénestres). Les convergents de la fraction continue $4/3$ sont $1/1$, $4/1$, $133/34$. Le seul satisfaisant l'une des relations, pour laquelle $mq-np = +/-1$ avec $d < 1/2$, est $p/q = 1/1$.

La relation $cm+sn = k$ est déterminée sur la Figure 41 : c'est le nombre d'initiales rencontrées sur la spirale génétique pour passer sur une orthostique donnée, d'une initiale à celle qui lui est juste supérieure, par exemple de la cellule 0 à la cellule 7 (Fig.41) : k est donc égal à 7. La solution unique de l'équation $cm+sn = k$ pour laquelle $d < 1/2$ est alors $c = 1$; $s = 1$. On déduit la valeur de d : $d = (1 + 1) / (4+3) = 2/7$, soit en valeur angulaire, $102,85$ degrés.

Sur la figure représentant le point végétatif de la fronde de GRACILARIA (Fig. 36.B), on mesure des valeurs comprises entre 109 et 129 degrés. Ces valeurs, qui ne font qu'approcher la valeur calculée de d , suggèrent néanmoins l'existence d'une relation de causalité entre la segmentation hélicomère tristique de l'apicale primaire et la disposition en hélice des segments proximaux.

II.1.D - MORPHOGENESE DE LA PLANTE ADULTE.

II.1.D.a - LA MICRORAMIFICATION.

Nous avons décrit plus haut les aspects morphologique et anatomique de la fronde adulte et insisté sur les grandes différences de taille entre cellules corticales et cellules médullaires (Fig.11 et 12).

L'analyse détaillée de l'architecture de la fronde, pour en comprendre la morphogenèse, n'a pas été entreprise. Cependant les images ponctuelles obtenues à partir de coupes longitudinales de frondes adultes, comparées à celles de frondes juvéniles, offrent des indices pour comprendre les modalités d'élaboration de la fronde adulte .

Chez la fronde juvénile, l'accroissement en épaisseur, mais aussi en longueur, est assuré grâce à l'activité segmentogène des initiales secondaires. D'abord peu actives dans les très jeunes frondes âgées de quelques semaines

(Fig.42), dont l'extrémité distale est effilée, elles manifestent une activité segmentogène croissante, qui les place non plus en-dessous de la cellule apicale mais au même niveau qu'elle (Fig.43). Le point végétatif d'effilé, devient alors bombé (Fig.44). Chez la fronde adulte, la segmentation des initiales secondaires prédomine sur celle de l'initiale primaire et la rend alors difficilement localisable.

II.1.D.b - LA MACRORAMIFICATION.

La fronde primaire adulte de GRACILARIA, en engendrant sur ses flancs des frondes secondaires, tertiaires et quaternaires, se ramifie. Ces frondes se forment aux dépens des cellules corticales, sans que nous sachions - faute de l'avoir étudié - exactement de quelle manière. Il est toutefois raisonnable de penser que leur initiation engage la différenciation des initiales quaternaires des microcladomes latéraux. Les frondes latérales s'insèrent alternativement sur les frondes principales. Leur nombre, sur une même fronde, de même que la distance qui les sépare respectivement les unes des autres, varie.

Nous nous sommes posé la question de l'existence d'une phyllotaxie et dans l'affirmative, de son lien avec la segmentation tristique de la cellule apicale primaire. Dans ce but, nous avons analysé deux plantes femelles, l'une portant des cystocarpes sur toutes ses frondes et l'autre dont quelques unes étaient stériles. Chez la plante entièrement fertile, nous analysons respectivement un axe IIre et trois axes IIIres. Chez la plante pourvue de frondes stériles (Fig.45), l'analyse porte sur un axe secondaire et sur trois axes tertiaires. Il ressort que la phyllotaxie est généralement tétrastique - avec une tendance à la distichie - et que les cystocarpes suivent le même ordre phyllotaxique que les rameaux auxquels ils paraissent se substituer.

Si on se place sur le plan de la morphogenèse, on observe d'ores et déjà une différence entre la segmentation tristique de l'initiale apicale Ire et la phyllotaxie tétrastique de la macroramification. Cet aspect sera repris dans la discussion.

II.2 - RECHERCHE DE CRITERES MORPHOMETRIQUES DIFFERENTIELS COMME PREUVE DE L'EXISTENCE DES DEUX TYPES DE MORPHOGENESE NEMATO- ET CLADOMOTHALLIENNE. COMPARAISON AVEC LES AUTRES RHODOPHYCEES.

Le passage de la morphologie du disque à la morphologie cylindrique de la fronde dressée, est comme il vient d'être vu, marqué par l'émergence au sein d'une pseudodichotomie, d'une préséance et d'une segmentation hélicomère tristique dont on peut se demander si elles sont les seuls caractères marquant la différence d'organisation, entre la fronde érigée et le disque épigé; la recherche d'autres critères pour marquer les différences entre les morphogénèses respectives du disque et de la fronde d'une part, entre la morphogénèse de GRACILARIA et celle des autres RHODOPHYCEES d'autre part nous a conduit à analyser Trois critères morphologiques -(1) TAILLE CELLULAIRE, (2) ANGLE DE MICROBIFURCATION et (3) ARBRE DE MICRORAMIFICATION -:

(1) La comparaison entre les coupes de fronde et de disque, montre une différence majeure : l'hétérogénéité des tailles cellulaires. En effet, la fronde possède une médulle, dont les cellules de grande taille tranchent avec celles, plus petites, du cortex. Dans le disque, par contre, ces différences entre cellules internes et cellules corticales, s'estompent : c'est la raison invoquée du choix du critère taille.

(2) Des travaux récents de biologie théorique (MOULIN et al., 1971; VERNEY et al., 1973; LE GUYADER et al., 1979; LE GUYADER, 1981) fondés sur un formalisme mathématique nouveau, alliant la géométrie et l'arithmétique, le RELATEUR ARITHMETIQUE, tentent, complémentirement à d'autres théories explicatives de la morphogénèse comme la théorie des CATASTROPHES de THOM (1972) ou les L - systèmes de LINDENMAYER (1968), "d'intégrer dans ses fondements les caractéristiques essentielles de tout système biologique qui sont souvent très difficilement prises en compte par les formalismes classiques issus, pour la plupart, de la physique" (LE GUYADER 1981). Une de leur réussite, la modélisation

arithmétique des systèmes biologiques ramifiés, a montré l'importance de l'ANGLE DE RAMIFICATION (LE GUYADER, 1981; HALLE 1979), comme manifestation de l'interaction entre le système biologique et l'environnement auquel il est adapté (FERRE et LE GUYADER, 1984). Notre objectif immédiat, dans la prise en compte de ce critère, n'est pas tant de vouloir modéliser un processus, que de vouloir poser, même si c'est de manière très lointaine, les jalons d'une telle démarche.

(3) L'analyse des modalités d'édification du thalle de GRACILARIA a montré qu'une cellule apicale, en se divisant, produisait deux cellules inégales du point de vue de leur fonction, une cellule apicale (A0) et une cellule sous-apicale (SA0) - production asymétrique -. Ces cellules engendrent respectivement, l'une (A0), une nouvelle sous-apicale, l'autre (SA0) d'abord une cellule axiale puis une cellule apicale secondaire et sa sous-apicale correspondante. Les cellules A0 et SA0, en répétant toujours le même processus de division - récursivité de la règle de production cellulaire - construisent un système ramifié constitué par deux sous-familles m et n issues respectivement des cellules A0 et SA0. S'inspirant de la théorie des AUTOMATES - l'automate étant un système algébrique caractérisé par trois ensembles finis : la fonction d'entrée, les états internes et la fonction de sortie - , LINDENMAYER (1968) propose des modèles de développement, les L-systèmes, pour expliquer les systèmes ramifiés. Il est intéressant de noter qu'une des premières applications des L-systèmes, fut une algue rouge, le CALLITHAMNION roseum. Ces modèles, qui font l'objet de multiples travaux, se caractérisent comme les automates (BRIERE 1982) par le nombre fini des états possibles pour chaque élément et par les règles préfixées de changement d'état.

Plus concrètement cela se traduira, chez les systèmes biologiques faisant l'objet de notre travail, par les propriétés connues suivantes : (1) division en deux, des éléments ou cellules et ramification, (2) inégalité entre les deux éléments issus de la partition cellulaire (apicale/ sous-apicale), (3) récursivité de la règle de production cellulaire. Ces propriétés relèvent précisément des L-systèmes. Notre objectif, en les abordant, est une fois de plus, non pas la modélisation, mais la recherche d'une voie de comparaison entre plusieurs systèmes

de ramification particulièrement intéressants du point de vue morphogénétique mais aussi phylogénétique (GRACILARIA, CRYPTOSIPHONIA sp., GELIDIUM sp., GRATELOUPIA sp., NIENBURGIA sp., PETROCELIS sp.). Or, cette comparaison n'est possible que dans la mesure où les systèmes sont comparables entre eux, c'est à dire où ils s'apparentent à un même modèle explicatif. Dans cette perspective nous nous proposons, de tester l'ajustement aux L- systèmes, des systèmes ramifiés choisis plus haut, et dans l'affirmative, de dégager leurs propriétés morphogénétiques respectives, et de les comparer entre eux.

II.2.A - PREMIER CRITERE MORPHOMETRIQUE : LA TAILLE.

Le premier critère de comparaison sera donc la TAILLE et plus précisément la SURFACE CELLULAIRE (mesurée sur des coupes). Pourquoi choisir la surface plutôt que le volume cellulaire ? N'y a t'il pas là une perte d'information, voire un risque d'erreur par sur- (ou) sous-estimation de la taille ? Lorsqu'on réalise une coupe transversale de cylindre, on obtient une surface circulaire. Si la longueur de ce cylindre est ignorée, la surface sera évidemment incapable de nous renseigner sur le volume. Si, par contre, l'objet à sectionner est une sphère, une coupe radiale sera, à une dimension près, capable de nous informer sur le volume. C'est le cas chez les cellules de GRACILARIA dont le contour, généralement polyédrique, est assimilable à une sphère. La fronde, comme le disque, présente une symétrie sensiblement axiale. Une coupe longitudinale, passant par l'axe de symétrie, offrira des surfaces cellulaires qui statistiquement approcheront le plus les valeurs que l'on obtiendrait sur des coupes parfaitement radiales de cellules. Nous retiendrons donc la surface cellulaire comme premier critère discriminatoire.

Elle est mesurée à l'aide d'un planimètre polaire (cf. plus haut) chez trois individus et exprimée en "pour mille " de la surface totale : 1) une plantule au stade du disque de fixation (83 cellules) ; 2) une plantule portant une fronde érigée (93 cellules) ; 3) une fronde isolée (89 cellules).

Les résultats sont consignés sur les figures 46, 47 et 48. Aucune

différence significative n'apparaît entre les moyennes des trois individus (Tab.5), dont les cellules ont, pour la plupart, des surfaces comprises entre 10 et 20 pour mille de la surface totale. On note, par contre, des différences significatives dans la variabilité des mesures qui s'expriment par les déviations standards (Tab.6). L'analyse du tracé d'anamorphose (Fig.48) révèle la grande dispersion des mesures chez la fronde (individu 3), à la différence de la plantule entière et du disque isolé (individu 2 et 6) où les variations sont plus faibles, et de plus, très proches l'une de l'autre.

Il se manifeste donc, dans une fronde bien individualisée, et en cours d'allongement, une très grande hétérogénéité de taille des cellules : les petites se localisent dans le point végétatif et dans le cortex de la fronde, les grandes occupent la médulla. Cette différence de taille entre les cellules de ces différents territoires manifeste l'existence d'une mèresse dans le point végétatif (initiales Ire et IIres) et dans le cortex (initiales IIres, IIIres et IVres) et celle d'une auxèse dans la médulla (cellules axiales).

Dans le disque, par contre, l'accroissement du nombre des cellules est, comme cela fût montré plus haut (Fig.26), sensiblement uniforme dans toutes les directions. Il se traduit par des tailles cellulaires comparables, quelle que soit la région du disque considérée.

II.2.B - DEUXIEME CRITERE DE COMPARAISON : L'ANGLE DES MICRORAMIFICATIONS.

Chez GRACILARIA, la microramification dans le thalle est assurée, comme cela est montré plus haut, par le cloisonnement oblique des initiales Ire, IIres, ... Ce type de cloisonnement cellulaire n'est cependant pas particulier à GRACILARIA puisqu'il s'observe également, non seulement chez d'autres RHODOPHYCEES mais encore dans les autres subdivisions d'algues.

Prendre en compte un tel critère, c'est vouloir répondre à une question clef de la morphogenèse des systèmes ramifiés : pourquoi une cellule initiale se divise - t'elle obliquement plutôt que transversalement par rapport à la direction

de croissance ?

Notre objectif immédiat, plus modeste, sera d'utiliser ce critère de l'angle de microbifurcation pour : (1) caractériser les morphogenèses respectives de la fronde et du disque, (2) comparer ces morphogenèses à celles d'autres GIGARTINALES, notamment les PEYSONNELIACEES, qui, en raison de leur stratégie dite "hildenbrandioïde" (CABIOCH et GIRAUD, 1982) méritent attention, (3) rechercher l'incidence du mode de cloisonnement de la -ou des- initiales apicales sur la forme du thalle (filamenteux, en lame ou massif cylindrique).

Les mesures angulaires destinées à éclaircir les deux premiers points de notre objectif sont effectuées respectivement sur les coupes longitudinales axiales de cinq frondes (Tab.7) et de six disques de GRACILARIA (Tab.8), sur 18 figures de GIGARTINALES (GRACILARIACEES exclues) empruntées à KYLIN (1956) (Tab.10) et sur 15 figures de PEYSONNELIACEES extraites de la thèse de DENIZOT (1968) (Tab.9). L'angle qui est mesuré est celui compris entre les droites formées par l'axe du microfilament et la perpendiculaire au plan de cloisonnement de la cellule apicale considérée. Les figures XE et GD insérées respectivement dans les tableaux 7 et 8 illustrent deux exemples de calcul.

Pour répondre au troisième point de notre objectif -incidence du cloisonnement oblique de la ou des cellules actives sur la forme du thalle-, nous analysons le mode de cloisonnement oblique ou transverse chez les initiales d'une centaine d'espèces, empruntées à l'ouvrage de KYLIN (1956) et que nous classons selon leur morphologie, en thalles filamenteux unisériés non cortiqués (FU) et cortiqués (FM), en lames unisériées (LU) en thalles massifs cylindriques (MC) ou aplatis (ML) (Annexe-4).

RESULTATS.

Chez GRACILARIA, l'angle moyen des microbifurcations dans l'apex, est voisin de 62 degrés (arc cos 1/2) et dans le disque, de 53 (arc cos 3/5) (Fig.49) . Dans l'apex des GIGARTINALES de KYLIN, à l'exclusion des GRACILARIACEES et des PEYSONNELIACEES, il est voisin de 47 degrés (arc cos 2/3) tandis qu'il approche 67 degrés (arc cos 2/5) chez les PEYSONNELIACEES (Fig.50). Ces résultats sont éprouvés

par les tests de F (Tab.11) et de t (Tab.12 et 13). Ainsi la fronde diffère significativement du disque basal, alors qu'elle se rapproche du thalle prostré des PEYSONNELIACEES. De même le disque de GRACILARIA diffère significativement du thalle des PEYSONNELIACEES et se rapproche de la fronde des GIGARTINALES de KYLIN (GRACILARIACEES exclus). Les divisions obliques existent dans les quatre groupes (FU, LU, MC, ML). Elles prédominent chez les thalles en lame et chez les thalles massifs, sans qu'il y ait des différences notables en faveur de l'une ou l'autre catégorie (Tab.14). Les thalles filamenteux, par contre, privilégient significativement ($P < 0,05$) la division transverse (Tab.14).

II.2.C - TROISIEME CRITERE DE COMPARAISON : L'ARBRE DE MICRORAMIFICATION.

La microramification dans le thalle de GRACILARIA et des autres RHODOPHYCEES prises en considération ici (par exemple : CRYPTOSIPHONIA sp., GELIDIUM sp., GRATELOUPIA sp., NIENBURGIA sp. et PETROCELIS sp.) est dans la réalité tridimensionnelle . Nous n'envisagerons cependant que la microramification réalisée dans un plan, qui est celle que les auteurs proposent généralement dans leurs schémas d'interprétation. C'est à partir d'eux que nous construisons les divers arbres de microramification (Annexe-5) qui sont précisément les concaténations que nous ajustons aux L-SYSTEMES, avant de les comparer entr'elles. L'ajustement est réalisé en suivant la méthode de LUCK (1975) (Annexes-5.2 à 5.4) . Elle repose (1) sur le développement de la série $U_i = U_{i-m} = U_{i-n}$, où U_i est le nombre total des cellules actives de la sous-famille m et U_{i-n} , celui de la sous-famille n; (2) sur le calcul des fréquences observée et théorique de chaque classe des sous-familles ($1/K$) et leur comparaison par le test du CHI-DEUX ; (3) sur le calcul du rapport U_{i-m}/U_{i-n} . Le détail des calculs figure dans les annexes 5.1 à 5.9. Le calcul relatif à l'ensemble GRACILARIA-FRONDE, CRYPTOSIPHONIA- FRONDE et GRATELOUPIA-FRONDE, est développé dans le détail pour l'exemple (ANNEXES 5.1 à 5.3), ceux relatifs aux autres exemples, n'apportent que les résultats principaux

(ANNEXES 5.4 à 5.9).

L'ajustement se vérifie pour tous les systèmes de microramification envisagés ici (GRACILARIA-FRONDE, GRACILARIA-DISQUE, CRYPTOSIPHONIA-FRONDE, GELIDIUM-FRONDE, POLLEXFENIA-FRONDE, GRATELOUPIA-FRONDE, NIENBURGIA-FRONDE, PETROCELIS-DISQUE). En comparant ces divers systèmes entre eux, on note que les frondes de GRACILARIA, CRYPTOSIPHONIA ET GRATELOUPIA d'une part ($m/n = 1,62$) (Annexes 5.1 à 5.3), la fronde de POLLEXFENIA, les disques de GRACILARIA et de PETROCELIS d'autre part ($m/n = 1$) (Annexe 5.4 à 5.5), ont respectivement le même algorithme de microramification. Les frondes de NIENBURGIA, avec $m/n = 1,17$: ANNEXES 5.6 et 5.7) et de GELIDIUM ($m/n = 1,40$: ANNEXES 5.8 et 5.9) forment par contre, un groupe à part.

Le rapport m/n exprime de manière pertinente les propriétés morphogénétiques de chacun des systèmes envisagé (LUCK 1975). Un rapport égal à 1, indique une croissance égale des deux sous-familles m et n (symétrie de croissance); une valeur égale à 1,62, indique une inégalité de croissance (dissymétrie de croissance). On classera donc les algues prises en considération plus haut, en 3 groupes: le premier ($m/n = 1$) où la production raméale des sous-ensembles m et n est égale (PETROCELIS-DISQUE, POLLEXFENIA-FRONDE, GRACILARIA-DISQUE); le deuxième ($1,17 < m < 1,40$) où les sous-ensembles raméaux m et n sont subégaux (NIENBURGIA-FRONDE, GELIDIUM-FRONDE) et le troisième ($m/n = 1,62$), où la croissance est très dissymétrique (GRACILARIA-FRONDE, CRYPTOSIPHONIA-FRONDE, GRATELOUPIA-FRONDE).

II.3 - POTENTIALITES MORPHOGENETIQUES DE LA FRONDE : CULTURES ET MANIPULATIONS CHIRURGICALES.

L'analyse que nous avons faite jusqu'à présent avait pour objet d'expliquer les modalités d'édification du thalle de GRACILARIA, de définir par voie de conséquence le PATRON (pattern des anglosaxons) de la plante et de le situer dans le contexte plus général des RHODOPHYCEES. Elle répond ainsi à la

première des trois préoccupations du morphogénéticien dont nous avons parlé en introduction: (1) l'ontogenèse de la forme. Elle ne résoud pas les deux autres: (2) les mécanismes physiologiques et biochimiques opérant au sein du système; (3) l'influence des facteurs écologiques sur la MORPHOSE.

Nous savons à présent que GRACILARIA est un cladomothalle uniaxial nu dont la croissance en longueur est assurée par une cellule apicale unique localisée dans le point végétatif de la fronde et dont la croissance, en épaisseur, se réalise grâce à l'activité segmentogène des cellules apicales secondaires. La région centrale de la fronde est occupée par des cellules de grande taille qui constituent la médulla. Ces cellules ne se divisent pas, mais réagissent à l'accroissement volumique du thalle en augmentant de taille et en se vacuolisant (auxèse).

Les deux types d'activité cellulaire (mérése et auxèse) contribuent, en définitive, à produire une fronde cylindrique éffilée à l'extrémité, insérée sur un disque basal. Cette forme n'est en fait que la manifestation de l'équilibre qui doit nécessairement s'instaurer entre les deux types d'activités mais qui ne saurait se concevoir sans l'existence d'une polarité et de facteurs de contrôle intercellulaires (les corrélations intercellulaires). Ces corrélations qui assurent précisément l'équilibre auxo-méréétique (corrélations de différenciation et de croissance) dans le thalle, sont fonction du temps (corrélations actuelles ou corrélations d'induction), des éléments trophiques ou hormonaux disponibles (corrélations trophiques ou hormonales) et fonction des facteurs du milieu (L'HARDY-HALOS et al., 1984).

Nous privilégierons ici la polarité et la dominance apicale. Dès les plus jeunes stades du développement (spore et morula), GRACILARIA manifeste une polarité de croissance. Que devient cette polarité chez la plante adulte ? D'autre part, existe-t-il une dominance apicale dans la fronde de GRACILARIA ? En d'autres termes, l'initiale apicale primaire, exerce-t-elle un rôle privilégié, irremplaçable au sein de la fronde ? Dans la négative, quelles sont les potentialités morphogénétiques des autres cellules du thalle, notamment les

initiales secondaires, tertiaires,..., mais aussi les cellules axiales ? Quelles sont les influences des facteurs écophysologiques sur l'expression des ces potentialités ? C'est par des manipulations chirurgicales simples, dont les résultats sont publiés, mais aussi par l'observation de formes parasitées ou tératologiques récoltées dans la nature, que nous allons tenter de répondre à ces questions.

II.3.A - MISE EN EVIDENCE D'UNE ACTIVITE PROLIFERATRICE POLARISEE DU THALLE DE GRACILARIA.

Dans un travail publié il y a une dizaine d'années (KLING et BODARD 1974), nous avons montré l'aptitude de plusieurs algues rouges, notamment GRACILARIA, lorsque leurs frondes étaient fragmentées, à régénérer au pôle distal, une ou plusieurs frondes, et au pôle proximal, un disque, des stolons ou des rhizoïdes et rappelé que des travaux plus anciens (ROSENVINGE, 1917; CHEMIN, 1924) avaient déjà décrit des phénomènes similaires. Nous avons cherché à préciser cette propriété par des expériences chirurgicales simples qui font l'objet des articles insérés ci-dessous:

Les néoformations chez les Algues rouges

par R. KLING et M. BODARD

Résumé. — Les auteurs étudient les néoformations chez *Gracilaria verrucosa*, *Rhodymenia pseudopalmata*, *Phyllophora membranifolia*, *Furcellaria fastigiata* et *Polyides rotundus*. Il apparaît des potentialités de néoformations selon la structure.

Summary. — The authors study new growing formations in *Gracilaria verrucosa*, *Rhodymenia pseudopalmata*, *Phyllophora membranifolia*, *Furcellaria fastigiata*, and *Polyides rotundus*. It appears differences in relation with the structure of the thallus.

Après quelques travaux faits au début de ce siècle, l'étude des néoformations des algues rouges fût pratiquement abandonnée.

Ce n'est que récemment que divers chercheurs les reprirent. Il convient de souligner dans ce cadre l'importante contribution que vient de donner à ces problèmes PERONNE et FELICINI (1972).

L'originalité de leur travail effectué sur *Petroglossum nicaeense* (Duby) Schotter (Rhodophycée-Gigartinale) est d'essayer de faire une synthèse, entre leurs observations et les définitions morphologiques récentes appliquées aux structures d'algues rouges.

Ces auteurs proposent notamment des définitions pour tous les types de néoformations observés. Il s'agit des termes *prolifération* et *régénération* qu'ils donnent à des néoformations bien caractéristiques : les *proliférations* (ce terme est repris de SCHOTTER, 1968) sont des néoformations d'origine pleuridienne, c'est-à-dire qu'elles ont une origine exogène située au niveau du cortex pleuridien ; les *régénérations* sont des néoformations d'origine axiale, elles ont donc une origine endogène. On remarque que dans leurs observations les proliférations sont des réactions rapides à se manifester (7-10 jours) elles intéressent toujours la partie supérieure des boutures placées en culture alors que les régénérations sont des réactions lentes à se manifester qui n'apparaissent que sur la partie inférieure des boutures.

Toutes ces néoformations s'accompagnent donc chez *Petroglossum nicaeense* d'une polarité montrant systématiquement les différences entre la partie inférieure des boutures et la partie supérieure des boutures.

Une des conclusions de ces auteurs relative aux proliférations montre que celles-ci doivent être interprétées comme la conséquence d'un vieillissement prématuré provoqué par un volume limité et l'immobilité du milieu. A l'appui de cette remarque, FELICINI (1967, 1970) rappelle ses observations sur *Pterocladia capillacea* (Gmel.) Born. et Thur. (observation où l'action de l'intensité d'éclaircissement est testée). On reconnaît sur ces thalles, prolifération et régénération ; des reprises provenant de la base des boutures produisant à la fois des axes rampants et des axes dressés sont observées lorsque la lumière et le temps se trouvent suffisants.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Au cours d'essais effectués dans notre laboratoire, pour mettre au point une méthode de culture des algues rouges et réaliser une expérimentation précise (BODARD 1972), nous avons pu observer des *néoformations* qu'il est bon de comparer à celles obtenues par PERONNE et FELICINI.

a) STRUCTURE UNIAXIALE.

C'est essentiellement le *Gracilaria verrucosa*, parmi d'autres espèces testées, qui nous a paru la plus malléable (toute notre expérimentation porte sur des boutures tronquées aux extrémités et au niveau des ramifications de façon à ne posséder qu'une bouture droite sans expansion latérale).

Nous avons obtenu chez *Gracilaria* après 60 jours uniquement des néoformations du type *prolifération*. Elles apparaissent en priorité vers le sommet de la bouture autour des coupes que nous avons dû faire pour homogénéiser les boutures. Une polarité des reprises se manifeste très nettement de haut en bas, les reprises les plus vigoureuses sont celles du sommet des boutures.

Ces néoformations conduisent à la reconstitution de nouveaux axes, elles sont d'origine exogène pleuridienne. Lorsqu'une ramification disposée latéralement a été coupée une reprise, peut également apparaître à ce niveau, mais moins vigoureusement qu'au sommet.

Par la suite, d'autres néoformations peuvent apparaître latéralement (fig. 1).

Ce n'est que plus tard que la base des boutures va réagir, un cal peu important se forme et un nouvel axe se forme, son origine est semble-t-il toujours exogène (fig. 2).

A partir de cette période une nouvelle algue peut se reconstituer, son aspect est plus touffu que l'algue récoltée dans la nature.

b) STRUCTURE MULTIAXIALE.

Deux possibilités peuvent intervenir, elles correspondent aux proliférations et régénérations de FELICINI, mais leur disposition peut être différente.

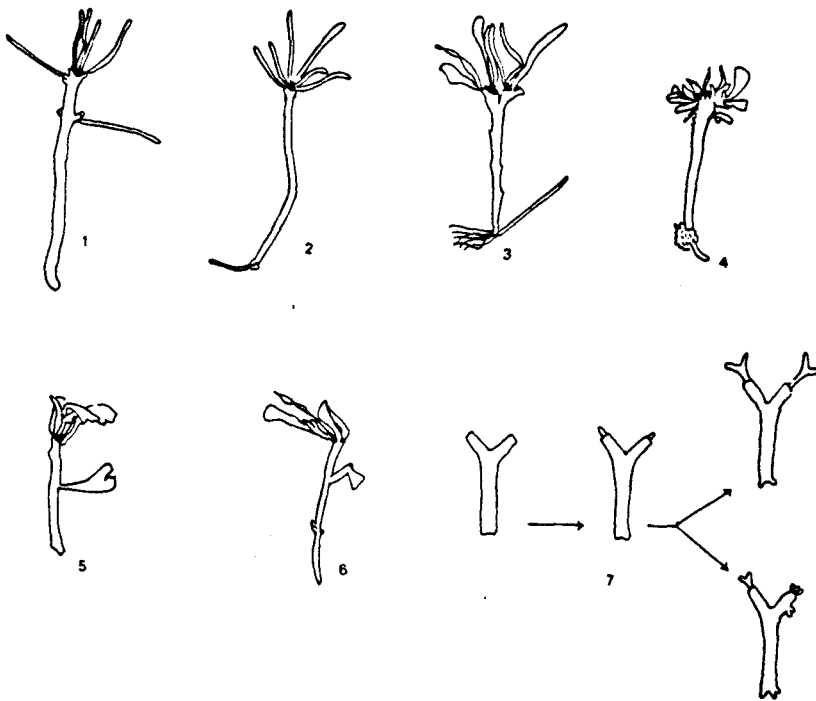
1) *Rhodymenia pseudopalmata*. (Lamour.) Silva.

La première observation qui confirme les précédentes montre qu'il existe toujours une polarité des reprises dans la première phase du développement des boutures.

De nombreuses proliférations apparaissent au sommet des boutures sur la partie latérale des parties tronquées donnant naissance à de nouvelles lames, tandis que les parties basales sont lentes à manifester une réaction (fig. 3) surtout dans les milieux artificiels.

Dans un second temps, un cal se forme à la base des boutures, ce cal peut soit produire des filaments fins groupés, correspondant peut-être à un système rhizoïdial, soit un nouvel axe porteur de nouvelles lames (fig. 3-4).

Il semble bien que dans ces observations l'origine des néoformations soit exogène.



- Fig. 1. — Proliférations sur *Gracilaria verrucosa*.
 Fig. 2. — Proliférations sur *Gracilaria verrucosa*, avec à la base ébauche de cal et de reprise latérale.
 Fig. 3. — Proliférations sur *Rhodymenia pseudopalmata*, avec au sommet de nouvelles lames et à la base rhizoïdes et stolon.
 Fig. 4. — Proliférations sur *Rhodymenia pseudopalmata*.
 Fig. 5. — Proliférations sur *Phyllophora membranifolia*.
 Fig. 6. — Proliférations sur *Phyllophora membranifolia*.
 Fig. 7. — Régénérations sur *Furcellaria fastigiata*.

Phyllophora membranifolia (Good. et Wood.) J. Ag.

Cette espèce proche systématiquement de *Petroglossum nicaeense* est sûrement l'espèce la plus malléable en culture, son aptitude à réagir dans les milieux artificiels est meilleure que pour toutes les autres espèces testées.

Là encore, la polarisation est très nette puisque seules les parties supérieures prolifèrent tandis que l'on n'observe aucune réaction de la base même après 60 jours et 3 repiquages.

Toutes les néoformations sont des proliférations réparties sur les bords latéraux des coupes supérieures de la bouture et la reconstitution des lames d'une pigmentation parfaitement normale est rapide (fig. 5-6).

2) *Furcellaria fastigiata* (L.) Lamour et *Polyides rotundus* (Gmel.) Grev.

Sur ces espèces, dans les mêmes conditions de culture que celles appliquées précédemment pour les autres espèces, les réactions sont totalement différentes. Certes on retrouve la polarité qui est la règle générale dans toutes nos observations, mais les néoformations ne sont pas de même type (HARFAUT, 1972).

Ce sont uniquement des *régénérations* qui se manifestent très lentement dans la partie supérieure des boutures, régénérations qui dans certains cas vont même conduire à la formation de nouvelles dichotomies, dans ce cas c'est l'axe qui pousse et non le cortex pleuridien (fig. 7).

En culture à la base des boutures nous n'avons jamais observé de néoformations, seuls certains échantillons laissés en réserve ont montré des néoformations basales mais ce sont cette fois des proliférations qui apparaissent à ce niveau; ces proliférations conduisent d'ailleurs à reconstituer le disque de *Polyides rotundus* et les crampons du *Furcellaria fastigiata*.

Quoique nous ayons peu de résultats sur l'espèce *Ahnfeltia plicata* il semble que le même mécanisme soit applicable à cette espèce.

DISCUSSION

Le travail de PERONNE et FELICINI semble admettre qu'il ne peut exister qu'un seul type d'organisation des néoformations. L'observation de nos échantillons montre que si les résultats présentés par ces auteurs chez *Petroglossum* se retrouve effectivement chez *Gracillaria*, *Rhodymenia*, *Phyllophora*, il n'en est pas de même chez *Furcellaria* et *Polyides*.

Les conditions de culture étant identiques, l'hypothèse du vieillissement conduisant à la formation de proliférations ne se vérifie pas, il semble bien que ce ne soit pas le milieu qui se trouve conditionné l'origine des néoformations mais une induction interne.

Il est plus important de relier ces différences à la structure même du thalle. Chez *Gracillaria*, *Rhodymenia*, *Phyllophora* la structure cladomienne typique a tendance à disparaître rapidement, l'axe étant noyé dans un ensemble pseudoparenchymateux. Chez *Polyides* et *Furcellaria* les axes restent une partie importante du thalle et l'on reconnaît notamment à leur niveau l'insertion des pleuridies latérales (HARFAUT, 1972).

Le rôle de ces axes doit conserver une action prépondérante qui se manifeste encore, après le sectionnement de l'apex. Par contre là où l'axe n'existe plus, il doit être dominé par la potentialité acquise par l'extrémité des pleuridies qui subissent une différenciation et redonnent

un nouveau thalle. Il convient de distinguer donc, des cladomes dont l'axe et la cellule apicale restent dominants (c'est sûrement pour les algues uniaxiales le cas des *Polysiphonées*) et des structures clado-miennes où l'axe perd son rôle dominant au profit des pleuridies.

Mais cette façon de voir ne suffit pas à expliquer toutes ces néoformations, il apparaît une profonde différence entre les *Gracilaria* qui ont rapidement une aptitude à donner des rejets sur toute la longueur des boutures et *Rhodymenia pseudopalmata* analogue dans ce cas à *Pterocladia capillacea* dont la reprise totale exige un retour à la base qui semble seul capable de redonner de nouveau une algue.

Il est certain que nos études sont incomplètes, elles manquent notamment d'une base statistique (ce que nous sommes en train de faire) ; elles manquent également d'une explication anatomique et cytologique qui n'existe pas non plus chez PERONNE et FELICINI.

Enfin, il est nécessaire d'accélérer par l'étude des différents milieux la différenciation des boutures.

Dès à présent, il semble possible de distinguer des potentialités différentes : cladomes où les pleuridies assurent seules la reconstitution du thalle ; cladomes où il est nécessaire qu'une cicatrisation importante apparaisse à la base, condition de l'origine d'axes nouveaux ; cladomes où persiste une action prédominante des axes.

BIBLIOGRAPHIE

- BODARD, M., 1973. — Réflexions sur les cultures d'algues rouges à partir de boutures. *Bull. Soc. phycol. France*, 18, 20-29.
- FELICINI, G.-P. et ARRIGONI, O., 1967. — Ricerche sulla rigenerazione in coltura di *Pterocladia capillacea* (Gmel.) Born. et Thur. *Giorn. bot. ital.*, 101, 123-129.
- FELICINI, G.-P. et ARRIGONI, O., 1970. — Influenza dell'intensità luminosa sulla morfologia del tallo. *ibid.* 104, 35-47.
- HARFAUT, C., 1972. — Rapport de la D.E.A. (non publié).
- PERONE, C. et FELICINI, G.-P., 1972. — Sur les bourgeons adventifs de *Petroglossum nicaense* (Duby) Schotter (Rhodophycées, Gigartiinales) en culture. *Phycologia* II (1), 87-97.
- SCHOTTER, G., 1968. — Recherches sur les Phylloporacées. Notes posthumes publ. par J. FELDMANN et M.-F. MAGNE. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 67, 1383, 99 p.

(Travaux du Laboratoire d'Algologie de l'U.E.R. de Biologie de Lille-I).

Bull. Soc. Bot. N. France, 30 (1-2), 1977 : 1-4

INFLUENCE DE L'ABLATION DE LA CELLULE APICALE DANS L'APPARITION DES NEOFORMATIONS CHEZ *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss

par Marcel BODARD et Robert KLING

Résumé. — Le développement des néoformations (proliférations), sur des segments de *Gracilaria verrucosa* privés de leur cellule apicale, a toujours lieu sur les parties distales périphériques. Si l'apex est maintenu sur les segments, il n'y a pas de néoformations. L'apparition des néoformations semble répartie au hasard sur un champ morphogénétique latéral habituellement inhibé par la présence de l'apex.

Summary. — In the development of the neoformations of *Gracilaria verrucosa* segments lacking their apical cell, one can observe that the growth always occurs at the peripheral distal parts of these segments. If the apex is not removed from the segments, there are no neoformation. The occurrence of these neoformations seems to be distributed at random on a lateral morphogenetic area that is usually inhibited by the presence of the apex.

Mots-clés : Rhodophycées — Néoformations — Cellule apicale — *Gracilaria*.

Chez les algues rouges, celles dont le thalle est cylindrique et relativement épais montrent une production de néoformations selon deux modalités (BODARD M. et KLING R., 1974). Certaines engendrent sur la partie distale des segments d'algues étudiés en laboratoire, ou sur la partie distale des thalles sectionnés dans la nature, une néoformation centrale (régénération), d'autres présentent des néoformations sur la périphérie du thalle (proliférations).

A ces termes, proposés par PERRONE C. et FELICINI G.P. (1972), correspondent plusieurs définitions et leur emploi crée des confusions notamment avec les mêmes termes utilisés chez les plantes supérieures.

Chez *Gracilaria verrucosa* où les néoformations sont des proliférations, nous avons montré (KLING R., 1974) l'influence de la lumière sur leur croissance. Mais, dans ce mécanisme permettant la formation de reprises latérales, il est important de préciser le rôle que joue la cellule apicale avant l'apparition de ces proliférations, et d'établir des corrélations entre la position de cette cellule et la position des proliférations. Les phénomènes morphogénétiques sont en effet mal connus et n'ont pas fait l'objet d'études systématiques chez les Gigartinales.

L'HARDY-HALOS M.T. (1971) a montré, chez les Cérariales, que les phénomènes morphogénétiques étaient liés à la hiérarchisation du thalle en cladome et que les néoformations sur les faces distales et proximales étaient souvent simultanées.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Nous avons observé, dans des conditions définies, le comportement de segments de *Gracilaria verrucosa* coupés aux deux extrémités, prélevés dans la partie supérieure des thalles, et celui d'autres segments cou-

pés à la base et possédant leur apex, la longueur de ces deux types de fragments étant de 2 cm. Ces fragments sont répartis en quatre lots : 1) face distale dirigée vers le haut, 2) face proximale dirigée vers le haut, 3) segments placés horizontalement, 4) segments possédant leur cellule apicale.

Chacun de ces lots est placé dans un aquarium dont le fond est tapissé d'une couche de gel (agar-agar à 1 % dans l'eau de mer) ; les segments d'algues sont ensuite recouverts d'eau de mer (15 cm) simplement filtrée et changée toutes les semaines. L'expérience a été renouvelée plusieurs fois ; la dernière, exposée ici, a duré un mois. Il faut que s'écoulent environ 10 jours pour que les premières proliférations se manifestent.

Le choix des échantillons soumis à l'expérimentation présente une difficulté. Il existe chez les pieds de *Gracilaria* en développement deux séries d'apex : ceux qui présentent une croissance intense sont pointus et l'apicale est dans ce cas facile à observer ; ceux dont le développement est pratiquement terminé et dont la vitesse de croissance est alors très faible sont aplatis et l'apicale est difficile à observer. Si, lorsque l'on s'adresse aux proliférations néoformées, il est facile de distinguer les jeunes apex, dans les algues servant à nos expériences il n'en est pas de même ; c'est pourquoi nous nous sommes bornés à répartir au hasard ces échantillons.

RÉSULTATS OBTENUS

Lorsque la portion du thalle est pourvue de sa partie apicale, il n'apparaît aucune prolifération ; on observe simplement une dépigmentation basipète accompagnée peu à peu de la mort des fragments (ceci dans les conditions de cette expérience).

Lorsque les segments sans apex sont placés verticalement (l'extrémité distale vers le haut), de nombreuses proliférations apparaissent au voisinage du sommet et latéralement au niveau des ramifications coupées afin d'uniformiser les fragments, c'est-à-dire sur les faces distales secondaires. Ces proliférations sont évidemment dirigées vers la lumière (fig. 1). L'étude donne pour 27 échantillons dont la longueur moyenne est de $21,15 \text{ mm} \pm 3,50$ un nombre de reprises sur la périphérie de l'extrémité supérieure du thalle égal à $4 \pm 1,5$ et un nombre de reprises sur la périphérie des extrémités latérales égal à $1,8 \pm 0,9$ soit au total $5,7 \pm 2,3$ reprises par échantillon. Leur longueur est de $3,7 \text{ mm} \pm 1,0$ pour les proliférations du sommet, de $3,4 \text{ mm} \pm 2,5$ pour celles apparues latéralement.

Lorsque les segments sont inversés verticalement, les proliférations sont beaucoup plus rares. Elles n'apparaissent jamais sur la face proximale mais uniquement au niveau des faces distales latérales coupées comme précédemment afin de rendre cylindriques les fragments. En même temps qu'elles se développent, ces proliférations se retournent, se dirigent vers la lumière et rétablissent leur orientation basifuge. Sur

26 échantillons dont la longueur moyenne est de $2,10 \text{ mm} \pm 1,7$ (non significativement différente du lot précédent) le nombre de reprises, uniquement latérales est de $3,5 \text{ mm} \pm 1,9$, plus faible que précédemment. Leur longueur est de $3,8 \text{ mm} \pm 3,0$.

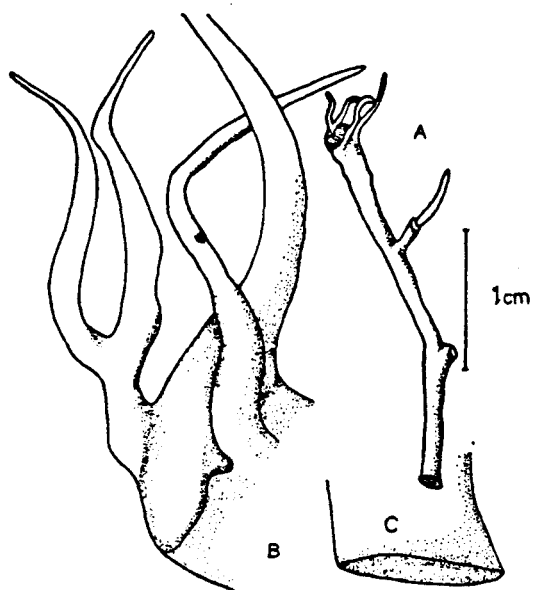


Figure 1. — Proliférations sur les segments de *Gracilaria verrucosa*. A : segment entier avec proliférations. B : vue de la zone distale. C : vue de la zone proximale.

Lorsque les segments sont couchés les proliférations sont très rares, polarisées ; elles n'apparaissent que lorsque l'extrémité distale du fragment parvient à se redresser sur l'agar. Il semble que, dans ce cas, l'agar-agar qui enrobe partiellement le segment puisse jouer un rôle inhibiteur. Sur 23 échantillons couchés d'une longueur de $22,2 \text{ mm} \pm 4,3$, les reprises varient par échantillon de 0 à 9 ; mais la moyenne, de 0,8 par segment, indique bien leur faible nombre. Leur longueur est de $5,4 \text{ mm} \pm 3,1$, plus importante que précédemment mais peu significative, étant donné l'échantillonnage réduit.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

En résumé on peut constater que la face distale, lorsqu'elle est dirigée vers le haut, montre le maximum de néoformations ; que les faces distales latérales montrent également des proliférations qui respectent une orientation bien précise ; les faces proximales ne montrent par contre aucune néoformation, dans cette expérience.

De ces observations, il semble bien que l'on puisse retenir que la cellule apicale exerce une *influence inhibitrice sur la production de proliférations latérales* et que les *corrélations d'inhibition se trouvent levées*

lorsque l'apex est coupé. Les proliférations n'apparaissent, en effet, que si l'apicale a été enlevée. Dans les conditions de l'expérience, la dépigmentation du sommet des boutures ne crée pas le même processus que l'ablation du sommet.

Ce qui est nouveau dans ces observations, c'est qu'il n'existe pas de lieu privilégié dans l'apparition de ces proliférations ; elles se forment apparemment au hasard, quelques millimètres sous la section, et leur nombre est irrégulier. L'ablation de la cellule apicale permet la libération de zones apparemment non définies, proches du sommet des segments. Enfin on peut ajouter qu'il existe une forte polarisation de ces segments car lorsque ceux-ci sont couchés, ce sont toujours les zones distales qui prolifèrent.

Cependant, le mécanisme de ces corrélations cellule apicale - proliférations ne peut s'expliquer de la même façon que celui mis en évidence par L'HARDY-HALOS M.T. 1971 chez les Cérámiales. Ici la base des fragments ne peut intervenir puisque toutes les néoformations se forment en priorité au sommet des fragments avant toute réorganisation des bases.

Dans cette note, nous avons volontairement laissé de côté les problèmes liés soit aux différentes qualités de la lumière dans la genèse des proliférations, soit à la température, au milieu marin, à la naissance des proliférations et à l'aspect des cicatrices. On peut cependant remarquer sur notre figure 1 que la cicatrice située au sommet ne participe pas à l'apparition des proliférations ; le champ morphogénétique est latéral.

BIBLIOGRAPHIE

- KLING R., 1974. — Action des métaux et de diverses lumières colorées sur le *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss (Gigartinales, Gracilariacées). *Bull. Soc. Phycol. France*, 19 : 49-65.
- KLING R. et M. BODARD, 1974. — Les néoformations chez les Algues rouges. *Ibid*, 19 : 31-35.
- L'HARDY-HALOS M.T., 1971. — Recherches sur les Cérámiales (Rhodophycées-Cérámiales) et leur morphogenèse. III. Observations et recherches expérimentales sur la polarité cellulaire et pour la hiérarchisation des éléments de la fronde. *Rév. Gén. Bot.*, 78 : 407-491.
- PERRONE C. et G.P. FELICINI, 1972. — Sur les bourgeons adventifs de *Petroglossum nicaense* (Duby) Schotter (Rhodophycées, Gigartinales) en culture. *Phycologia* 11 (1) : 87-95.

Université de Lille I, Laboratoire d'Algologie,
U.E.R. de Biologie, B.P. 36, 59650 Villeneuve d'Ascq.

Bull. Soc. Bot. N. France, 30 (3), 1977 : 41-50

MISE EN ÉVIDENCE D'UNE ACTIVITÉ PROLIFÉRATRICE POLARISÉE DU THALLE DE *Gracilaria verrucosa* (Huds.)

Papenfuss

par Robert KLING

Résumé. — Par des manipulations chirurgicales simples, on a pu mettre en évidence une activité prolifératrice polarisée chez les thalles de *Gracilaria verrucosa* cultivés *in vitro*. Cette activité se traduit par la formation de rameaux latéraux qui sont généralement situés sur le bord inférieur des perforations.

Par leur origine, ces néoformations s'apparentent aux proliférations décrites par FELICINI et PERRONE chez *Petroglossum nicaeense*.

L'existence de corrélations apex-marge du type dominance apicale décrites par ces auteurs chez *Gigartina acicularis*, bien que supposée, n'a pu être démontrée avec certitude.

Summary. — Simple surgical manipulations have revealed a polarized proliferating activity of the thalli of *Gracilaria verrucosa* cultivated *in vitro*. This activity is expressed by the formation of lateral twigs generally located on the inferior verge of the perforations. By their origin, these new formations are related to the proliferations described by FELICINI and PERRONE in *Petroglossum nicaeense*.

The existence of apex-fringe correlations of apical dominance type, described by these authors in *Gigartina acicularis*, though presumed, has not been proved yet with certainty.

Mots-clés : Morphogenèse — Rhodophycées — *Gracilaria* — Initiale apicale.

INTRODUCTION

Gracilaria verrucosa (Huds.) Papenfuss (Rhodophycées, Gigartinales) est une algue qui se développe dans les cuvettes sableuses de l'étage médiolittoral inférieur. Nous avons observé dans les conditions naturelles, à l'extrémité des thalles coupés, la présence de jeunes « bourgeons » de taille variable. Ces « bourgeons » en grandissant forment des thalles allongés cylindriques semblables aux thalles qui les ont produits.

Dans une récente publication (R. KLING et M. BODARD, 1974), nous avons montré que la formation de ces « bourgeons » était liée à une activité prolifératrice polarisée du thalle de *Gracilaria*. L'objet de la présente note est de montrer que cette activité prolifératrice peut être induite par des perforations transversales réalisées sur des thalles décapités ou non.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les algues sont récoltées sur les côtes de la Manche entre Audreselles et le Cap Gris-Nez et conservées au Laboratoire dans des aquariums contenant de l'eau de mer que nous renouvelons toutes les trois semaines. Les thalles destinés à l'expérimentation sont nettoyés par brossage. L'expérience est conduite sur un échantillon de cinq plants (Pl. 1). Chaque plant est constitué d'un disque basal sur lequel s'insère un nombre

plus ou moins élevé d'axes cylindriques ramifiés. Après avoir amputé tous les axes de leurs rameaux latéraux, on réalise à l'aide d'un trocart (0,4 mm \varnothing), le long des axes préalablement décapités ou non des perforations transversales (Pl. I-4 ; Pl. II-1). Des axes non perforés servent de témoin. Cette intervention chirurgicale étant réalisée, les algues sont immergées dans un aquarium contenant du sable de Fontainebleau et de l'eau de mer qui n'est pas renouvelée pendant le temps de culture. Les thalles sont placés à une température de $20^{\circ}\text{C} \pm 1$ sous une rampe lumineuse constituée de tubes fluorescents Philips de type « Blanc Super ». L'éclairage est d'environ 5000 Lux. Les algues sont maintenues en culture pendant un mois. En fin d'expérience, les plants sont photographiés (Pl. I), et représentés schématiquement (fig. 1 à 5). Des coupes longitudinales passant dans la zone perforée du thalle sont observées au microscope et photographiées (Pl. II - 2 à 4). Les résultats numériques sont consignés dans le tableau I.

RÉSULTATS

1. - Localisation des néoformations :

Les néoformations apparues au cours de l'expérience sont pour la plupart localisées sur le bord inférieur des perforations, quelques-unes s'étant développées dans les régions non perforées du thalle. L'observation au microscope photonique des coupes longitudinales réalisées au niveau des trous montre que l'origine des ramifications est toujours corticale (Pl. II - 2). Les cavités, bien que dépourvues de ces rameaux, manifestent cependant une activité cicatrisante qui se traduit par la formation de files irrégulières de cellules pigmentées (présence de rhodoplastes dans le cytoplasme) apparues aux dépens des cellules de la zone médullaire (Pl. II - 3 et 4).

2. - Rôle excito-formateur des perforations dans l'apparition des ramules :

Le fait d'observer (fig. 1 à 5) la présence de jeunes rameaux essentiellement sur le bord des perforations semble indiquer qu'il existe une relation de cause à effet entre le traumatisme subi par l'algue et l'apparition des néoformations. Pour préciser le degré de liaison existant entre le nombre de perforations et le nombre de néoformations (tableau 1, col. 1 et 2), nous avons tracé la droite de régression de Y en X (fig. 6) et réalisé le test du coefficient r . D'après ces données, on peut conclure que 80 % des rameaux néoformés sont dus aux perforations ($r^2 = 0,80$).

Mais lorsque l'on étudie le comportement des axes témoins non perforés, on constate qu'ils ont également donné naissance à des rameaux secondaires. Si on compare alors le nombre moyen de néoformations apparues sur les frondes perforées avec celui des frondes intactes (tableau I), on constate que la différence observée entre les moyennes n'est pas significative au seuil de 5 % (pour $t = 1,027$).

TABLEAU I
RÉSULTATS NUMÉRIQUES

N° AXE (voir Pl. I)	AXES PERFORES			AXES NON PERFORES	
	Nombre total de perforations par axe (1)	Nombre total de néoformations (2)	Nombre moyen de néoformations par unité de longueur (cm ⁻¹) (3)	Nombre total de néoformations (4)	Nombre moyen de néoformations par unité de longueur (cm ⁻¹) (5)
II				18	2,76
II A				5	2,32
II B				5	2,22
III	37	14	2,69		
IV i	8	5	2,50		
2I				3	0,92
II 1	64	22	1,69		
III	16	3	1,2		
IV	9	2	0,88		
3I	9	0	0		
II	9	0	0		
III				0	0
IV				0	0
V				0	0
VI 1	34	4	0,57		
VII	21	3	0,75		
VIII 1	18	2	0,57		
4I 1	41	24	2,11		
II 1	40	18	2,25		
III	22	5	1,11		
IV 1	16	5	1,0		
V				2	0,44
VI	21	3	0,93		
5I				3	0,60
II				0	0
III				13	1,40
IV				2	0,44
V				4	0,72
VI				4	0,61
Moyenne générale Mo			1,216 ± 0,430*		0,887 ± 0,407
Moyenne (axes + apex) M ₁			1,52 ± 0,8*		
Moyenne (axes décapités) M ₂			0,945 ± 0,582*		

i : axes non décapités

* : intervalle de confiance de la moyenne au seuil de 5 %

Mo : nombre moyen de ramules néoformés par axe et par unité de longueur (cm⁻¹)

M₁ : nombre moyen de ramules néoformés par axe non décapité et par unité de longueur (cm⁻¹)

M₂ : nombre moyen de ramules néoformés par axe décapité et par unité de longueur (cm⁻¹)



3. - Influence de l'apex sur la néoformation des ramules chez les axes perforés :

Pour étudier le rôle de l'apex dans la néoformation des ramules secondaires, nous avons décapité d'une part des axes sur lesquels nous avons réalisé préalablement des perforations et d'autre part des axes non perforés. En comparant le nombre moyen de ramules apparus respectivement sur les axes décapités (tableau I) et sur les axes non décapités, on note que la différence des moyennes n'est pas significative (pour t observé = 1,346 et ddl = 13, $p = 0,212$). On en conclut que les axes décapités ont produit autant de ramules que les axes non décapités.

Lorsque l'on réalise l'analyse statistique des résultats relatifs au plant non perforé, on aboutit au même résultat que précédemment, à savoir qu'il n'y a pas de différence significative entre le nombre de ramules apparus sur les axes décapités et celui des axes intacts (t observé = 0,07).

DISCUSSION

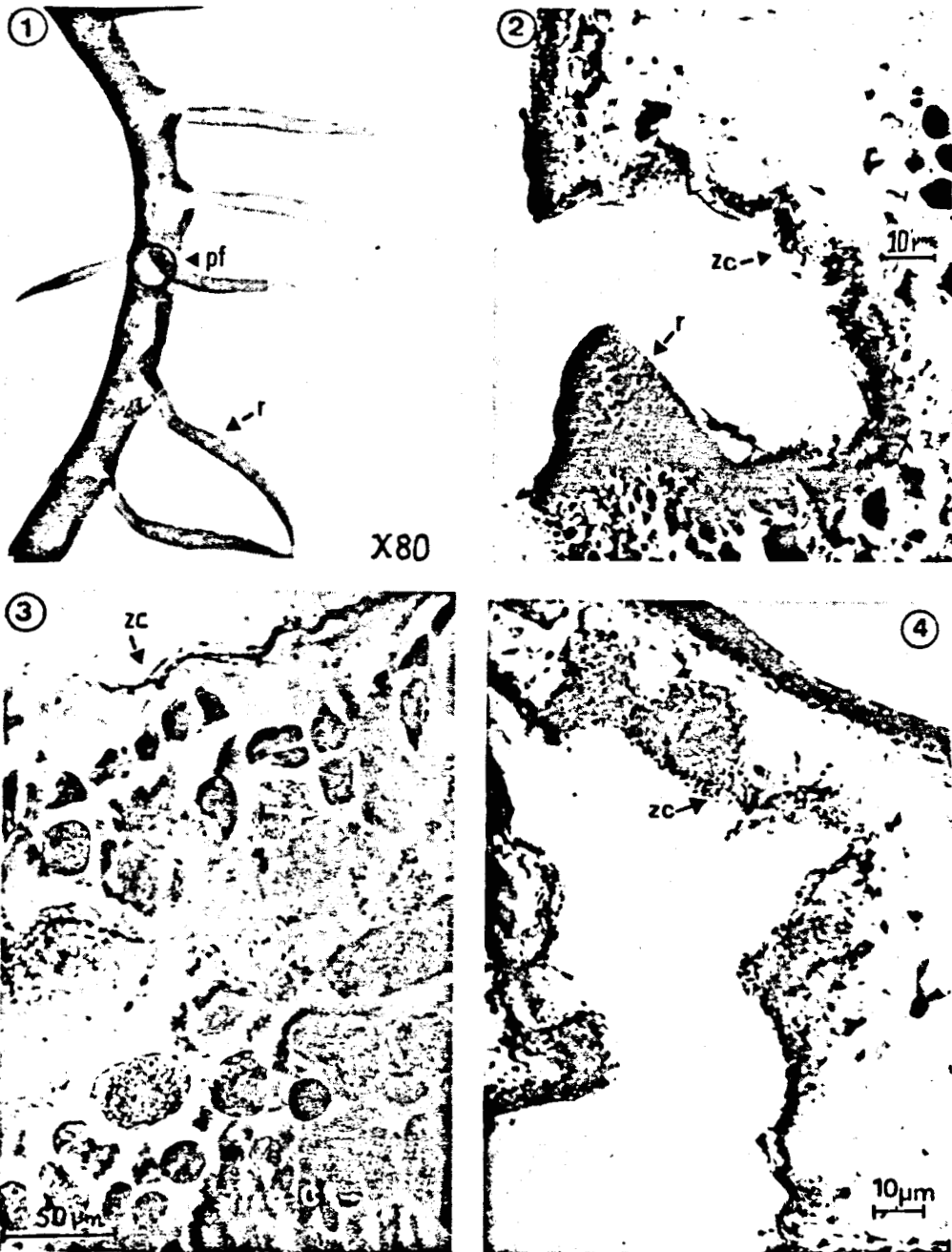
Les résultats qualitatifs et quantitatifs que nous venons d'exposer indiquent tout d'abord que l'activité prolifératrice, qui se manifeste au niveau d'une blessure, semble s'exercer indépendamment du phénomène de cicatrisation que nous avons observé dans la cavité des zones perforées. En effet, nous n'avons constaté, en aucun cas, la formation de ramules aux dépens des zones cicatrisées.

FELICINI et PERRONE (1974), en faisant des expériences chirurgicales sur *Petroglossum nicaeense*, ont constaté qu'une perforation réalisée dans la région aplatie de la fronde induisait deux types de néoformations localisées, les unes sur le bord des perforations, les autres dans la région la plus profonde des cavités. Ces auteurs ont remarqué que le premier type de néoformation était dû à l'activité des cellules corticales tandis que le second apparaissait aux dépens des cellules médullaires. Les néoformations liées à l'activité des cellules corticales ont été appelées par ces auteurs proliférations tandis que les néoformations issues de la division des cellules médullaires ont été dénommées régénérations.

Les néoformations décrites dans notre cas, de par leur localisation et de par leur origine, correspondent bien aux néoformations de type prolifération. Cette constatation rejoint nos précédentes conclusions (R. KLING et M. BODARD, 1974) quant à l'origine corticale ou exogène de ces néoformations. On peut se demander pourquoi ces proliférations n'apparaissent jamais du côté supérieur de la perforation, c'est-à-dire dans la région la plus proche de l'apex, ce qui reste le fait marquant de notre expérience. Pour le moment il est difficile de répondre à une telle question.

Cependant, lorsque l'on cultive des segments de thalle de *Gracilaria*, les nouveaux ramules apparaissent toujours au pôle distal du fragment. Au pôle proximal on voit quelquefois se former, toujours aux dépens du cortex, une masse de cellules qui, si elle entre en contact avec un support, s'étale à sa surface pour constituer un disque adhésif sur lequel prennent naissance de nouveaux rameaux. De tels phénomènes qui ont également été mis en évidence par FELICINI et PERRONE (1976) chez *Gigartina aci-*





BU
LLE

Planche II 1 fragment de thalle montrant les perforations et la localisation des jeunes rameaux. pf = perforation, r = rameau néoformé.

2 et 4 coupe transversale passant dans une région perforée du thalle et montrant l'insertion d'un jeune rameau et la cicatrization de la zone blessée. r = rameau néoformé, ze = zone de cicatrization.

3 coupe transversale passant dans une région perforée du thalle et montrant à la fois la cicatrice (zc) et la région corticale (c). La cicatrization se réalise aux dépens des cellules de la région medullaire (voir flèche).

Planche I

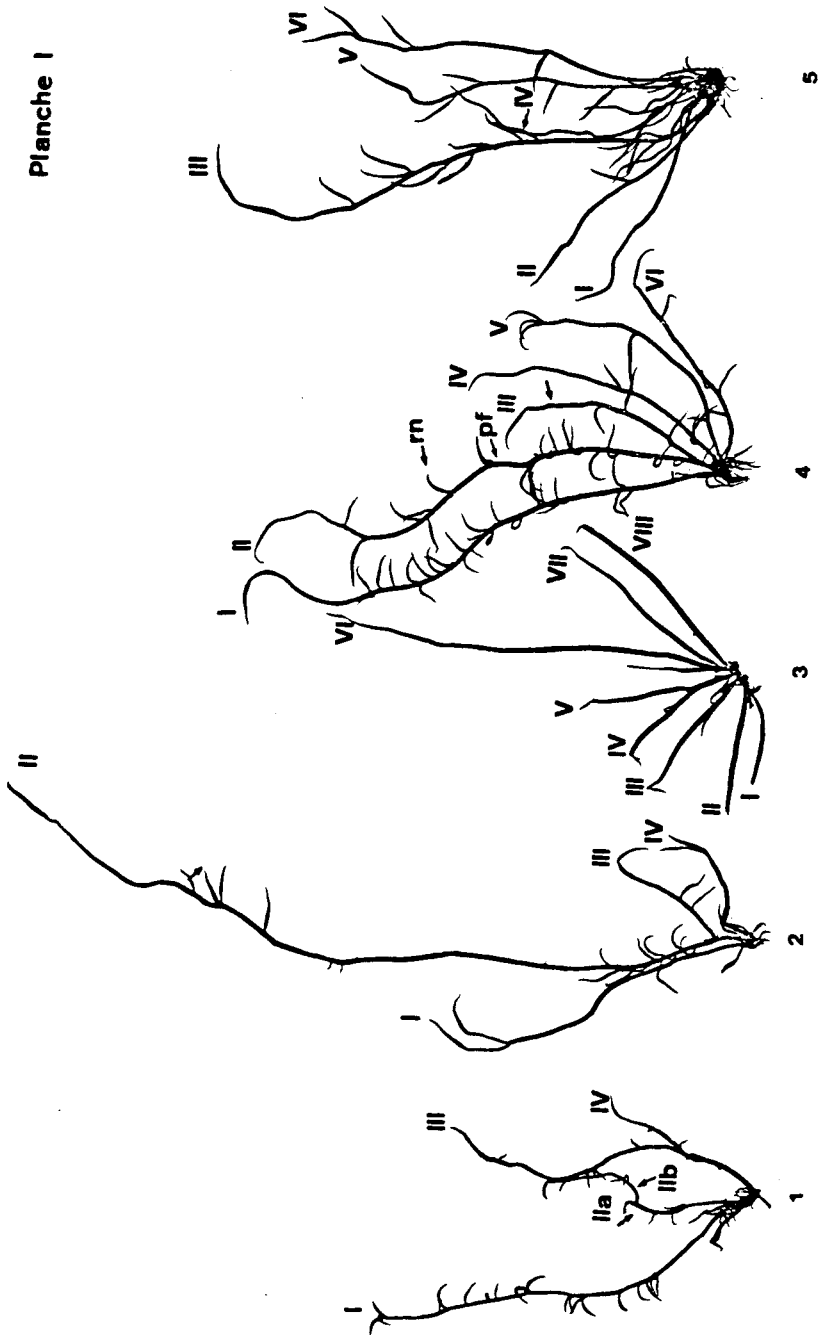


Planche I Les cinq plants après un mois de culture. pf = perforation, rn = ramule néoformé.

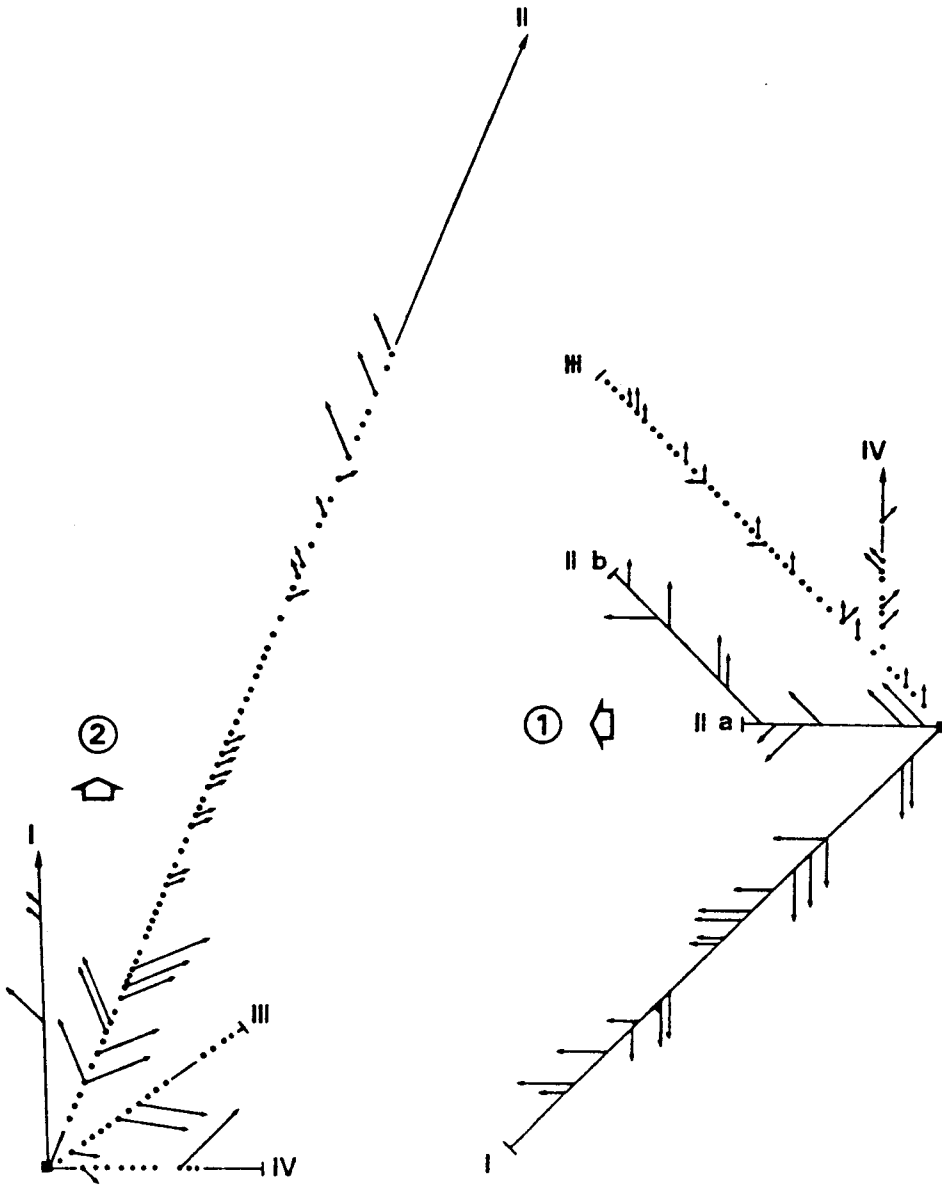
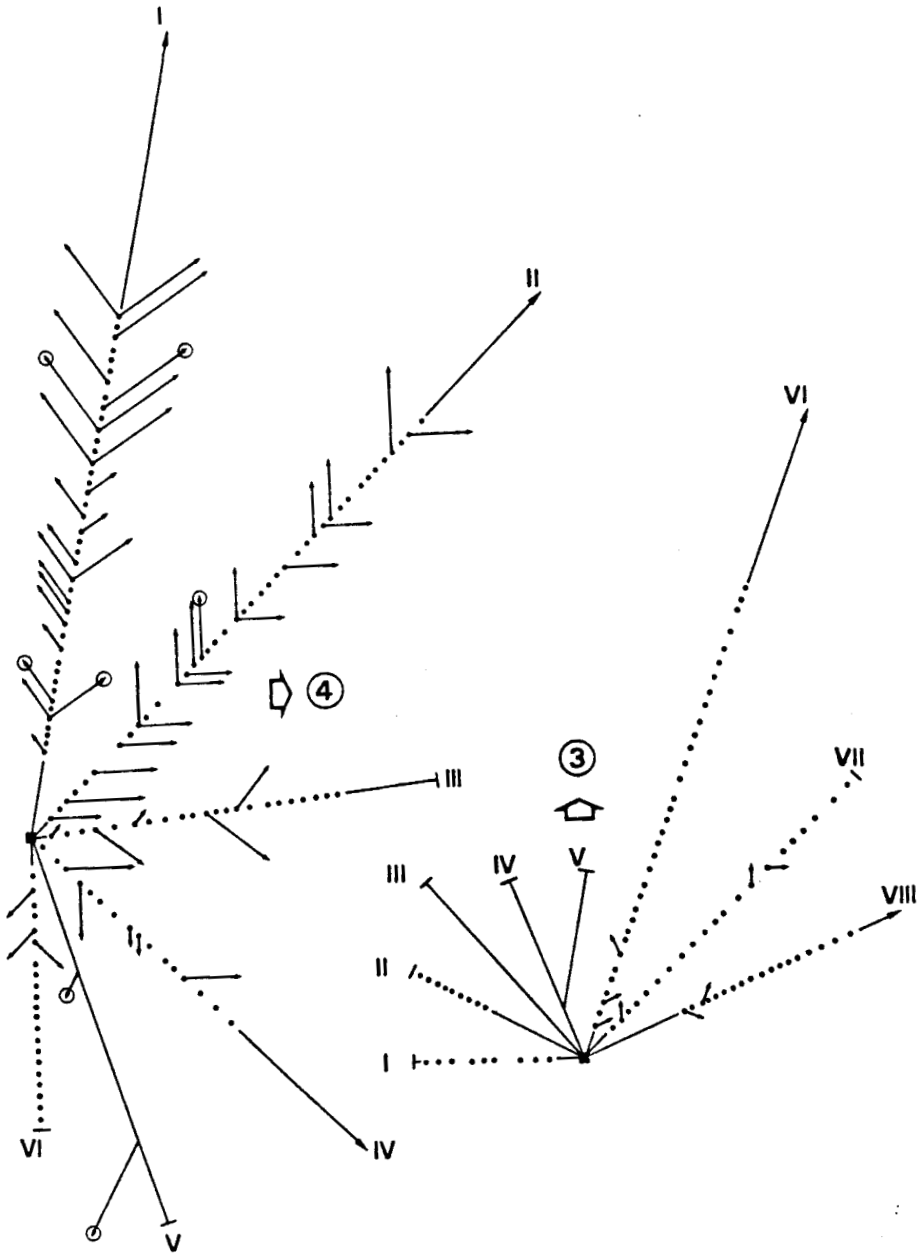
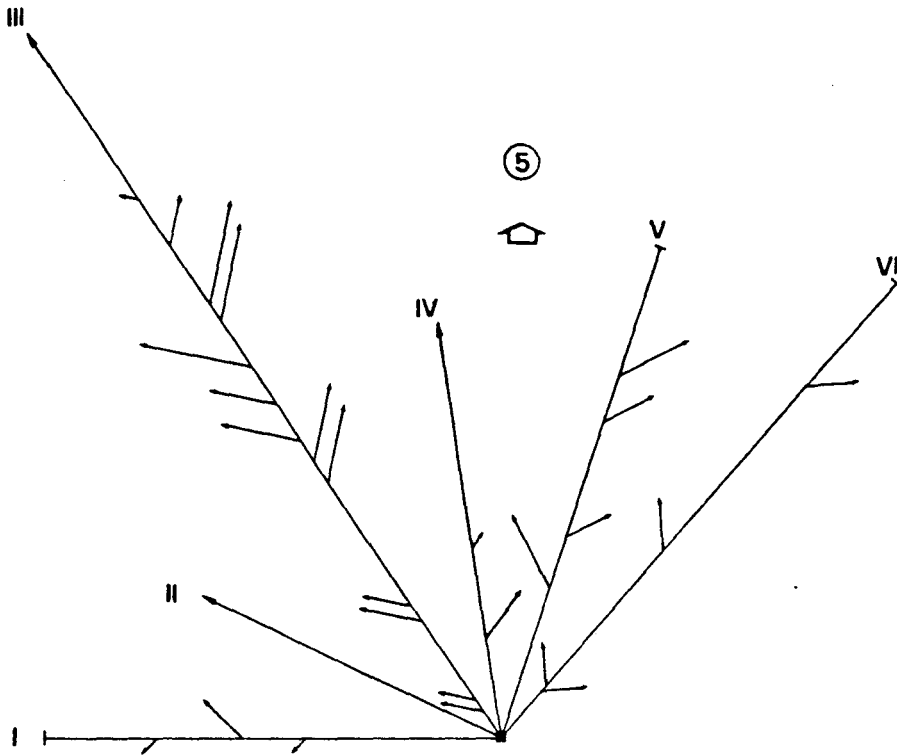


Fig. 1 à 5 Schématisation des cinq plants de la planche I. *i* = ramules apparus en dehors de la zone perforée, *I* = axes non perforés, T = axes décapités.





cularis révèlent chez ces segments une activité morphogénétique fortement polarisée. Cette polarisation se manifeste également chez les thalles perforés de *Gracilaria verrucosa*. En effet, l'intervalle compris entre deux perforations peut être assimilé à un segment de thalle. La région supérieure des perforations réagit comme le pôle proximal des segments, tandis que la zone basale se comporte comme le pôle distal. Ces expériences chirurgicales confirment donc l'existence, dans le thalle de *Gracilaria verrucosa*, d'une activité morphogénétique polarisée.

L'analyse statistique des résultats numériques que nous avons présentés plus haut laisse supposer une relation de cause à effet entre le traumatisme chirurgical et la formation de nouveaux rameaux. Cet effet inducteur du traumatisme sur les phénomènes de régénération et de prolifération a été constaté par PERRONE et FELICINI (1976) chez *Gigartina acicularis*. Ces auteurs ont noté qu'il existait une relation étroite de cause à effet entre le traumatisme qu'ils avaient provoqué et la production de « bourgeons » adventifs. Ils admettent que, chez cette algue, il existe une hiérarchisation des méristèmes de l'apex et du cortex latéral. L'ablation d'une partie distale de la fronde aurait pour effet de rompre l'équilibre corrélatif existant entre le méristème apical et le méristème cortical et d'« induire le cortex entourant la blessure à produire des bourgeons » (PERRONE et FELICINI, 1976).

On peut admettre, en retenant l'hypothèse de PERRONE et FELICINI

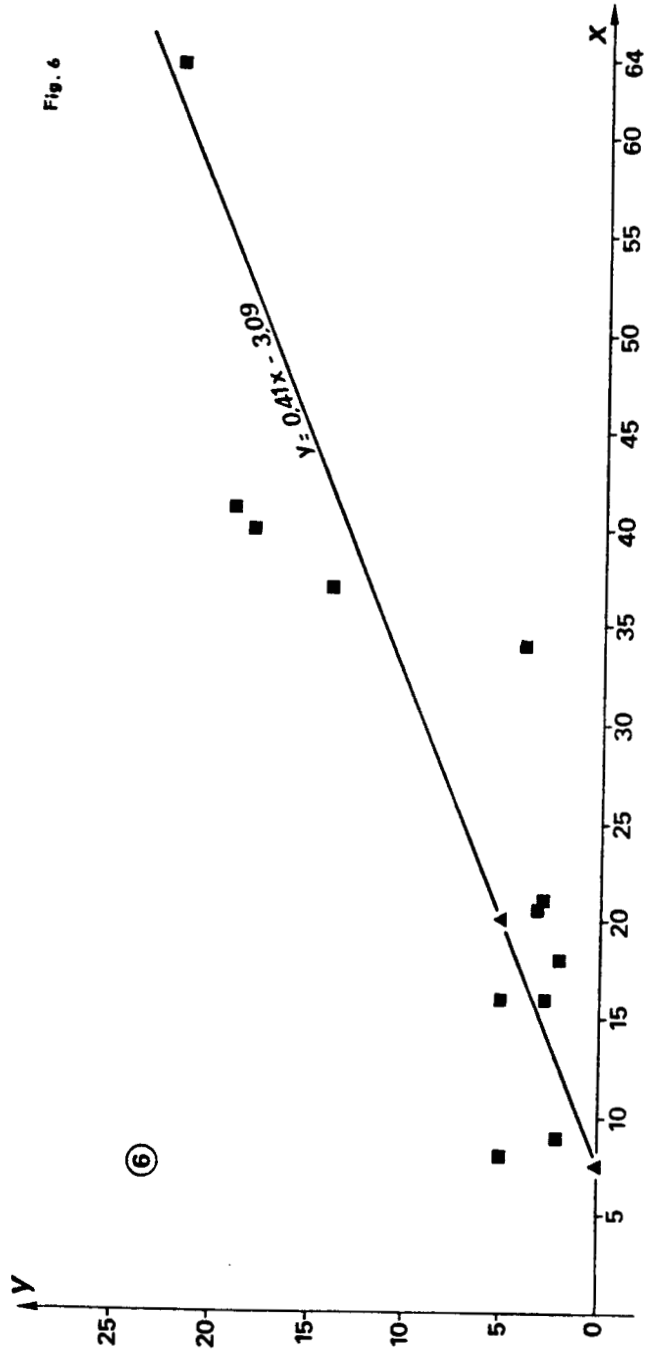


Fig. 6 Droite de régression de Y en X. Y = nombre de néoformations par axe,
 X = nombre de perforations par axe. L'équation de la droite est :
 $Y = 0.41 X - 3.09$. Dans la table de r on lit : pour une probabilité
 $P = 0.01$ et un nombre de degré de liberté $dof = 13$, $r = 0.67$.



que la construction du thalle de *Gracilaria verrucosa* est sous la dépendance d'un équilibre corrélatif entre l'activité de la région apicale — activité conduisant à l'allongement du thalle — et l'activité du cortex — activité conduisant à l'épaississement du thalle et à la production de nouveaux rameaux.

Mais dans notre expérience nous avons remarqué que les axes non perforés de *Gracilaria verrucosa* produisaient autant de rameaux secondaires que les axes perforés. Cette observation suggère l'existence, au niveau du cortex, de potentialités prolifératrices, indépendantes du traumatisme. De fait, certains plants (Pl. I, 3-4 et fig. 3-4) ont montré une activité prolifératrice (s. l.) plus élevée que d'autres. Si, par exemple, on fait la moyenne des valeurs figurant dans la colonne 3 du tableau I, on constate que, chez le plant n° 3, cette valeur est égale à 0,37 alors que dans le cas du plant n° 4, elle est égale à 1,68. Le traumatisme chirurgical auquel nous avons soumis les algues ne suffit donc pas à expliquer seul la formation de nouveaux ramules ; s'il est une condition suffisante pour déclencher des mécanismes de néoformation, il n'est pas une condition nécessaire. Ces hypothèses expliqueraient alors l'apparente contradiction observée entre les résultats obtenus respectivement par le test du coefficient r et par le test de t .

En réalité, il semblerait que l'activité prolifératrice du thalle de *Gracilaria verrucosa* dépende de facteurs endogènes tels que l'âge du thalle, sa place dans le cycle biologique de l'algue, son stade de développement, etc... Les résultats relatifs à l'influence de l'apex sur la formation des ramules chez les axes perforés non décapités semblent infirmer l'existence de corrélations apex-marge de type dominance apicale. Ils s'expliquent, si on suppose que les perforations réalisées sur les axes non décapités ont pour effet d'isoler certaines régions du cortex et de les soustraire ainsi à l'influence inhibitrice de l'apex ; ces axes perforés se comporteraient alors comme des axes décapités.

En conclusion, les essais réalisés ont montré que l'activité prolifératrice du thalle de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss est polarisée et qu'elle peut être provoquée par des traumatismes divers, mais que l'intensité de la réponse dépend de facteurs endogènes. Des phénomènes de cicatrisation ont été constatés sans que l'on ait observé la formation de rameaux dans les régions cicatrisées.

Quant à l'existence d'une dominance apicale, ces expériences n'ont pas contribué à la démontrer. Le traumatisme provoqué par l'amputation des ramules latéraux des fragments peut expliquer la difficulté que nous avons eue à mettre en évidence l'existence de ce type de dominance.



BIBLIOGRAPHIE

- KLING R. et M. BODARD, 1974. — Les néoformations chez les algues rouges. *Bull. Soc. Phycol. Fr.* 19 : 31-35.
- PERRONE C. et G.P. FELICINI, 1972. — Sur les bourgeons adventifs de *Petroglossum nicaeense* (Duby) Schotter (Rhodophycées, Gigartinales). *Phycologia* 11 (1) : 87-95.
- PERRONE C. et G.P. FELICINI, 1976. — Les bourgeons adventifs de *Gigartina acicularis* (Wulf.) Lamour. (Rhodophycées, Gigartinales) en culture. *Phycologia* 15 (1) : 45-50.

Laboratoire d'Algologie
Université de Lille I
U.E.R. de Biologie
B.P. 36
59650 Villeneuve-d'Ascq.



II.3.B - INITIATION ET EDIFICATION DES RAMEAUX SUR LA FACE DISTALE DES FRONDES AMPUTEES.

La réaction morphogène, induite par la perforation de la fronde, qui produit un nouveau rameau à la périphérie de la zone perforée, se manifeste aussi chez des tronçons de fronde. En effet, après une dizaine de jours de culture, apparaissent, sur les bords de la section distale, 4 à 5 protubérances qui se développent en de nouveaux rameaux.

Des coupes longitudinales axiales de ces tronçons montrent l'origine corticale des protubérances. Les cellules médullaires, si elles ne participent pas à l'édification des nouveaux rameaux, ne restent cependant pas inactives, puisqu'elles se recloisonnent pour donner naissance à un nouveau cortex photoassimilateur (Fig.51.B). Cette cicatrisation (Ci) se manifeste après une semaine de culture, en même temps que s'édifie le (ou les) nouveaux rameaux.

L'organisation architecturale de ces rameaux néoformés est à notre avis uniaxiale. C'est au plus jeunes stades du développement que ce caractère est le plus visible. Par la suite, il s'estompe sous l'effet de l'intense activité segmentaire des initiales secondaires et prend les aspects d'une structure en jet de fontaine (Fig. 52). Cette situation n'est pas sans rappeler celle déjà rencontrée chez la fronde adulte.

L'aptitude des initiales secondaires à remplacer l'initiale primaire dans son rôle initiateur, est en tout cas confirmé par ces expériences.

II.3.C - INITIATION ET REGENERATION DU DISQUE DE FIXATION.

La réaction morphogène des cellules localisées à la périphérie de la section proximale des frondes fragmentées, diffère profondément de celle de la section distale. On voit, en effet, se former dans la région corticale et sous-corticale du thalle un massif verruqueux (Fig.53) qui, après plusieurs semaines, s'étale, lorsqu'il entre en contact avec le support, en un disque de fixation (Fig.54) capable d'engendrer par la suite, d'autres frondes.

II.3.D - INFLUENCE DES FACTEURS ECOPHYSIOLOGIQUES ET DE LA TAILLE DES FRAGMENTS SUR L'ACTIVITE PROLIFERATRICE DES FRONDES.

L'objet essentiel de notre thèse de 3^e cycle fût la recherche des conditions optimales de croissance du thalle de *GRACILARIA verrucosa*. Ce que nous cultivions alors, furent des tronçons de fronde, chez lesquels nous mesurions, après un mois de culture, la quantité de matière vivante produite par les rameaux formés à la périphérie des sections distales.

La mesure pondérale qui était ainsi réalisée, intégrait en fait les trois moments de la morphogénèse des rameaux néoformés: (1) l'induction morphogène de la blessure, (2) la mérése et (3) l'auxèse. Ce qui était ainsi recherché dans ce travail, fût plus les conditions écophysiologiques d'une morphogénèse que celles d'une croissance au sens strict.

Nous n'évoquerons plus dans le détail les résultats obtenus alors, dont l'essentiel, publié lors d'un Colloque (1979), est reproduit ci-dessous. Nous illustrerons simplement ce commentaire par un schéma synoptique de synthèse (Fig.55) portant les valeurs optimales pour chaque paramètre analysé (taille des fragments, macroéléments, microéléments, facteurs écophysiologiques, ...)

SEANCES DE LA SOCIETE PHYCOLOGIQUE DE FRANCE

A PROPOS DE LA CULTURE IN VITRO DE *GRACILARIA VERRUCOSA*
(HUDS.) PAPENF. (RHODOPHYCEE, GIGARTINALE)

R. KLING*

L'objet de cette communication est d'exposer à la manière d'un résumé, après une présentation sommaire du matériel et des méthodes, les principaux résultats acquis dans le cadre d'une thèse de 3^o cycle dont l'objet a été de rechercher les conditions optimales de croissance de *G. verrucosa* cultivé in vitro. Dans le cadre de ce travail nous avons recherché l'influence des paramètres écophysologiques (température, salinité, pH et lumière) et des paramètres chimiques (macroéléments - carbone, azote, phosphore - microéléments - fer -; substances de croissance - A1A, GA3, kinétine -; vitamines - B12, C -).

1. - Matériel et méthodes

10. - Récolte et constitution des lots destinés à la culture : Les plants sont récoltés lors des basses mers de vives-eaux. Des travaux préliminaires de culture ayant mis en évidence une forte activité morphogène des fragments de thalle, nous nous sommes proposés d'utiliser de tels segments comme inoculum. Ces segments, lorsqu'on les place en culture, manifestent une activité morphogénétique polarisée qui se traduit par la formation à la périphérie de la section distale d'une ou plusieurs frondes.

11. - Critère de croissance : Comme nous avons constaté que la dimension des segments placés en culture restait invariable pendant le temps de culture, la croissance des proliférations a été mesurée en milligrammes de matière sèche rapportée au poids sec de segment mis en culture.

12. - Définition d'un délai de culture : Les expériences que nous avons menées à cette fin, nous ont conduit à adopter un temps de culture voisin de 30 jours.

13. - Méthodes d'appréciation des résultats : Comme la normalité du carac-

* Laboratoire d'Algologie, U.E.R. de Biologie, Université de Lille I, B.P. 36, 59650 Villeneuve d'Ascq.

SEANCES DE LA SOCIETE PHYCOLOGIQUE DE FRANCE

tère poids n'a pas été infirmée par le test correspondant, nous avons apprécié la signification des résultats en utilisant les tests du F de Snedecor et du T de Student.

14. — Axénie : De nombreuses expériences basées sur l'utilisation de substances antiseptiques et antibiotiques ont été réalisées, mais sans succès. Tous nos résultats sont donc acquis sur des cultures ni unialgales, ni stériles.

2. — Influence des paramètres écophysologiques

21. — Température et salinité : La croissance optimale s'observe à la température de 25°C et dans un milieu de salinité égale à 35 pour mille.

22. — Le pH : L'optimum de pH se situe au voisinage de 8,0; lorsqu'on utilise le Tris comme substance tampon, on remarque que la croissance, à pH égal, est supérieure à celle observée dans le milieu témoin dépourvu de tampon.

23. — La lumière :

231. — L'énergie : Un éclairage de 20 W/m² — tubes fluorescents blancs type GroLux, conduit à une croissance maximale.

232. — Le photopériodisme : L'influence de la rythmicité de l'éclairage a été recherchée. Chez des lots cultivés à différentes photopériodes, sous un éclairage quotidien moyen égal, on note l'existence d'un effet photopériodique. En effet, les expériences montrent que le taux de croissance par unité de puissance consommée, est supérieur aux régimes photopériodiques de 8:16 et 12:12 qu'aux régimes 16:8 et 24:0.

233. — Les bandes spectrales : Bien que préliminaires et approximatives, en raison de la largeur des bandes spectrales utilisées, les expériences ont mis en évidence l'efficacité de la lumière bleue, et à un moindre degré, de la lumière jaune.

3. — Influence des paramètres chimiques

31. — Les macroéléments

311. — Le carbone : Seule l'influence du carbone minéral — HCO₃⁻ — a été recherchée. Les concentrations en bicarbonates égales à 16 mM/l, ont conduit à une croissance maximale.

312. — L'azote : Nous avons recherché le rôle de l'azote sous les formes minérales — NO₃⁻, NO₂⁻ et NH₄⁺ — et organiques — arginine —. En présence de l'ion nitrate, l'optimum de croissance s'observe à des concentrations en azote comprises entre 0,5 et 5 mg/l; en présence de l'ion ammonium, la croissance est optimale à des concentrations voisines de 0,5 mg/l d'azote. Par contre les résultats observés en présence de l'ion nitrite et de l'arginine sont totalement négatifs.

313. — Le phosphore : L'influence du phosphore minéral : —HPO₄, et organique : glycérophosphate de sodium, a été recherchée. En présence du phosphore minéral la croissance est optimale à des concentrations voisines de 0,1 mg/l de phosphore, tandis qu'en présence du phosphore organique, elle l'est au voisinage de 1 mg/l de phosphore. Ces expériences montrent aussi qu'à des concentrations plus élevées, le phosphore minéral exerce un effet plus toxique que le phosphore organique.



SEANCES DE LA SOCIETE PHYCOLOGIQUE DE FRANCE

32. — Les microéléments : Seul le rôle du fer a été recherché. Les expériences montrent, lorsque le fer est chélaté par le NTA, que la concentration optimale se situe au voisinage de 10 mg/l.

33. — Les substances de croissance : Si les résultats obtenus en présence de l'auxine — AIA — sont difficiles d'interprétation, par contre on note un effet bénéfique de la gibbérélline — $5,7 \cdot 10^{-7}$ — $5,7 \cdot 10^{-6}$ M/l — et de la kinétine — $5,7 \cdot 10^{-8}$ — $5,7 \cdot 10^{-7}$ M/l.

34. — Les vitamines : Si la vitamine B₁₂ à des concentrations comprises entre 0,01 et 1 µg/l, favorise un développement des thalles, par contre la vitamine C ne conduit pas à des résultats significativement différents par rapport au témoin.

4. — Conclusion

S'il est exclu dans le cadre de ce résumé de confronter nos résultats avec ceux des autres auteurs, notons toutefois qu'ils sont sensiblement en accord avec les données de la littérature. Ajoutons cependant que toute extrapolation à des données recueillies dans des conditions d'axénie serait imprudente.



DISCUSSION SUR LES COMMUNICATIONS ABELARD-KLING

De la discussion qui a suivi, on retiendra l'intervention de Madame LOISEAUX, relative à la validité des résultats obtenus dans des conditions de culture non stériles et non unialgales.

Dans la réponse que nous fîmes à cette critique dûment fondée, bien que reconnaissant les limites de notre travail, nous insistions sur le fait que la validité des résultats découle moins de leur valeur absolue que de leur valeur relative, dans la mesure où leur analyse statistique permet d'affirmer avec un risque connu que tel résultat diffère bien, significativement des autres.

Des essais ultérieurs concernant la taille de l'inoculum, ont montré l'aptitude de tronçons cylindriques d'un diamètre de 0,7 mm, prélevés sur des frondes, à régénérer de nouveaux rameaux (Fig.56).

II.3.E - MISE EN EVIDENCE D'UNE ACTIVITE PHOTOTROPIQUE DANS LA FRONDE DES THALLES ADULTES.

Une autre propriété morphogénétique de la fronde peut être montrée, c'est le phénomène de phototropisme. En effet, l'observation fortuite dans une culture de boutures de thalles adultes éclairés unilatéralement, d'une courbure positive vers la lumière, nous a incité à confirmer expérimentalement cette propriété phototropique du thalle de GRACILARIA.

Plusieurs travaux ont montré qu'un éclairage anisotropique était capable de provoquer chez les algues une réaction morphogène qui se manifeste par une courbure positive ou négative du thalle. Citons les travaux de NOLL (1887), confirmés par ceux de FELDMANN (1936), qui constate une courbure phototropique positive de la fronde, mais négative des rhizoïdes de deux BRYOPSIDALES : DERBESIA et BRYOPSIS; ceux de ROSENVINGE (1889) qui observe chez les zygotes d'ASCOPHYLLUM nodosum et de PELVETIA canaliculata, la formation de rhizoïdes sur la face la moins éclairée du thalle (ROSENVINGE, 1889).

Plus récemment des réactions phototropiques, négatives chez les haptères d'ALARIA esculenta (BUGGELN 1974) et chez les filaments prostrés de BACHELOTIA antillarum (GRUNOW) GERLOFF (SHANAB et MAGNE, 1984), mais positives chez la fronde de VAUCHERIA geminata (KATAOKA, 1975) et chez les filaments dressés du même BACHELOTIA (SHANAB et MAGNE, ib.), ont été mises en évidence. Une analyse plus détaillée du comportement phototropique des rhizoïdes de GRIFFITHSIA pacifica, éclairés par diverses lumières monochromatiques, a été faite par WAALAND et al. (1977).

II.3.E.a - MATERIEL ET METHODES.

CONDITIONS DE CULTURE.

Une boîte de pétri (pyrex, 150 mm de diamètre) contenant de l'eau de mer filtrée est placée sur une étagère devant un tube fluorescent (Sylvania - grolux à large spectre) d'une puissance de 40 W et produisant, au niveau des thalles, un éclairage de 4 W^m, correspondant à environ 700 lux. La boîte de Pétri reçoit deux lots de fragments de longueurs comprises entre 7 et 28 mm, orientés parallèlement au tube lumineux. Le premier lot est constitué de 21 boutures sommitales normales, le second compte 17 boutures sommitales décapitées. Pour faciliter la mesure des courbures, on place la boîte sur une mire quadrillée.

MESURES EFFECTUEES

Les fragments sont photographiés au moment de la mise en culture (temps t_0) et après 1,2 et 12 jours de culture. L'image photographique de chaque fragment aux différents stades de culture, est décalquée sur un plastique transparent. On obtient ainsi un quadruplet de traits (FIG.57). Dans chaque quadruplet, lu de gauche à droite, le premier trait représente l'aspect de la bouture au temps initial (t_0), le deuxième, son aspect après un jour de culture (t_1), le troisième après deux jours de culture (t_2) et le quatrième après 12 jours de culture (t_3).

Les mesures suivantes sont effectuées : 1°) l'angle de la courbure distale du rameau, 2°) la longueur du rameau, à l'aide d'un curvimètre dont la précision est plus ou moins 0,5 mm.

Au départ de l'expérience, nous disposions de 21 rameaux normaux et de 16

rameaux décapités, mais lors de la prise de photo, certains rameaux se sont retournés, ce qui rendait impossible la mesure angulaire. Les mesures ont ainsi porté sur 14 rameaux normaux et 13 rameaux décapités (FIG. 57.A, 57.E et Tab.15).

II.3.E.b RESULTATS

La figure 57 montre que la courbure se déclare sur tous les rameaux aussi bien normaux que décapités et qu'elle s'ébauche au deuxième jour. Certains rameaux présentent une courbure aux deux extrémités. Dans nos mesures nous considérons uniquement la courbure distale, en outre, le rameau A.13 normal, présente au 12ème jour une inversion de courbure que nous ne prenons pas en compte lors de la mesure.

Les valeurs prises par les variables longueur, L et courbure, τ (lettre grecque) en fonction du temps, ainsi que leurs moyennes, sont portées dans le tableau 15. Nous y avons également reporté le taux de croissance DL/L , ainsi que sa moyenne qui sert à l'établissement de la courbe de croissance des rameaux (FIG.58).

Nous analyserons successivement l'allongement des rameaux, leur courbure et les rapports entre les deux variables.

Analyse de l'allongement.(FIG.57.C).

La croissance des deux types de rameaux est identique. Le calcul du coefficient de doublement ($Cd = 3,33 \text{ Log}_{10} X_1/X_0$) confirme ce résultat. Pour les rameaux normaux il vaut 0,60 et pour les rameaux décapités, 0,43. La comparaison des taux de croissance des deux séries (rameaux normaux, rameaux décapités) par le teste de t , ne montre aucune différence significative. ($t = 0,53 < t_{23} ; 0,05 = 2,069$)

Analyse de la courbure (FIG.57.D)

L'évolution de la courbure, en fonction du temps, est tracée sur la figure 57.D. Au deuxième jour de culture, la courbure des rameaux normaux est plus intense que celle des rameaux décapités; au douzième jour cependant, les différences se sont atténuées. Nous comparons les deux courbures par le test U de Mann et Whitney. Les calculs ne montrent là encore, aucune différence significative ($U_0 = 91 ; U_{0.05} \leq 50$).

Rapport entre longueur et courbure (Fig.57.D).

Une analyse visuelle des quadruplets de traits des rameaux normaux comme ceux des rameaux décapités (FIG.57.A et 57.B), semble indiquer que l'angle de courbure est d'autant plus grand que le rameau est long. Pour tester l'existence d'une liaison entre la longueur d'un fragment et sa courbure, nous procédons à un calcul de régression de la courbure (Y) dans la longueur (X). Cette régression est très significative chez les rameaux normaux ($F_s = 21,98 > F_{1,12} ; 0,001 = 4,75$) comme chez les rameaux décapités ($F_s = 58,19 > F_{1,11} ; 0,001 = 4,84$). Elle montre que les rameaux initialement les plus longs sont aussi ceux qui, au douzième jour, présentent la plus forte courbure (Fig.57.E).

II.3.F. - INFLUENCE DU STADE PHENOLOGIQUE SUR L'ACTIVITE PROLIFERATRICE DE LA FRONDE.

L'aptitude d'un tronçon de fronde à régénérer des rameaux, dépend aussi du stade phénologique de la plante. La démonstration est faite sur une plante tétrasporophytique fertile, dont les frondes tronçonnées sont disposées dans un aquarium contenant du sable de Fontainebleau. Les fragments qui régénèrent des rameaux et qui se ramifient sur leurs flancs, sont ceux précisément où les tétrasporocystes ne sont pas individualisés ou immatures (Fig.60).

II.3.G - ACTIVITE PROLIFERATRICE INDUITE PAR DES ENDOBIONTES
(VIRUS,BACTERIES,ALGUES).

Les endobiontes viraux ou bactériens (TRIPODI et BETH 1976) et algues sont connus chez GRACILARIA de longue date (SAUVAGEAU 1892, WILSON 1910, SETCHELL 1923, PEYRIERE 1977). Certains endobiontes, comme ECTOCARPUS parasiticus (SAUVAGEAU, 1892) (Fig.58) n'induisent aucune excroissance. D'autres, au contraire, comme HOLMSELLA pachyderma, une GIGARTINALE (Fig.59.A), ou des agents viraux ou bactériens (Fig.59.B), induisent des excroissances verruqueuses. Chez celles provoquées par HOLMSELLA (Fig.59.A) s'entremêlent les files cellulaires de l'hôte et de l'endophyte.

CHAPITRE III
CYTOMORPHOLOGIE
ULTRASTRUCTURALE
ET
CARACTERES CYTOLOGIQUES
DE LA DIFFERENCIATION
VEGETATIVE.

L'acquisition de la morphologie adulte du thalle résulte, ainsi qu'il a été montré, d'une succession continue d'étapes ou de stades offrant chacun des caractéristiques morphogénétiques et biométriques propres, plus ou moins accentuées. Placés dans le contexte de l'évolution ontogénétique de la plante, ces caractères sont interprétés comme les marqueurs d'une différenciation locale plus ou moins confirmée au sein des populations cellulaires.

L'objet immédiat du propos qui suit est de rechercher, au sein de chaque stade, l'existence de marqueurs cytomorphologiques de la différenciation et, dans la mesure où il sont reconnus, de s'interroger sur leur signification.

III.1 - Matériel et Méthodes.

III.1.A - Le matériel d'expérience.

C'est celui que nous avons présenté plus haut (cf. Ch.II.1.A) et dont nous avons précisé les conditions de récolte, de survie et de culture.

III.1.B - Techniques cytologiques.

III.1.B.a - LA MICROSCOPIE PHOTONIQUE.

Nous l'avons peu utilisée, comme outil de recherche des critères cytomorphologiques de la différenciation cellulaire, notamment en raison des difficultés d'observation inhérentes à la petitesse des organites cellulaires, plastes exceptés.

Nous avons néanmoins réalisé des observations sur des échantillons entiers ou sectionnés à l'aide d'un microtome à congélation (MSE/PELCOOL). Les coupes destinées à l'observation de la paroi, sont colorées à l'aide des colorants suivants :

- bleu de toluidine (0,05 % dans le tampon phosphate 0,1 M à pH 6,8)
- bleu azur 2B. (voir chap.1).

Les réserves floramylières sont mises en évidence par la solution iodo-iodurée (iode bisublimée : 4 g ; iodure de potassium : 6g ; eau distillée q.s.p. 100 ml).

Les images obtenues viennent illustrer complémentirement, à plus petite échelle, celles issues de la microscopie électronique.

III.1.B.b - TECHNIQUES DE MICROSCOPIE ELECTRONIQUE.

PREFIXATION : La préfixation est réalisée à l'aide du mélange suivant :

- glutaraldéhyde (25 %) TAAB..... 6 ml.
- tampon cacodylate 0,2 M 12 ml.
- eau de mer filtrée à 0,2 um 30 ml.

Les algues, sont fixées sur l'estran, dès la récolte.

LAVAGE : Les échantillons sont lavés dans une solution de saccharose 0,3 et de cacodylate 0,2 M tamponné à pH 7,4 (3/1 : v/v), renouvelée après 1 heure, puis laissés toute une nuit à 4°C dans le dernier bain.



POSTFIXATION : Après ringage préalable dans l'eau distillée, les échantillons sont postfixés dans le tétr oxyde d'osmium (2%) tamponné par la cacodylate (0,2 M) à pH 7,4 pendant 1h30.

DESHYDRATATION ET INCLUSION : Après plusieurs ringages dans l'eau distillée, les thalles sont déshydratés progressivement par passages successifs dans des bains d'acétone de concentration croissante et pré-inclus pendant une nuit dans le mélange d'acétone et de résine de SPURR (1969) (1/1 : v/v) avant d'être inclus et polymérisés dans la résine pure à 60°C pendant 48 h.

REALISATION DES COUPES, DU CONTRASTE : Les coupes sont réalisées à l'aide un couteau de verre ou d'un diamant sur un ultramicrotome PORTER-BLUM ou un REICHERT ULTRACUT E et contrastées à l'acétate d'uranyle (30 mn) et au citrate de plomb (15 mn) selon la technique de VENABLE (1965) puis observées à l'aide des microscopes électroniques PHILIPS EM 300 , HITACHI 600 ou JEOL 201.

TECHNIQUES CYTOCHIMIQUES : Seule la technique dite A.P.TC.Ag (acide periodique-thiocarbohydrazide - protéinate d'argent) de mise en évidence des polysaccharides à fonction vic-glycol (THIERY, 1967) est employée.

Les coupes postosmiées prélevées sur grille d'or, subissent le traitement suivant

:

- acide periodique en solution aqueuse (1%) : 30 mn.
- lavages répétés à l'eau distillée filtrée à 0,2 um.
- Thiocarbohydrazide (TCH) (0,2%) en solution acétique (20%) :

une série à 40 mn et une autre à 24 h.

- lavages successifs dans l'acide acétique de concentration décroissante 10%, 5%, 2% et enfin dans l'eau distillée.

- protéinate d'argent (ROQUES) à 1% dans l'eau distillée et à l'obscurité : 30 mn.

- lavages dans l'eau distillée, d'abord rapides, puis prolongés et renouvelés 3 fois pendant 20 mn. Le témoin est constitué avec des coupes directement traitées par le protéinate d'argent sans passage préalable dans le TCH.

III.2 - CYTOMORPHOLOGIE DES DIVERS STADES ONTOGENETIQUES.

III.2.A. - LE CARPOSPOROCYSTE ET LA CARPOSPORE.

III.2.A.a - LE CARPOSPOROCYSTE.

Les filaments gonimoblastiques (Fig.61) portent à leur extrémité une ou plusieurs cellules hémisphériques, les carposporocystes, d'un diamètre de 15 à 25 um (Fig.62).

LA PAROI EXTERNE (Fig.63) de ces cellules est composée de trois couches, (1) une couche fibreuse externe c_e : la cuticule qui s'exfolie; (2) une couche moyenne c_m : formée de fibrilles concentriques densément enchevêtrées; (3) une couche interne c_i également de texture fibrillaire, mais lâche. L'interface des strates c_m et c_i est matérialisée par un liseré dense, où s'opère, à maturité, la déhiscence du cyste (Fig.68). LA PAROI INTERNE (cloison intraaxiale ou intercellulaire et cloison interaxiale) (Fig.64.A et 64.B) est composée par les couches moyenne c_m et interne c_i , celle-ci étant plus développée que celle-là. La cloison cellulaire comprise entre le carposporocyste et la cellule sous-jacente renferme une synapse de type ASPARAGOPSIS (Fig.64).

Le PROTOPLASME : L'aspect varié du cytoplasme, qui dans certains cystes est dense et vacuolisé, alors qu'en d'autres il renferme de nombreuses vésicules hétérogènes tant par leur taille que par leur contenu, ressortit au degré de maturité de cette cellule (cytoplasme dense dans les cellules immatures, cytoplasme vésiculisé dans les cellules mûres). C'est sous ces aspects immature ou mûre du cyste, que nous allons détailler ci-dessous le contenu du protoplasme :

(1) LE CARPOSPOROYSTE IMMATURE :

Les MITOCHONDRIES (Fig.65 : Mi) de petite taille (0,7 - 1,5 x 0,5 - 0,8 um), sont relativement abondantes (plus d'une vingtaine par coupe) et toujours plus nombreuses que les plastes. La membrane interne de l'enveloppe mitochondriale s'invagine en crêtes tubuleuses dilatées. On observe des images qui suggèrent la division mitochondriale (Fig.66).

Les PLASTES, au nombre d'une quinzaine (Fig.65 : P), offrent l'aspect d'organites ovoïdes peu différenciés, mesurant 2 à 3 um de diamètre. Leur stroma est parcouru par un thylakoïde périphérique et 2 à 4 thylakoïdes stromatiques, ponctués à leur périphérie par les phycobilisomes.

Les DICTYOSOMES (Fig.65 : G ; 1-2 um) sont peu représentés à ce stade. Le NOYAU (Fig.65 : N ; 5 um) est limité par une enveloppe lobée et nettement porée. Le nucléole finement granuleux, présente un contour festonné. Le nucléoplasme est homogène. Le CYTOPLASME abrite aussi des amas membranaires suggérant une séquestration autophagique, mais c'est à démontrer.

(2) LE CARPOSPOROCYSTE MATURE (Fig.67 : SPC) se reconnaît essentiellement à la présence de vésicules hétérogènes et à l'importance accrue de l'appareil de Golgi. Ces particularités le rapprochent des spores libres auxquelles il ressemble d'ailleurs tout à fait.

III.2.A.b - LA CARPOSPORE.

La déhiscence du cyste s'opère par rupture et dislocation de la couche moyenne c_m de la paroi (Fig.68). Elle libère la spore dans la cavité du cystocarpe sous la forme d'un élément sphérique de 15 à 25 μm de diamètre, enveloppé dans un treillis correspondant à la couche interne c_i du cyste (Fig.69). Cette couche différencie ultérieurement ses propres strates cuticulaire c_u et moyenne c_m (Fig.70 et 71). La texture, finement fibrilleuse de la couche interne, est comparable d'aspect, à celle des vésicules cytoplasmiques VF. Les fibrilles (f) de cette strate s'ancrent sur le plasmalemme comme l'atteste le test de THIERY (Fig.72).

Le CYTOPLASME renferme trois types de vacuoles (Fig.73) : (1) les vacuoles à contenu fibrillaire VF, (2) les vacuoles à pelote fibrillaire focale VPF, (3) les vacuoles floramylières VA, peu denses.

Les VACUOLES VF, dont l'aspect rappelle celui de la strate interne de la paroi, confluent en plages étendues (Fig.74). Elles sont à l'origine des vésicules d'exocytose (VE), qui se déversent dans le périplasme au niveau des brèches plasmiques (Fig.75.A et 75.B : BR).

Les VACUOLES VPF, au contour généralement circulaire et souvent de petite taille (0,5 μm) (les "cored vesicles" des auteurs anglosaxons) renferment en leur centre une substance fibreuse pelotonnée entourée d'une zone fibrillaire plus lâche (Fig.76). Ces organites paraissent reliés au reticulum endoplasmique par un fin tractus (Fig.77 : T). L'origine golgienne de ces vacuoles VF et VPF, qu'il convient alors d'appeler vésicules, est suggérée (Fig.78 et 79).

Les VACUOLES FLORAMYLIFÈRES (Fig.78 et 79 : VA), de texture hétérogène forment des plages elliptiques claires entourées par un cerne sombre.

L'APPAREIL DE GOLGI est constitué par l'empilement de 5 à 7 saccules dilatés aux extrémités qui émettent des vésicules au contenu fibrilleux (Fig.69 et 79 : G). Les saccules distaux (face de maturation de l'organite) sont fréquemment hypertrophiés. Les saccules proximaux s'associent aux travées du reticulum endoplasmique (Fig.81 : RE).

Les PLASTES (Fig.69 et 82 : P) sont ovoïdes à fusiforme (4 à 12 μ de longueur). Ils montrent moins d'une dizaine de thylacoïdes isolés, parallèles au grand axe de l'organite et un thylacoïde périphérique. LES MITOCHONDRIES encore abondantes (10 - 15/cell.) (Fig.83) mais toujours de petite taille (1,5 - 2,5 x 0,2 - 0,6 μ) sont fréquemment associées aux plastes. Elles ne présentent plus de figures de bipartition, ni non plus de crêtes dilatées.

Le NOYAU d'un diamètre de 4 à 6 μ m est lobé (Fig.85 : N) et abondamment poré (Fig.85 : Po). Au stade préprophasique il présente, aux pôles, une enveloppe ajourée (Fp) tout à fait caractéristique (Fig.86).

Outre ces organites classiques, on rencontre, dans le cytoplasme, des corps particuliers : les corps striés (Fig.87, 88 et 89 : Cs). Ces organites sont limités par une membrane et forment des rubans irrégulièrement lobés, disposés concentriquement dans la région périnucléaire de l'une des hémisphères de la spore. La disposition polarisée de ces corps (Fig.69), n'est pas sans rappeler celle des composés pariétaux des spores (Fig.71). Deux types de striations sont observées : des striations périodiques punctiformes (Fig.88) et des striations périodiques en bandes alternativement sombres et claires, épaisses respectivement de 35 et 20 nm (Fig.89). A proximité de ces organites, apparaissent d'abondants profils tubulaires et de nombreux ribosomes.

En conclusion, on rapprochera, pour comparaison, les traits cytomorphologiques respectifs du carposporocyste mature et de la spore :

ORGANITES	CARPOSPOROCYSTE MATURE	SPORE
PAROI	bistratifiée	id.
NOYAU	lobé, nucléole présent nucléoplasme peu différencié	id.
PLASTES	(3-6) μ m ovoïdes (2-3) μ m	(4-6) μ m ovoïdes à allongés (4-12) x (2-3) μ m



MITOCHONDRIES	bipartition active (15-20)/ cell. (0,7-1,5) x (0,5-0,8) um	(10-15)/ cell. (1,0-2,5) x (0,2-0,6) um
60L61	abondant et actif	id.
VESICULES VF	abondantes	id.
VESICULES VPF	abondantes	id.
FLORAMIDON	abondant	abondant
GLOBULES		
OSMIOPHILES	présents	rare



Ainsi, les faits majeurs caractérisant le carposporocyste mature et la spore sont (1) l'abondance des mitochondries, des dictyosomes et des vésicules VF et VPF; (2) la présence de plastes ovoïdes et bien différenciés.

III.2.B - CYTOMORPHOLOGIE DU STADE PLANTULE-I (MORULAS SPHERIQUE ET DISCOIDALE BOMBEE).

III.2.B.a - LA MORULA SPHERIQUE (Fig.90.A et 90.B).

La transition du stade unicellulaire de la spore à celui pluricellulaire de la morula sphérique, est marquée par une évolution qualitative et quantitative des constituants cellulaires, notamment la paroi, le plastidome et le compartiment vacuolaire ou vésiculaire.

La PAROI (Fig.90.B) : la stratification (cuticule, c_w ; couche moyenne, c_m et couche interne c_i) s'intensifie, en même temps que s'épaissit la cuticule. Le NOYAU (Fig.90.B : N) est relativement de grande taille (1 à 2 um) eu égard à la dimension des cellules. Chez les cellules initiales périphériques, il se localise dans la région basale. Les PLASTES (Fig.90.B : P ; 1,5 - 3 x 0,5 - 0,8 um), s'allongent. Ils s'appuient contre la face interne du plasmalemme, tout autour de la cellule (Fig.91.B). Les GRAINS DE FLORAMIDON (Fig.90.B : VA) sont abondants

et se groupent autour du noyau. Pour faciliter les comparaisons ultérieures entre les divers stades, nous avons cherché à préciser sur une coupe, le nombre moyen de ces granules par cellule : nous dénombrons en moyenne 8,28 granules de floramidon par cellule, soit 828 %.

Deux points méritent attention : (1) l'absence des vésicules VF et VPF si caractéristiques du stade spore et, (2) la similitude d'aspect des cellules, quelle que soit leur position dans la morula.

III.2.B.b - LA MORULA DISCOIDALE BOMBÉE.

La PAROI (Fig.92) présente une structure comparable à celle de la morula sphérique : cuticule externe (C_u), couche moyenne (C_m) dense et couche interne lâche (C_i) (Fig.92). Il n'est pas rare d'observer, à l'intérieur de la cuticule, la présence de corpuscules ovoïdes (b) dont la nature reste à préciser (Fig.93). La couche C_m se prolonge entre les cellules et constitue le "ciment intercellulaire" dont l'aspect varie d'une plantule à l'autre (Fig.94.A et 94.B).

Lors de la cytodivision, la cloison intercellulaire se forme par invagination (Fig.96 : inv) et extension des couches moyenne C_m et interne C_i (Fig.96 et 97).

Le NOYAU (1,5 - 2,5 µm) est toujours logé dans un diverticule du cytoplasme pariétal (Fig.94.A). Son contour est fréquemment souligné par les grains de floramidon. L'aspect de cet organite varie d'une plantule à l'autre. Ainsi, chez les plantules dont les cellules sont riches en grains de floramidon (Fig.98), il renferme un nucléole bien différencié, alors que chez les plantules qui en renferment peu, il montre une aire nucléolaire claire d'où rayonne les travées irrégulières de la chromatine condensée (Fig.94.A).

Les PLASTES généralement au nombre d'une demi-dizaine par cellule (Fig.91.B), s'agrandissent (1 - 9 x 0,8 - 1,5 µm), tout en conservant le même aspect ultrastructural (Fig.97) que ceux des morulas sphériques. Les MITOCHONDRIES

(0,4 - 0,7 x 0,3 - 0,4 μ m) de petite taille, sont présentes en petit nombre (Fig.99 : Mi). Elles s'associent fréquemment aux plastes (Fig.100).

Le rôle de l'APPAREIL DE GOLGI, dans l'édification de la paroi, est suggéré par la présence, à proximité du plasmalemma, de saccules golgiens hypertrophiés (Fig.100).

La VACUOLISATION qui touche les cellules les plus internes de la morula (Fig.102 : V), affecte peu celles de la périphérie (Fig.101). Elle s'intensifie en même temps que la taille de la plantule s'accroît. L'AMIDON FLORIDÉEN est la substance de réserve la plus remarquable à ce stade et la plus fréquente : nous comptons en moyenne sur une coupe et par cellule, 13 granules (1300 %). Certaines plantules l'accumulent en grande quantité (Fig.98, 99 et 101). Il se reconnaît au contour arrondi ou ellipsoïdal de ses granules dont le pourtour externe est dense et le centre clair.

On note la présence de GLOBULES OSMIOPHILES souvent de grande taille (Fig.91.A et 103 : Gl). Ils sont fréquemment, tout comme le noyau d'ailleurs, encadrés par les grains de floramidon et font sailli dans la cavité vacuolaire, bien que leur origine cytoplasmique ne fasse aucun doute, comme en témoigne, à leur périphérie, un fin liseré cytoplasmique qui les rattache au cytoplasme pariétal. Ces globules existent aussi bien dans les cellules initiales (F91.A) que dans les autres (Fig.102).

Il n'est pas rare d'observer la présence de CELLULES PILIFÈRES (Fig.104 et 105 : Cp) qui engendrent des trichocytes ou poils de plusieurs dizaines de microns de longueur (Fig.105 : Tr). L'aspect de la cellule pilifère est remarquable (Fig.105) : cytoplasme dense, noyau bien individualisé renfermant un nucléole dense. Une synapse logée au pôle distal (Fig.106 : Sy) assure la jonction avec la cellule-poil ou trichocyte. Le cytoplasme de la région synaptopariétale offre l'aspect de fer de lance et se strie délicatement dans le sens axial (Fig.106 : Cy). La vacuole très développée (Fig.107 : V), renferme de nombreux vestiges membranaires. La naissance de cette cellule s'accompagne d'une brèche pariétale qui

persiste à la base du poil, sous la forme d'une gaine (Fig.105) .

En conclusion, l'acquisition des morphologies sphérique et discoïdale bombée est marquée par des modifications cytologiques dont l'essentiel est résumé comme plus haut, pour comparaison ultérieure, dans le tableau ci-dessous :

ORGANITES	MORULA SPHERIQUE	MORULA DISCOIDALE BOMBEE
PAROI	3 strates	3 strates
NOYAU	sphérique 1-1,5 um	sphérique 1,5-2,5 um
PLASTES	5 à 10 /cell. ovoïdes à allongés 1,5-3x0,5-0,8 um	5 à 10 /cell. ovoïdes à allongés 1-9x0,8-1,5 um
GOLGI	(note 1)	présent
VESICULES VF	absentes	absentes
VESICULES VPF	absentes	absentes
FLORAMIDON	abondant 828 pour cent	très abondant 1300 pour cent
GLOBULES OSMIOPHILES	absents	présents

note 1: non descriptible sur nos clichés.



De ce tableau, on peut retenir les éléments majeurs suivants concernant le stade PLANTULE-I (1) absence des vésicules VF et VPF; (2) accroissement du nombre des granules de floramidon et des globules osmiophiles; (3) accroissement de la taille des plastes; (4) réduction du chondriome et des dictyosomes.

III.2.C - LE STADE PLANTULE-II (INDIVIDUALISATION DE LA FRONDE).

La fronde seule, à l'exclusion du disque de fixation, est envisagée ici. On a tenté de préciser sur une coupe longitudinale axiale de fronde - malgré l'absence fréquente des synapses - l'ordre hiérarchique des cellules (A.I, A.II ; SA.I, SA.II ; AX.I, AX.II ; ...) dont il sera question ci-dessous (Fig.108). Faute d'avoir réalisé des coupes ultrafines longitudinales parfaitement axiales, nous ne pourrions montrer ni analyser la cytomorphologie ultrastructurale de l'initiale apicale Ire.

La PAROI montre la même organisation qu'au stade plantule-I. Les strates moyenne c_m et interne c_i se prolongent entre les cellules et forment la paroi intra et interaxiale, qui abrite précisément les synapses primaires et secondaires. La structure de ces bouchons - les pits plugs ou pits connexion des anglosaxons - est du type ASPARAGOPSIS (FELDMANN et al. 1977) (Fig.109). Le bouchon proprement dit b , se strie finement dans les régions synaptocytosomiques constituant ce que l'on appelle le disque sidérophile ds . Il est recouvert, dans ces régions, par la membrane du bouchon mb , qui est elle-même revêtue par le plasmalemme ou membrane synaptocytosomique mb . Les flancs du bouchon sont limités par la membrane synaptopariétale ou plasmalemme ms .

Le NOYAU (Fig.110 : N) qui mesure entre 1,5 et 3 μm , se loge fréquemment dans la région proximale des cellules périphériques ou superficielles de la fronde. Son aspect (absence ou présence du nucléole, chromatine réticulée ou non), qui reste inchangée dans les cellules d'une même fronde, quelle que soit leur ordre hiérarchique (A.II, A.III, ... SA.II, ...), varie d'une plantule à l'autre. Lorsqu'on s'éloigne de l'apex en direction basipète, la présence de deux voire trois noyaux dans les cellules sous-corticales (SA.II, SA.II,...) et médullaires (AX.I, AX.II,...), est fréquente (Fig.111).

Les PLASTES (Fig.112 et 113 : P) offrent l'aspect d'éléments ovoïdes ou fusiformes (1 - 12 x 0,5 - 1,0 μm). Ils sont organisés de la même manière que ceux

des cellules du stade plantule-I. Le stroma est parcouru par moins d'une dizaine de thylacoïdes, qu'entoure un thylacoïde périphérique. Ils ont tous en commun d'être tapissés par de nombreux phycobilisomes (Fig.113 : Ph).

Les MITOCHONDRIES (Fig 109 et 114 : mi) sont de petite taille (1 x 0,2 um) et ne diffèrent pas fondamentalement de celles décrites précédemment. Les DICTYOSOMES, au nombre de 2 ou 3, sont peu actifs (sacculés non vésiculisés aux extrémités) (Fig.115 : G).

Les granules de FLORAMIDON préférentiellement localisés au voisinage du noyau, sont peu nombreux (Fig.110). Les GLOBULES OSMIOPHILES (Fig.108 et 116 : Gl) rappellent, par leur aspect et leur taille, (1 - 6 um), ceux qui sont décrits plus haut chez la morula discoïdale bombée (stade plantule-I) (Fig.103). Ils apparaissent isolément, plus rarement par deux dans la plupart des cellules (apicales A.II, A.III ...; sous-apicales SA.II, SA.III ... et axiales AX.II, AX.III, ...). Leur taille s'accroît généralement de l'extérieur (cortex) vers l'intérieur du thalle (medulla), où ils occupent, comme le montrent des mesures ponctuelles, plus de 20% de la surface, soit environ 10% du volume cellulaire.

Il n'est pas rare d'observer dans la région corticale de la fronde, des cellules frappées de sénescence (Fig.117 et 118 : Csn). Ces cellules montrent des altérations cytologiques importantes particulièrement au niveau des plastes qui prennent un aspect lobé et dont les thylacoïdes tracent des circonvolutions irrégulières, mais aussi au niveau de la paroi qui renferme des corps d'aspect bactérioides (Fig.119 et 120 : b) et dont la présence, si elle est bien confirmée, pourrait être une preuve de l'altération de son rôle de barrière.

Nous avons également observé la présence d'endophytes dans la région distale d'une fronde de plantule-II (Fig.121 et 122 : end). Ils s'isolent de la cellule-hôte par une membrane qui manifeste une activité exocyttaire intense (Fig.123 : EX).

Le cytoplasme offre tous les caractères d'une cellule métaboliquement active (Fig.124 et 125) : noyau volumineux renfermant de nombreux granules denses

accumulés à proximité de l'enveloppe, cavités dilatées du réticulum ergastoplasmique, mitochondries volumineuses et nombreux granules ribosomiaux. Ces cellules parasites offrent la particularité majeure d'être dépourvues de plastes, ce qui pourrait suggérer leur nature fongique.

Nous résumons à présent, les traits marquants de la cytologie de la fronde du stade plantule-II dans le tableau ci-dessous :

ORGANITES	
PAROI	trois strates
NOYAU	sphérique nucléole (+/-) 1,5 à 3 um cell. plurinucléées
PLASTES	1-12 * 0,5 -1 um 3 à 8 /cell.
MITOCHONDRIES	1 * 0,2 um environ 5 / cell.
GOLGI	présent
VESICULES VF	absentes
VESICULES VPF	absentes
FLORAMIDON	650 %
GLOBULES OSMIOPHILES	présents volumineux



Le stade plantule-II se caractérise donc par : (1) l'état plurinucléé des cellules sous-apicales et axiales; (2) la présence discrète du chondriome et de l'appareil de Golgi; (3) la présence remarquée de globules osmiophiles de grande

taille.

III.2.D - LE THALLE ADULTE.

L'analyse ultrastructurale qui suit porte exclusivement sur la partie érigée de la plante: la FRONDE. Son architecture ne diffère pas fondamentalement de celle décrite chez la plantule. C'est un cladomothalle constitué exclusivement de filaments axiaux nus, formés par la succession des cellules axiales (filament axial nu). Le filament, ou axe principal, porte des axes latéraux (secondaires, tertiaires, quaternaires,...) engendrés chacun par une initiale apicale secondaire, tertiaire,... La suite de ce travail a pour objet de rechercher, comme chez la fronde juvénile, les caractères ultrastructuraux spécifiques à chaque type de cellule (apicale, sous-apicale, axiale), ainsi qu'à son ordre hiérarchique au sein du cladomothalle.

LES CELLULES DE L'AXE PRIMAIRE (Fig.126).

La cellule apicale primaire (A.I) (Fig.126 et 127) renferme un cytoplasme dense parcouru par les travées du reticulum endoplasmique, qui se dilatent et donnent naissance, au voisinage de la paroi, à des vésicules d'exocytose (Fig.127 : flèche simple). La taille du NOYAU est remarquable (3,3 um de diamètre), comparée aux dimensions de la cellule. Le rapport nucléoplasmique, évalué à partir des surfaces, est relativement élevé (0,6). Le nucléoplasme renferme un nucléole sphérique. La chromatine condensée s'organise en plages irrégulières.

Les PLASTES, de forme allongée (Fig.127 : P), se disposent régulièrement autour du noyau dans le cytoplasme pariétal. Le stroma est parcouru, selon le grand axe de l'organite, par 2 à 6 thylacoïdes isolés enveloppés par un thylacoïde périphérique. On observe quelques rares images de bipartition (Fig.127 : flèche double).

Les MITOCHONDRIES (mi) se répartissent uniformément dans le cytoplasme.

Ce sont des organites ovoïdes dont la membrane interne se replie en nombreux tubules dilatés qui se disposent irrégulièrement dans le stroma.

Les DICTYOSOMES (d) sont constitués par un empilement de 4 à 6 saccules dont l'extrémité est vésiculée. Les saccules distaux sont fréquemment hypertrophiés. L'association des dictyosomes avec les mitochondries est fréquente (Fig.129). Les GRANULES FLORAMYLIFERES (A), toujours extraplastidiaux, sont peu abondants et paraissent sous la forme de plages subcirculaires claires, groupées à la base du noyau (Fig.127). Le CYTOPLASME PARIETAL, situé au pôle distal de la cellule, renferme quelques rares globules denses de grande taille, cernés par une plage claire (FIG.126, GL) et limités par une membrane. La description de la PAROI EXTERNE (Fig.126), dont la structure est similaire à celle des cellules apicales des microcladomes tertiaires et quaternaires (Fig.131 et 132), sera envisagée plus loin.

LA CELLULE SOUS-APICALE PRIMAIRE (Fig.126 et 127 : SA.I) présente un aspect structural comparable à celui de la cellule précédente. On note toutefois une distribution plus polarisée des granules amylières qui sont préférentiellement groupés au pôle proximal, sous le noyau. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'apex, les cellules axiales primaires (Fig.126 : AX.I) sont de plus en plus volumineuses, de plus en plus vacuolisées; elles deviennent finalement plurinucléées dans la région interne du thalle, où elles abritent une vacuole de grande taille (Fig.140). Ces cellules forment la medulla, avec les cellules proximales des axes secondaires, tertiaires et quaternaires (Fig.140 : Me). Leur cytoplasme renferme tous les organites décrits plus haut, mais ils sont plus épars que dans les cellules apicale et sous-apicale.

Les PLASTES ont des thylacoïdes encore bien structurés, quoique vésiculisés et des phycobilisomes bien individualisés (Fig.136 : Ph). Les MITOCHONDRIES sont nombreuses et leurs tubules dilatés (Fig.136 : mi). Les PROFILS RETICULAIRES supportent de nombreuses particules ribosomales (Fig.136 : ER). Les

DICTYOSOMES, aux saccules peu vésiculisés, sont faiblement actifs (Fig. 136 : d). Les NOYAUX ont une enveloppe festonnée et un nucléoplasme fibrillaire (Fig.137 : N). On observe dans quelques cellules, des GLOBULES OSMIOPHILES de grande taille (Fig.138 : i). Les PAROIS internes sont peu contrastées (Fig.135 : pa). La lamelle moyenne forme un liseré clair, irrégulier, qui s'élargit au niveau des méats (Fig.135 : me). Les synapses, qui sont également du type ASPARAGOPSIS (Fig.139) et qui furent décrites plus haut, ne seront plus analysées.

LES CELLULES DES AXES SECONDAIRES JEUNES.

Les cellules apicales (A.II) et sous-apicales (SA.II) des axes secondaires jeunes, c'est à dire les plus proches de l'axe primaire (Fig.130) offrent les mêmes particularités ultrastructurales que leurs homologues de l'axe primaire . Le CYTOPLASME est dense et peu vacuolisé. Le rapport nucléoplasmique est voisin de 0,5. Le NOYAU interphasique reste volumineux.(3 um). Les PLASTES peu différenciés, renferment 2 à 3 thylacoïdes. Les MITOCHONDRIES, semblables à celles des cellules axiales primaires, se localisent au voisinage des dictyosomes et des plastes. Les DICTYOSOMES se regroupent au pôle distal des cellules. Ils sont actifs comme le laisse supposer l'aspect vésiculisé des saccules qui s'empilent par 4 à 5. Les vésicules auxquelles ils donnent naissance confluent en plages claires. Le RETICULUM ENDOPLASMIQUE développe d'abondantes travées dilatées, qui donnent naissance à des vésicules d'exocytose (FIG.130, flèche double). Au fur et à mesure de leur éloignement de la région apicale active, les cellules axiales secondaires (Fig.126 : AX II) subissent les mêmes modifications structurales que les cellules axiales primaires, à savoir augmentation progressive de la taille et passage à l'état plurinucléé.

LES CELLULES DES AXES SECONDAIRES AGES, TERTIAIRES ET QUATERNAIRES.

Les cellules apicales tertiaires (A.III) et quaternaires (A.IV) que nous avons localisées topographiquement à partir de la position supposée des cellules

axiales d'ordre secondaire et tertiaire, constituent, avec les cellules apicales, des axes secondaires âgés, c'est à dire les plus éloignées de l'axe primaire, le cortex (Fig.132 : CX et S.CX). L'aspect structural de ces cellules périphériques de la fronde, introduit quelques nouveautés.

Le RAPPORT NUCLEOPLASMIQUE, qui est d'environ 0,5 dans l'apicale primaire et les apicales secondaires jeunes, passe ici à environ 0,2. Le CYTOPLASME est toujours dense et plurinucléé (Fig.132). Les PLASTES (Fig.131) sont différenciés et renferment 5 à 7 thylacoïdes. Les MITOCHONDRIES (Fig.131 : mi) sont fréquentes et restent localisées au voisinage des plastes. Les travées du RETICULUM parcourent le cytoplasme pariétal (Fig.130 : RE). Les VACUOLES (V) et les GRANULES FLORAMYLIFERES (A) se regroupent au pôle distal des cellules (Fig.131). La présence de résidus membranaires dans les vacuoles (Fig.131 : flèche double), suggère un processus d'autophagie. La PAROI externe est stratifiée (Fig.132) et comprend les couches classiques (cuticule c_u , couche moyenne fibreuse c_m , où les fibrilles s'orientent parallèlement à la surface et au contact du plasmalemme, une couche interne claire c_i) désormais connues.

Enfin, c'est au niveau de ces axes tertiaires et quaternaires qu'apparaissent les premières SYNAPSES SECONDAIRES (Fig.133 et 134 : sy.II). Ces jonctions entre cellules axiales voisines, se réalisent d'abord par la formation d'une cellule intermédiaire c_{it} , issue par mitose, d'une cellule donatrice c_d , puis par la fusion de la cellule intermédiaire avec la cellule réceptrice c_r .

L'aspect structural des cellules proximales (AX.II) (Fig.132 et 134) des axes tertiaires et quaternaires constituant le cortex interne (Fig.132 : S.CX) et des éléments périphériques de la médulla, est semblable à celui des cellules distales de ces axes (apicales tertiaires et quaternaires).

En conclusion, nous rassemblons, dans un tableau, les éléments les plus caractéristiques de la fronde du thalle adulte :

ORGANITES	CARACTERES
NOYAU	3 - 4 um cell. plurinucléées
PLASTES	1,5-6 * 0,5-1,0 um 5 - 10 /cell.
MITOCHONDRIES	0,5-1,5 * 0,3-0,5 um environ 10 /cell.
DICTYOSOMES	environ 4-5/cell. actifs
VESICULES VF	absentes
VESICULES VPF	absentes
FLORAMIDON	présent
GLOBULES OSMIOPHILES	présents



On retiendra comme faits majeurs de la cytologie ultrastructurale de la fronde du thalle adulte, les faits suivants : (1) les cellules apicales et sous-apicales ont toutes, quelle que soit leur position hiérarchique dans le cladomothalle, un cytoplasme dense, peu vacuolisé; (2) le rapport nucléoplasmique est plus élevé dans les cellules apicales et sous-apicales des jeunes axes secondaires (A.I et A.II), que dans les cellules équivalentes des axes secondaires agés (AX.II, AX.III, AX.IV); (3) la cytologie des cellules axiales est marquée par l'état plurinucléé et par la vacuolisation.

En conclusion générale à cette étude de cytomorphologie ultrastructurale, on peut dégager à présent les traits dominants qui marquent le passage d'un stade à l'autre, en comparant les différentes conclusions partielles énoncées plus haut. Nous en voyons quatre : (1) les vésicules VF et VPF caractérisent les stades

carposporocyste et spore (2) le plastidome atteint sa taille maximale et les granules floramylicifères sont les plus abondants au cours du stade plantule-I (morulas sphérique et discoïdale bombée; ; (3) les globules osmiophiles atteignent leur taille maximale au cours du stade plantule-II.

L'illustration graphique (Fig.156) de ces conclusions révèle trois discontinuités plus ou moins prononcées mais réelles : (1) première rupture : spore// stade plantule-I par la variation brusque du nombre des vésicules VF et VPF; (2) deuxième rupture : stade plantule-I (morula sphérique) // stade plantule-I (morula discoïdale bombée) par l'augmentation des granules amylicifères; (3) enfin troisième rupture : stade plantule-I (morula discoïdale bombée) // stade plantule-II, par variation brusque du nombre des globules osmiophiles. Quant au stade adulte, il prolonge le stade plantule-II.

CHAPITRE IV - DISCUSSION

Dans les pages qui précèdent nous avons tenté d'élucider, dans le contexte précis du thème cladomien, un des aspects de la morphogénèse du thalle de GRACILARIA : l'ontogénèse, et de montrer l'originalité des processus ontogéniques de cette algue, à savoir, (a) l'existence de plusieurs phases de développement conduisant du stade de la spore à celui du thalle adulte (Fig.141) : le stade plantule-I (morulas sphérique et discoïdale bombée), le stade plantule-II (disque de fixation et fronde juvénile érigée), le stade adulte, (b) la manifestation au cours de la morphogénèse de la plante juvénile, de ruptures ou discontinuités repérées grâce à la variation quantitative ou qualitative d'indices morphologiques (taille cellulaire, angle de microbifurcation, arbre de microramification, cytomorphologie), (c) la polarisation de la fronde.

Nous nous proposons désormais de compléter ou de développer l'essentiel des résultats et des conclusions des chapitres précédents, de les confronter aux données de la littérature existante afin d'en dégager les portées biologique, systématique et phylogénétique.

IV.1 - LES METHODES DE RECONSTRUCTION TRIDIMENSIONNELLES ASSISTEES PAR ORDINATEUR.

La reconstruction tridimensionnelle, à partir de dessins sur plaques de coupes semi-fines ou ultrafines sériées, d'organites cellulaires (STUBBLEFIELD et WRAY, 1971 ; FUGE, 1972 ; LEGRAND et PRENSIER, 1976 ; COUDERC et al., 1981 ; GIRAUD et ROLAND, 1981 ; MAUREL, 1981 ; UTSUMI, 1982), voire de cellules entières (PELLEGRINI, 1981 ; BOUTEILLE, 1984) n'est plus rare aujourd'hui. Des travaux

récents (COUDERC et al., 1981 ; JOHNSON et CAPOWSKI, 1983) ont cependant amélioré cette méthode d'analyse en faisant appel aux possibilités offertes par l'informatique (saisie automatisée des images de coupes, reconstitution graphique avec déplacement ou rotation dans l'espace, de l'objet). Moins usités, par contre, sont les travaux utilisant ces méthodes pour l'étude d'organismes pluricellulaires (JOHNSON et CAPOWSKI, 1983) .

Appliquer ces méthodes à l'étude de l'architecture du thalle massif de GRACILARIA, nous paraissait un excellent moyen. Les limites techniques auxquelles nous fûmes confronté (relevé manuel des points, mémoire à 16 bits) ne nous ont pas permis de développer la méthode comme nous l'espérions. L'image stéréoscopique obtenue, montrant une dizaine de cellules, rend néanmoins compte , bien que fragmentairement, de l'architecture du point végétatif de la fronde au voisinage de la cellule apicale.

De nouveaux moyens (saisie d'image automatisée, mémoire 32 bits) sont actuellement disponibles qui devraient permettre la poursuite de ce genre de travaux dans de meilleures conditions.

IV.2 - MORPHOGENESE DU STADE PLANTULE-I.

IV.2.A - FORMATION DE LA SPORE.

Les carposporocystes apparaissent isolément ou en chapelet à l'extrémité des rameaux gonimoblastiques dont la croissance d'aspect sympodiale s'éloigne de la croissance monopodiale observée dans la fronde. Cette différence de comportement entre le gonimoblaste et la fronde, pourrait, à première vue corroborer l'existence bien individualisée du carposporophyte (parasite) et aller ainsi à l'encontre de travaux récents qui reconsidèrent d'un point de vue populationnel, la validité de la notion de génération carposporophytique (DESTOMEE et al., 1987). Cette situation, de l'existence simultanée sur une même plante de deux modes de

croissance, n'est cependant pas exceptionnelle, en effet "certaines espèces, suivant leur état de développement et le niveau de la plante considérée, pourraient présenter à la fois, une croissance monopodiale et une croissance sympodiale" (L'HARDY-HALOS, loc. cit., 1964).

Ainsi la formation des organes reproducteurs ou des poils, peut provoquer un changement des modalités de croissance de l'appareil végétatif. Chez *PLEONOSPORIUM borneri* (L'HARDY-HALOS, 1964), la formation des péricentrales fertiles, arrête la croissance de l'axe primaire et provoque définitivement la formation de relais sympodiaux. La transformation en poils hyalins des cellules apicales de *CALLITHAMNION corymbosum* (L'HARDY-HALOS, 1964) provoque également la formation de relais sympodiaux. La présence sur une même plante des deux types de croissance (monopodiale et sympodiale) est également connue chez les phanérogames (DENFER et al. 1978) notamment chez le marronnier (GORENFLOT, 1986) (Fig.142 : relai sympodial : rs).

IV.2.B - PHASES INITIALES DU DEVELOPPEMENT DE LA SPORE.

Le développement des carpospores et des tétraspores de *GRACILARIA* est généralement du type "DUMONTIA" (CHEMIN, 1937) ou "DISCALIS MEDIATUS" d'INOH (1947) cité par BOILLOT (1961).

Les divisions successives de la spore, engendrent un massif pluricellulaire (OZA et KRISHNAMURTY, 1967) sphérique ou discoïdale, dont l'aspect rappelle le stade "morula du développement d'un oeuf d'oursin" (BOILLOT, loc.cit., 1961), et dont le développement est sous la dépendance des facteurs internes (les corrélations) et des facteurs externes (écophysiologiques).

L'expérience que nous avons menée pour préciser la dynamique de croissance des carpospores (Fig.16), rapporte une létalité importante (62%) et une activité mitotique faible, puisque seulement 25% de la population sporale s'est cloisonnée au moins une fois, après 91 heures, soit environ 4 jours de culture, alors que les premières divisions sont observées après 7 heures et pour d'autres

entre 15 minutes et 24 heures de culture (CHEN et REN, 1983). On en conclue, en accord avec la littérature (LEFEBVRE, 1985) que peu de spores sont viables. Cet état est de prime abord attribuable aux facteurs internes ou cytologiques (intégrité des organites au moment de la sporulation, importance des réserves, résistance mécanique de la paroi, degré de maturité de la spore). Concernant le degré de maturité, la récolte des spores par expression mécanique des cystocarpes, comme ce fût notre cas, n'est certainement pas favorable à la mise en culture de spores toutes mûres et doit être considéré comme un facteur aggravant de la létalité observée (LEFEBVRE, 1985).

Les facteurs du milieu et particulièrement l'éclairement dont les fortes intensités (JONES, 1959) compromettent le développement des spores, peuvent également être invoqués. Le rôle de la lumière (composition spectrale, photopériode) a été précisé en culture (LEFEBVRE, id.). Les bandes spectrales bleue et verte et à moindre degré la bande rouge, améliorent significativement la viabilité. A long terme par contre, ce sont les régions rouges du spectre qui sont les plus favorables à la croissance. Ces résultats sont corroborés par une expérience préliminaire non publiée que nous avons réalisée, et qui montre par l'image (Fig.143) l'efficacité à long terme ($T_0 + 3$ mois), du rouge clair (670 nm), par rapport au bleu (482 nm), au jaune (572nm) et au témoin. Les radiations verte et bleue favorisent également le développement des spores de *NACCARIA Wiggii* (CHEMIN, 1937). L'effet majeur observé dans toutes ces expériences est essentiellement photosynthétique. Par contre un effet phytochrome est démontré chez les aplanospores de *TRENTEPOHLIA* (CHOWDARY et JOSE, 1978) et chez les spores de *CHARA* (TAKATORI et IMAHORI, 1971) où la "germination" est stimulée par le rouge clair et retardée par le rouge sombre.

Un des traits marquants du développement initial des spores, confirmé par ailleurs (CHEN et REN, 1983 ; LEFEBVRE, 1985), est la constance de la taille, au cours des premières segmentations et ce n'est qu'à partir du stade 15 à 20 cellules que celle-ci est modifiée. Cette particularité du développement de la spore de *GRACILARIA* est connue également chez d'autres algues rouges, notamment les

CHAMFIACEES (BOILLOT, 1961) et les CORALLINACEES (CABIOCH, 1972). Elle mériterait d'être étudiée de manière approfondie, en raison du problème sous-jacent de la relation taille \Leftrightarrow division cellulaire.

Il semblerait, mais cela demande à être vérifié, que la variation de taille des cellules se produise en relation avec le changement de morphologie de la morula (étalement en disque, surélévation en dôme). Si tel est bien le cas, on serait tenté de rapprocher cette situation de celle décrite chez les champignons du genre CANDIDA sp. (DUJARDIN, 1982) dont le thalle peut exister soit sous la forme levure, soit sous celle d'un pseudomycelium. La transformation d'une forme dans l'autre, est décrite à l'aide de la théorie des catastrophes et comparée à la machine de ZEMAN où le passage d'une position d'équilibre instable à une position stable, s'opère par un changement brusque. Seule une approche expérimentale permettra de dire, si tel est bien le cas, chez les spores de GRACILARIA, et d'apporter alors un début d'explication au passage d'un stade morphologique à l'autre.

L'évolution de la forme de la morula est, au même titre que la viabilité, tributaire des facteurs cytologiques (internes) et des facteurs écophysologiques, notamment les conditions de sédimentation. C'est aux facteurs cytologiques tout d'abord, qu'il faut rapporter, comme nous l'indiquions plus haut, les diverses modalités de germination, qui conduisent chez moins de 10% de la population sporale, à des morulas oblongues, gemminées ou difformes et pourvues d'expansions rhizoïdales (Fig.18, 19 et 20). Le pourcentage de morulas tératologiques varie entre 10 et 20 % (CHEN et REN, 1983). Les spores qui, avant de se diviser bourgeonnent en une vésicule protoplasmique, rappellent par leur comportement la "germination" du type "GELIDIALIS DISCALIS". Les spores allongées qui se divisent transversalement à la plus grande longueur, évoquent les "germinations" du type "ERECTUS" et les "germinations" zonées des LOMENTARIEES (BOILLOT, 1964). L'interprétation de ces faits reste difficile. Nous pensons cependant que les spores dont le développement s'écarte à première vue de la norme moyenne de développement suivie par la population sporale (développement en une masse

sphérique), en engendrant des masses cellulaires allongées apportent tout simplement la preuve d'une embryologie fondamentalement linéaire. Cette "linéarité" du développement qui s'observe d'ailleurs de bonne heure (présences de microrameaux), même chez les morulas sphériques, dont l'accroissement diamétral est pourtant sensiblement isotrope (FIG.90.A) pose évidemment le problème de la notion de "morula" et de son utilisation dans le contexte de l'embryologie végétale. La morula au sens strict décrit un stade de l'embryogenèse animale où l'embryon est constitué par une sphérule pluricellulaire pleine, dont l'accroissement isodiamétrique est assuré par la division uniforme des blastomères. La segmentation se poursuit et aboutit à une sphérule creuse bipolarisée: c'est le stade blastula. En toute rigueur, l'emploi du vocable morula dans un contexte végétal devrait être proscrit, ou pour le moins strictement restreint au stade où les cellules de la sphérule pluricellulaire se divisent encore uniformément dans toutes les directions de l'espace. Cette situation lors de la germination de la carpospore ne persiste cependant guère dès lors que la "plantule moruloïde" a franchi le cap d'une dizaine de cellules.

La coalescence primaire décrite plus haut est attribuable, à notre avis, au comportement atypique de certaines spores; elle ne devrait cependant pas être confondue avec la coalescence secondaire qui est généralement celle que rapporte la littérature chez GRACILARIA (JONES, 1956, CHEN et REN 1983, LEFEBVRE, 1985), mais également chez d'autres GIGARTINALES notamment chez CHONDRUS crispus (TVETER et MATHIESON, 1976) et chez GIGARTINA stellata (RUENESS, 1978 ; DION, 1979) et qui résulte de l'adhésion seconde entre spores ou morulas contiguës et d'âge varié. cette coalescence s'accompagne souvent de la formation de jonctions secondaires (TVETER et MATHIESON, id.), comme nous en avons observées nous-même (Fig.144.A : flèche).

L'évolution de la forme de la spore, au cours de la phase initiale du développement, dépend étroitement des conditions de sédimentation. Parmi les facteurs responsables de la sédimentation, sont à considérer le volume et la densité (OKUDA et NEUSHUL, 1981), les conditions d'émission des spores - isolées ou

en masse - et l'hydrodynamisme, la lumière (rythme nyctypériodique, composition spectrale) a été montré (LEFEBVRE, 1985). Ainsi, le taux de sédimentation est supérieur à la lumière et sous des longueurs d'onde situées dans le bleu. Chez GRACILARIA, le taux de sédimentation, 24 heures après l'émission, est constant et voisin de 37% ; après 8 jours, où le taux est proche de 100%, subsiste des spores flottantes (LEFEBVRE, ib.) dont la littérature ne précise pas si elles sont à l'origine des thalles flottants (SIMONETTE et al., 1970 ; TRONO et AZANZA-CORRALES (1981).

L'aptitude de la spore à adhérer au substrat dépend également du temps de sédimentation : très active au cours des 24 premières heures, elle persiste néanmoins quelques jours (LEFEBVRE, ib.). C'est précisément selon que la spore est libre ou fixée qu'elle se développera en une morula sphérique ou discoïdale. Cela confirme donc l'action "modulante" du substrat sur la forme de la morula comme cela est connu chez PEYSONNELIA squamosa (BRESSAN et COMELLI, 1977), où la germination des spores est du type "NACCARIA" ou "DUMONTIA" selon qu'elles sont épiphytes ou épilithes. Chez GIGARTINA exasperata, la densité des populations agit sur le développement en disque ou en filament des spores. Les auteurs interprètent cet effet comme une adaptation trophique mais aussi comme une adaptation au broutage des herbivores (SYLVERTER et WAALAND, 1984).

IV.2.C - SIGNIFICATION MORPHOGENETIQUE DES PHASES SPHERIQUE ET DISCOIDALE BOMBÉE DU STADE PLANTULE-1.

La construction des morulas sphérique et discoïdale bombée, s'opère par l'emboîtement répété dans toutes les directions de l'espace, d'un motif architectural : le RAMEAU PSEUDODICHOTOME. Chez la morula sphérique la croissance est sensiblement isotrope ; chez la morula discoïdale elle est anisotrope. Cette anisotropie de croissance conduit à la formation d'une strate hypobasale géotrope (Fig.27 : Hy), surmontée par un massif épigé rayonnant nommé STRATE EPIBASALE ou PERITHALLE (Fig.27 : Pe). Nous analyserons successivement, d'une part la

signification morphogénétique, d'autre part la valeur taxonomique et phylogénétique (1) de la bifurcation pseudodichotome, (2) des strates hypobasale (HYPOTHALLE) et épibasale (PERITHALLE). Notre argumentation s'appuiera essentiellement sur la méthode de l'anatomie comparée.

IV.2.C.a - La microramification pseudodichotome. Elle est omniprésente chez les algues, quelle que soit leur appartenance systématique. Elle résulte du mode de découpage des initiales apicales et latérales, plus rarement des initiales intercalaires. Elle apparaît chez la plupart des thalles, quelle que soit leur niveau d'organisation (nématothalle, cladomothalle). Chez les cladomothalles, elle se manifeste tant au niveau des axes qu'à celui des rameaux pleuridiens (CABIOCH, 1972). On pourrait dire de ce motif architectural, ce que HALLE (1979) écrit des architectûres arborescentes qui: "manifestent une remarquable indépendance vis à vis de la dimension des plantes, vis à vis de leur écologie et vis à vis de la génétique, puisqu'une architectûre peut apparaître dans des groupes végétaux aussi peu apparentés que peuvent l'être par exemple un pin et un chêne ou un muscadier et un if". Concernant la pseudodichotomie, nous avons montré qu'elle apparaissait plus fréquemment chez les formes massives que filamenteuses (Tab.14). Chez les CORALLINACEES, elle caractérise également les formes les plus complexes (CABIOCH, 1972).

Il existe plusieurs degrés de pseudodichotomie, allant de dichotomie presque parfaite à la pseudodichotomie faussement latérale (L'HARDY-HALOS et al., 1984) selon que les angles d'obliquité α ou β des deux segmentations plagioclines successives des cellules apicale et sous-apicale sont plus ou moins fermés.

L'importance des angles de ramification pour la compréhension des processus morphogénétiques des systèmes ramifiés a été montrée récemment à l'aide du RELATEUR ARITHMETIQUE (FERRE et LE GUYADER, 1984) qui écrivent: "La morphogenèse végétale est le siège de nombreuses bifurcations. Celles-ci donnent naissance à des angles particuliers (41°, 53° ...) qui peuvent être mesurés au niveau du thalle des végétaux inférieurs et de la nervation foliaire des végétaux supérieurs. Une interprétation est recherchée: ces angles caractérisant le

fonctionnement d'un champ morphogénétique ... L'outil mathématique conçu, le "Relateur Arithmétique", alliant la géométrie et l'arithmétique, interprète un système comme le résultat de l'interaction entre une structure interne cyclique et un environnement auquel elle est adaptée." Cela nous a incité à rechercher la valeur des angles α et β de la bifurcation pseudodichotome chez GRACILARIA d'abord, mais également chez d'autres algues dont l'architecture microraméale est comparable. Les résultats montrent que les angles de cloisonnement dans la fronde de GRACILARIA diffèrent significativement de ceux du disque de fixation, confirmant ainsi les différences qui se manifestent dans l'analyse de la taille et de l'arbre de microramification. L'existence de deux morphogénèses distinctes : celle du disque et celle de la fronde est donc confirmée.

La similitude, des valeurs angulaires (au seuil de 5%) mesurées respectivement dans la fronde de GRACILARIA et dans le disque des PEYSONNELIACEES est pour le moins surprenante, surtout, dans la mesure où l'on pouvait s'attendre à une homologie de comportement entre des formes encroûtantes, même si elles appartenaient à des genres, voire à des ordres différents (Tab.11 à 13) . Deux raisons explicatives pourraient être invoquées: (1) l'angle de bifurcation n'est pas un bon critère intergénérique pour différencier la morphogénèse des formes encroûtantes de celle des formes dressées; (2) le thalle encroûtant des PEYSONNELIACEES, loin d'être une structure simple, est au contraire à rapprocher de l'organisation plus évoluée des formes cladomiennes (CABIOCH, 1972 ; CHADEFAUD, 1968 ; DENIZOT, 1968), mais sans que leur nature exacte soit clairement reconnue (L'HARDY-HALOS, 1984). La similitude des valeurs mesurées dans le disque de GRACILARIA et dans la fronde dressée des GIGARTINALES non moins étonnante que la précédente, trouverait une explication dans la première des raisons évoquées ci-dessus.

Les valeurs angulaires relevées au cours de nos mesures (arc cos 3/4 ; arc cos 3/5 ; arc cos 1/2 et arc cos 1/3) s'accordent avec celles calculées par LE FERRE et LE GUYADER (1984) à l'aide du RELATEUR ARITHMETIQUE et qui "allow maximum stability of the compatibilities of the underlying structures..." (sont en accord

avec une stabilité maximale des structures internes sous-jacentes...). Les valeurs particulières $\arccos 3/4$ et $\arccos 1/2$, existent respectivement la première chez RUBUS sp. et TILIA sylvestris et la seconde chez CORYLUS avellana. La valeur $\arccos 3/5$ est fréquente chez les ombellifères. L'angle $\arccos 2/3$ qui n'a pas été relevé lors de nos mesures, apparaît par contre chez SPHACELARIA cirrosa (DUCREUX, 1977).

La valeur de l'angle de microramification peut ne pas être fixée, mais dépendre pour une part des conditions écophysiologicals, ainsi chez ACROCHAETIUM sp. elle varie en fonction de l'intensité lumineuse (LARPENT-GOURGAUD et LARPENT, 1973).

Le problème plus général du cloisonnement oblique, qui est déjà posé dans le cadre de la ramification pseudodichotomique, sera discuté plus loin dans le contexte de la morphogenèse de la fronde.

IV.2.C.b - Signification morphogénétique des morphologies sphérique et discoïdale bombée (stade plantule-I) et de la base discoïdale des stades plantule-II et thalle adulte dans le contexte des "thèmes morphologiques des algues" (CHADEFAUD, loc.cit., 1968) ; Propriétés morphogénétiques comparées aux autres RHODOPHYCEES ; Rôle biologique.

IV.2.C.b.1 - Les morulas sphérique et discoïdale .

Les morulas sphérique et discoïdale bombée des stades plantules-I et II, ainsi que le disque de fixation du stade adulte, constituent, par leur vocation à engendrer la (ou les) frondes dressées (le cladomothalle), un PROTONEMA (CHADEFAUD, 1960). Considérées au stade, où elles sont encore dépourvues de frondes, elles illustrent le "thème incrustant" (CHADEFAUD, 1968) ou les "encrusting thalli" (DIXON, 1966) qui rassemblent en fait des thalles à structure anatomique simple ou complexe. Les formes simples, qui évoquent le "thème nématothallien", sont constituées par des filaments rampants portant des filaments dressés. Les formes plus complexes qui évoquent au contraire le "thème cladomien",

présentent un ou plusieurs axes à croissance non limitée, supportant des filaments à croissance limitée (DENIZOT, 1968).

Les exemples de RHODOPHYCEES où le cladomothalle s'insère sur une base nématothallienne sont très nombreux : BATRACHOSPERMUM dont le cladomothalle s'insère sur un nématothalle diploïde (phase CHANTRANSIA) offre un bon exemple. Les variations morphologiques du nématothalle, par réduction et coalescence des files rampantes et dressées sont également bien connues (CHAEFAUD, 1968 ; L'HARDY-HALOS, 1984). Ces formes coalescentes et incrustantes sont les plus fréquentes chez les CRYPTONEMIALES et chez les GIGARTINALES (DIXON, 1966), c'est à dire chez les thalles généralement massifs offrant couramment l'aspect de coussinet ou de disque bombé.

Les morulas sphérique et discoïdale bombée se rapportent précisément à ce type de thalle : ce sont des "protonémas hétérotriches coalescents" (DION, 1978) ou des nématothalles coalescents. Elles sont anatomiquement comparables aux systèmes rampants des GIGARTINA et des PETROCELIS (DION, 1978), qui présentent généralement une strate hypothallienne à croissance marginale dont les files cellulaires coalescentes croissent dans le plan de base, et d'une strate périthallienne où les files cellulaires érigées s'accroissent en éventail, quelques synapses secondaires liant les files les unes aux autres.

La comparaison peut être étendue aux thalles incrustants des MELOBESIEES (DENIZOT, 1968) et des CORALLINACEES (CABIOCH, 1972). Leur structure est toutefois plus simple que celles des CORALLINACEES à structure lithamnioïde, qui en plus d'un EPITHALLE (constitué par les cellules tectales) possèdent un hypothalle pluristratifié (Fig.159) (CABIOCH, 1972). Le terme de PARACLADOME (CABIOCH, 1972), proposé par CHAEFAUD (1968) pour désigner les thalles incrustants (ex. PEYSONNELIA), constitué par une nappe basale de filaments rampants portant des "sortes de pleuridies" dressées est repris par CABIOCH (1972) et appliqué aux CORALLINACEES encroûtantes moyennement évoluées (ex. MELOBESIA, DERMATOLITHON, PSEUDOLITHOPHYLLUM,...) dont l'hypothalle, assimilé à un cladome multiaxial, engendre par ramification sous-apicale un cortex pleuridien, le périthalle. Les

CORALLINACEES les plus évoluées (ex. CORALLINA, NEOGONIOLITHON,...) dont la partie dressée apparaît grâce à un méristème périthallien pluricellulaire (CABIOCH, 1972) d'abord intercallaire puis terminal, sont considérés par l'auteur comme des cladomes vrais. La structure de ces CORALLINACEES que l'auteur rapproche d'ailleurs de celle des GIGARTINALES POLYIDES et FURCELLARIAEST présente pourtant des similitudes structurales avec GIGARTINA dont la fronde naît aussi des files périthalliennes du disque de fixation. On peut se demander alors s'il ne conviendrait pas de considérer ces thalles de CORALLINACEES comme des PARACLADOMES.

IV.2.C.b.2 - Propriétés morphogénétiques comparées du stade plantule-I et de la base discoïde du stade plantule-II.

Nous discuterons principalement ici de la morula discoïdale bombée et du disque basal de fixation de la fronde dressée. Nous avons montré plus haut que le protonéma s'accroissait diamétralement grâce aux segmentations périclines et anticlines obliques, des cellules marginales du disque, et en épaisseur, grâce aux cellules distales dressées. Le rôle du support (Fig.27 à 29) dans la croissance est déterminant, comme l'attestent les cultures de spores sur toile à bluter, qui révèlent, en quelque sorte, les potentialités morphogénétiques de ce système, mais aussi les plantules se développant en épiphyte. Cette faculté d'extension, assure à la fois l'adhésion ferme au substrat et la colonisation efficace du milieu; elle assure aussi la pérennité de cette structure. Des travaux en cours (DESTOMBE, 1987) tentent de préciser les conditions de cette pérennité (bouturage, régénération marginale...). Chez PETROCELIS middendorffii, la longévité est estimée à 80 ans (PAINE et al., 1979).

La formation et le développement à partir de l'hypothalle de rameaux géotropes est peu fréquente chez GRACILARIA. Lorsqu'elle se manifeste, elle paraît liée à la recherche par les files cellulaires, d'un contact avec le substrat : c'est le cas chez les morulas cultivées en masse (Fig.27). Chez des plantules de LOMENTARIA articulata (Fig.145) vivant en épiphyte, l'hypothalle de la région centrale du disque émet des files cellulaires d'abord dirigées perpendiculairement

puis parallèlement au support (KLING, 1972). Chez GIGARTINA, l'hypothalle émet des rhizoïdes qui produisent de nouvelles nappes hypothalliennes qui s'installent entre le substrat et l'hypothalle (DION, 1979), donnant ainsi naissance à un disque pluristratifié. Le même phénomène se manifeste chez CHONDRUS crispus (PRINCE et KINGSBURY, 1973) et chez GYMNOGONGRUS (ARDRE, 1978 ; DE CEW et WEST, 1981).

Il ne paraît pas exister de divisions intercalaires chez le disque de GRACILARIA comme c'est le cas chez les CORALLINACEES simples (ex. MELOBESIA) (CABIOCH, 1972). Chez les CORALLINACEES plus évoluées (ex. CORALLINA) ce méristème intercalaire disparaît également (CABIOCH, 1972). Cette absence de divisions intercalaires dans le protonéma de GRACILARIA pourrait être interprétée dans le contexte rhodophycéen, comme un signe d'évolution.

IV.2.C.b.3 - Rôle biologique du disque de fixation.

Le rôle biologique de la phase protonémienne, ne saurait être envisagé sans que ne soit prise en compte sa place dans le cycle de reproduction de l'algue. Chez les RHODOPHYCEES dont le cycle est à alternance de génération hétéromorphe, le protonéma constitue fréquemment la phase tétrasporophytique microthallienne, comme l'atteste le résumé synoptique ci-après, plus rarement la phase gamétophytique mâle ou femelle (ex. PALMARIA palmata (VAN DER MEER et TODD, 1980).

MACROTHALLE	MICROTHALLE	ORDRE	AUTEUR(S) et DATE
ACROSYMPHYTON purpureum (G)	HYMENECLONIUM serpens (T)	CRYTONEMIALES	CORTEL-BREEMAN (1975)
AHNFELTIA plicata	PORPHYRODISCUS simulans (T)	GIGARTINALES	CHEN (1977)
ASPARAGOPSIS armata (G)	FALKENBERGIA rufolanosa (T)	BONNEMAIISONIALE	FELDMANN et FELDMANN (1942)
BONNEMAIISONIA asparagoides (G)	HYMENECLONIUM (T)	BONNEMAIISONIALE	FELDMANN et MAZOYER (1937)
BONNEMAIISONIA hamifera (G)	TRAILLIELA intricata (T)	BONNEMAIISONIALE	FELDMANN et FELDMANN (1942)
CALOSIPHONIA vermicularis (G)	HAEMATOCELIS-PHASE (T)	GIGARTINALES	MAYHOUB (1975)

DILSEA (G)	HYMENECLONIUM-PHASE (T)	BONNEMAISSONIALE	CHIHARA (1962)
GIGARTINA stellata (G)	PETROCELIS (T)	GIGARTINALES	WEST (1972)
GLOIOSIPHONIA capillaris (G)	CRUORIOPSIS hauckii (T)	CRYPTONEMIALES	EDELSTEIN et MCLACHLAN (1970)
HALARACHNION ligulatum (G)	CRUORIA-PHASE (T)	GIGARTINALES	BOILLOT (1965)
LIAGORA tetrasporifera (G)	ACROCHAETIUM-PHASE (T)	NEMALIONALES	COUTE (1971)
NEUROCAULON grandifolium (G)	CRUORIA-PHASE (T)	GIGARTINALES	CODOMIER (1969)
PALMARIA palmata (G,T)	Gamétophyte femelle	RHODYMENIALES	VAN DER MEER et TODD (1980)
PORPHYRA umbilicalis (G)	CONCHOCELIS rosea (T)	BANGIALES	DREW (1949)
PSEUDOGLOIOPHLOEA confusa (G)	ACROCHAETIUM-PHASE (T)	NEMALIONALES	RAMUS (1969)
SCHIZIMENIA dubyi (G)	HAEMATOCELIS rubens (T)	GIGARTINALES	LOBBAN et WYNNE (1981)
SCINAIA forcillata (G)	ACROCHAETIUM-PHASE (T)	NEMALIONALES	BOILLOT (1968, 1969, 1972)
TURNERELLA pennyi (G)	CRUORIA rosea (T)	GIGARTINALES	SOUTH et al. (1972)

G = GAMETOPHYTE

T = TETRASPOROPHYTE



Un thalle prostré encroûtant peut donc représenter à lui seul soit une génération complète (ex. tétrasporphyte) soit un stade ontogénétique d'une forme macrothallienne. Chez les RHODOPHYCEES à générations isomorphes, la fonction reproductrice est dévolue à la fronde, le disque n'assurant plus qu'une fonction végétative d'ancrage et d'initiation de la fronde. Le protonéma de GRACILARIA fait partie de cette catégorie que l'on peut considérer comme évoluée, dans la mesure où les RHODOPHYCEES isomorphes sont bien issues de RHODOPHYCEES ancestrales protonémiennes (DION, 1979).

Chez GIGARTINA, l'initiation de la fronde s'opère "par accélération de la croissance apicale de jeunes filaments périthalliens situés à proximité de la marge" (DION, ib.), liée aux nombreux cloisonnements obliques des cellules apicales et à la médullarisation des cellules sous-jacentes. Le passage du protonéma à la

fronde adulte s'opère donc sans discontinuité brutale. Où s'arrête le nématothalle, où commence le cladomothalle ? Cette structure particulière où les filaments "émergent du nématothalle en conservant les mêmes modalités de croissance et de ramification.." et qui "... seraient donc en réalité des filaments nématothalliens privilégiés ... dépourvus de pleuridies" (L'HARDY-HALOS, 1984) est appelée PARACLADOME (L'HARDY-HALOS, ib.). Il n'est pas exclu que ce type de structure soit plus largement répandu chez les RHODOPHYCEES qu'il n'y paraît, cela reste à vérifier.

L'initiation et l'édification de la fronde de GRACILARIA, aux dépens du disque de fixation, est sans commune mesure avec celle de GIGARTINA, puisque chez GRACILARIA, une seule cellule construit l'axe de cladome primaire et selon des règles très différents de celles qui régissent l'édification des files axiales du protonéma, à savoir construction d'un monopode et hélicométrie tristique.

Il y a donc bien rupture d'organisation entre le disque protonémien et la fronde cladomothallienne. Bien que nous n'ayions pas localisé le moment précis de l'individualisation de cette cellule particulière, ni non plus suivi son devenir de manière précise, des images de coupe longitudinale de jeunes ébauches de frondes, sur des morulas discoïdales bombées ou sur des disques déjà surmontés par une fronde, suggèrent l'installation d'une préséance qui au sein d'une bifurcation pseudodichotome naissante, privilégie la mèresse sur le segment apical (cellule a) et l'auxèse sur le segment sous-apical (cellule b) (Fig. 32 et 33). La segmentation en direction de la cellule a est active, alors qu'en direction de la cellule b, prédomine la vacuolisation et l'augmentation de taille.

GRACILARIA offre donc l'exemple d'un METACLADOME ou CLADOMOTHALLE NU, qui s'inscrit, mais en le simplifiant -absence de pleuridies-, dans le schéma cladomien ; ce serait un signe d'évolution. GIGARTINA, au contraire, réalise une structure, qui se rattache à un schéma parallèle au schéma cladomien : le PARACLADOME.

D'autres algues à thalle massif pourraient, comme nous le suggérons déjà plus haut, se rattacher à ces structures PARACLADOMIENNES ou METACLADOMIENNES. C'est le cas, pensons-nous de LOMENTARIA articulata, une RHODYMENIALE multiaxiale

(Fig.146) dont nous interprétions peut-être à tort (KLING, 1972), les files corticales comme des pleuridies.

Chez *FURCELLARIA fastigiata* (= *F.lumbricalis*) (Fig.147.A), une algue massive à structure multiaxiale, les filaments axiaux médullaires (FA) engendrent des filaments transversaux (FT), dont la cellule basale ou coxale initie elle-même des filaments plagiotropes ou transversaux secondaires (FP) dirigés en direction diamétralement opposée par rapport à celle des filaments transversaux. Ces filaments (FP) absents chez *POLYIDES* (HARFAUT, 1972), ont un développement d'autant plus important que les files axiales (FA) sont plus près du centre de la fronde et occupent une position qui est souvent tenue chez les *CERAMIALES* par des cladomes appelés *CLADOMES-FILS* ou *CLADOMES SECONDAIRES* (CHADEFAUD, 1968 ; L'HARDY-HALOS, 1966a). Ils sont néanmoins considérés, avec les filaments transversaux primaires (FT), comme des formations pleuridiennes (HARFAUT, 1972). Des expériences chirurgicales, réalisées par l'auteur, montrent néanmoins que la situation réelle est plus complexe puisque chez une la fronde sectionnée transversalement, les filaments transversaux assurent d'abord la cicatrisation et collaborent ensuite, avec les filaments axiaux (FA), à la régénération d'une nouvelle fronde (HARFAUT, ib.) qui s'ébauche toujours au centre de la surface de coupe. Par contre les cellules corticales externes et internes assurent exclusivement la cicatrisation des bords de la coupe. Aussi ne trancherons-nous pas sur la nature exacte de cette structure, chez laquelle seront à préciser entre autres les potentialités exactes des files épicoxales ou filaments plagiotropes (FP).

IV.2.D - MORPHOGENESE DE LA FRONDE ET POTENTIALITES MORPHOGENETIQUES.

IV.2.D.a - Morphogenèse de la fronde.

L'originalité de la morphogenèse de la fronde, comparée à celle d'autres *GIGARTINALES*, de même que sa signification phylogénétique, a été discutée plus

haut. Nous voudrions à présent insister sur un aspect déjà évoqué au cours de cette discussion, c'est le problème du cloisonnement oblique. En effet, la question posée plus haut de la signification du cloisonnement oblique comme mode privilégié de segmentation des cellules apicales des RHODOPHYCEES et plus particulièrement de la cellule apicale primaire dans le thalle de GRACILARIA, si elle trouve un élément de réponse très général avec le RELATEUR ARITHMETIQUE, dans le sens qu'elle est l'expression d'une interaction entre "une structure interne cyclique et un environnement auquel elle est adaptée " (FERRE et LE GUYADER, 1984), attend d'autres développements.

Le cloisonnement oblique des cellules apicales (apicale primaire initiatrice et apicales secondaires édificatrices) n'est pas une division ordinaire. En effet, lorsqu'une cellule apicale se divise transversalement, elle assure une simple fonction de croissance, tandis qu'en se divisant obliquement par rapport à la direction de croissance, elle réalise un mode de croissance particulier, qui est la ramification. Si la partition de la cellule-mère engendre deux cellules de même dimensions, aux propriétés morphogénétiques semblables, la ramification sera dite DICHOTOME, si le partage est subégal on dira que la dichotomie est inégale : c'est une PSEUDODICHOTOMIE. Mais on peut tout aussi bien dire que le cloisonnement oblique dérive, par relèvement unilatéral droit ou gauche du plan de clivage, d'un cloisonnement transversal (L'HARDY-HALOS, 1984). Considérer la segmentation oblique comme condition initiale ou dérivée, laisse entier le problème du pourquoi de ce mode de division. Sans prétendre vouloir le résoudre, on peut chercher des explications.

Une première explication pourrait être dans une argumentation qui s'appuie sur la tectonique. Un corps solide soumis à des forces anisotropiques de compression ou de tension, présente un plan libre de toute forces de cisaillement, qui est perpendiculaire à la direction de ces forces (LINTILHAC, 1974). Dans le cas d'une cellule soumise, aux mêmes contraintes ou stress, c'est dans ce plan que se réalisera, de façon privilégiée, le cloisonnement cellulaire. Si les forces de contrainte sont maintenues, les divisions successives des cellules se réaliseront

parallèlement entre elles et perpendiculairement aux forces de stress, en même temps qu'apparaîtra une courbure dans l'ensemble des cellules emboîtées. La courbure, en s'accroissant, fera apparaître progressivement au niveau de la cellule en position apicale une force de contrainte dont la direction ne sera plus tangente (péricline) mais perpendiculaire (anticline) à la surface de courbure. Le plan libre de tout cisaillement occupera alors une position transversale (LINTHILAC, ib.). Supposons à présent que cette cellule apicale (Fig.148.A : ca) est soumise à la fois au stress radial et à un stress issu latéralement d'une cellule contiguë hypertrophiée et vacuolisée (ch), on peut alors construire en divers points de la cellule apicale le parallélogramme des forces et rechercher les forces résultantes (F.148.B). Nous le faisons, en attribuant aux forces anticline (FA) et péricline (FP) des valeurs purement théoriques, la primauté de FA sur FP (soit $FA > FP$), étant supposée et admise pour l'exercice. Nous traçons en quelques points d'application (δ au total) uniformément réparti dans la cellule (ca), d'abord, les vecteurs des forces résultantes (FRA) et (FRP) de (FA) et (FP), puis le vecteur de la force générale résultante (FR) des vecteurs forces (FRA) et (FRP) et enfin le plan libre de cisaillement (PLC) perpendiculaire à la direction du vecteur (FR). On observe alors (Fig.148.B), au fur et à mesure de l'éloignement de la cellule hypertrophiée, l'inclinaison progressive de ces plans qui matérialisent, en quelque sorte, si on les relie entre eux, la future cloison de la cellule.

L'apparition d'une dissymétrie, au sein des cellules corticales d'une morula sphérique ou discoïdale bombée, pourrait donc engendrer des forces qui favoriseraient de manière seconde, le cloisonnement oblique. L'explication loin d'être définitive, on s'en doute, offre néanmoins un élément d'approche du problème.

D'autres explications sont proposées. Certaines s'appuient sur la thermodynamique des états de surface et considèrent, qu'en l'absence de forces anisotropiques, une paroi intracellulaire apparaît toujours dans le plan de l'aire minimale, qui correspond à la surface où l'énergie libre est minimale (ERRERA (1886). Chez les gamétophytes filamenteux des fougères, l'aire minimale est

fonction du rapport longueur/largeur (L/W) de la cellule apicale du filament (COOKE et PAOLILLO, 1980). Si L/W est supérieur à 1, l'aire minimale occupe le plan transversal de la cellule, considérée comme un cylindre surmonté d'une sphère. Si L/W est inférieur à 0,7, cette aire occupe le plan longitudinal. Les auteurs montrent expérimentalement l'influence du facteur L/W sur le cloisonnement futur (transverse ou longitudinal) de la cellule apicale et privilégient le rôle du génome comme cause première, non pas dans la photoinduction des mARNs, mais dans le contrôle des dimensions cellulaires. Chez SCITOSIPHON lomentaria, la lumière bleue induit la formation d'un système prostré encroûtant bi-dimensionnel, tandis qu'en lumière rouge, le même système prostré est constitué par de simples filaments unisériés faiblement ramifiés (DRING et LUNING, 1975). Le rôle des dimensions cellulaires est également montré chez CERATODON purpureus, où la diminution de l'allongement favorise les divisions obliques, donc la croissance bidimensionnelle (LARPENT-GOURGAUD et AUMAITRE, 1977). Les explications tectonique et thermodynamique doivent certainement être prises en compte pour expliquer les faits : qu'il suffise de rappeler l'organisation d'un système en croissance purement physique comme des bulles d'air confinées dans un récipient et qui au contact les unes avec les autres prennent un contour polygonale voire pyramidal (Fig.148.C) et rappellent assez curieusement, les cellules constituant le cortex du thalle de GRACILARIA (Fig.148.D).

Comme autres causes possibles de la division oblique et de la ramification sont aussi évoquées, dans le cadre des systèmes de réaction-diffusion, les substances morphogènes. Ces substances qui sont synthétisées par la cellule apicale, diffusent au-delà d'un seuil de concentration, dans les cellules sous-apicales et induisent la ramification (BRIERE, 1982). Plus précisément les substances responsables (ARN régulateurs et ARN enzymogènes, FEVRE et LARPENT, 1980) ont été évoquées.

Le nombre des réponses qui sont apportées pour tenter d'expliquer la signification du cloisonnement oblique est suffisamment éloquent pour montrer l'importance majeure pour la morphogenèse en général, du problème qui est posé.

IV.2.D.b - Le problème de la relation entre l'hélicométrie tristique et les phyllotaxies micro- et macroraméales.

Ce problème fut évoqué dans l'article relatif à la construction du thallose GRACILARIA, inséré plus haut. On peut rappeler pour l'essentiel, l'indépendance entre la phyllotaxie microraméale et la phyllotaxie macroraméale d'une part, la phyllotaxie des conceptacles mâles et des cystocarpes d'autre part. Les résultats relatifs aux conceptacles mâles sont à considérer avec prudence dans la mesure où il est difficile d'inscrire précisément ces structures sur des parastiques dextres ou senestres (Fig.40). Cette "dilution" de l'hélicométrie, déjà observée dans le cas de la fronde juvénile (Fig.37) au fur et à mesure de l'éloignement de la zone apicale active, n'a rien d'étonnant, dans la mesure où elle tient pour l'essentiel à l'activité segmentogène des initiales secondaires, tertiaires et quaternaires tapissant les flancs de la fronde.

Chez les Phanérogames, la situation est très différente puisque cette activité méristématique de flanc est localisée en des secteurs histologiques précis, les sous-bassements ou segments foliaires et ne peut donc aucunement perturber la phyllotaxie du système, du moins généralement. Chez ces mêmes végétaux les changements de phyllotaxie sont bien connus, notamment au cours de la mise à fleur.

Dans le même ordre d'idée, la phyllotaxie tétrastique des cystocarpes, preuve de leur indépendance vis à vis de la tristichie imposée par l'initiale primaire ne doit donc pas étonner davantage. Nous évoquons à ce sujet des cas similaires chez les Fucales (GROS, 1978) et chez les Ptéridophytes (SOSSOUNTZOV, 1975-76; VINDT-BALGUERIE, 1971).

IV.2.D.c - Potentialités morphogénétiques de la fronde.

Les résultats relatifs aux potentialités morphogénétiques de la fronde conduisent aux faits majeurs suivants :

- (1) La polarisation fondamentale de la fronde .
- (2) Sa capacité, lorsqu'elle est fragmentée, à régénérer une ou plusieurs frondes secondaires, ainsi que le disque basal de fixation (Fig.150 et 153) .
- (3) L'existence apparente de corrélations d'inhibitions de type dominance apicale (p.69).
- (4) L'influence des facteurs externes (température, lumière) et internes (stade phénologique) comme éléments de contrôle de la croissance et de la régénération (Fig.55).
- (5) L'action morphogénétique des endobiontes (Fig.59).

Les résultats relatifs aux propriétés régénératrices des thalles d'algues ont été, en grande partie, acquis chez les algues filamenteuses (BUGGELN, 1981).

Relativement peu de travaux les étudient chez les thalles massifs (cylindriques ou en lames), notamment ceux des RHODOPHYCEES, comme l'atteste le tableau synoptique ci-dessous:

<i>Apoglossum ruscifolium.</i>	ABELARD & L'HARDY-HALOS (1973; ABELARD, 1977)
<i>Ascophyllum nodosum.</i>	MOSS (1971)
<i>Caulerpa sp..</i>	CHEN & JACOBS (1966)
<i>Chondrus crispus</i>	CHEN & TAYLOR (1978)
<i>CODIUM sp.</i>	BORDEN & STEIN (1969)
<i>Cystoseira sp..</i>	PELLEGRINI (1978)
<i>Dictyota dichotoma.</i>	GAILLARD & L'HARDY-HALOS (1977,1979,1980)
<i>FUCUS sp.</i>	FULCHER & MCCULLY (1969, 1971)
<i>Fucus vesiculosus.</i>	MOSS (1966, 1967)
<i>Gigartina acicularis.</i>	PERRONE & FELICINI (1976)
<i>Gracilaria debilis.</i>	GOLDSTEIN (1973)
<i>Laminaria sp.</i>	SAGA & al.(1978)
<i>Pelvetia canaliculata.</i>	SAGA (1978)
<i>Petroglossum nicaeense.</i>	PERRONE & FELICINI (1972)
<i>Pterocladia capillacea.</i>	FELICINI & ARRIGONI (1967)
<i>Sargassum sp.</i>	GROS (1978)
<i>Sargassum sp..</i>	FARGERBERG & DAWES (1976)
<i>Zonaria farlowii.</i>	DAHL (1971)



IV.2.D.c.1 - La polarité et les phénomènes corrélatifs .

La polarité apico-basale démontrée plus haut, est une propriété fondamentale du thalle de GRACILARIA. Elle n'a cependant rien de surprenant, dans la mesure où elle est fréquemment observée chez les algues, quel que soit le degré de complexité du thalle (L'HARDY-HALOS, 1983).

Les tronçons conservent leur polarité quelle que soit leur taille (KLING, 1978), le lieu du prélèvement sur la fronde et leur orientation (face distale vers le haut ou vers le bas) en culture (BODARD et KLING, 1977) ; cela paraît exclure l'existence d'un gradient de polarité apico-basal. De nouvelles expériences sont évidemment nécessaires pour confirmer ou infirmer l'inexistence de ce type de gradient et rechercher, dans la mesure où elles existent, le rôle des corrélations intercellulaires résiduelles. Une revue bibliographique détaillée du rôle de ces deux facteurs (gradient de polarité et corrélations résiduelles) dans les phénomènes de régénération, a été réalisée récemment (L'HARDY-HALOS, 1983) et nous l'avons évoquée en introduction.

Le rôle des corrélations (corrélations de croissance et de différenciation) si fréquemment confirmé dans la littérature (voir revues bibliographiques de L'HARDY-HALOS, 1983, 1984, BUGGELN, 1981), reste difficile à préciser à la seule lumière de ces travaux et attend de nouveaux développements. Leur existence ne peut cependant pas être mise en doute, dans la mesure où la suppression de la région apicale accélère effectivement le développement des frondes latérales (BODARD et KLING, 1977).

La fonction précise de la cellule apicale primaire et des cellules

apicales secondaires, dans la manifestation de la dominance apicale, qui doit également être clairement établie, exige des manipulations chirurgicales plus précises. Des essais préliminaires de microchirurgie laser sur des sommités de frondes de plantules, avec une microsonde moléculaire à effet Raman produisant un rayonnement laser (longueur d'onde: 457,9 nm) d'une énergie d'environ 100.000 W.cm⁻²) et focalisé grâce à l'observation microscopique préalable, sur la cellule apicale, se sont soldés, vraisemblablement en raison de la puissance du faisceau, par la mort des plantules. La structure de la fronde nous étant désormais mieux connue, car c'est bien cela qui nous faisait défaut lors des expériences antérieures, celles-ci pourront être reprises.

Chez les frondes perforées, les nouvelles ébauches latérales se localisent toujours dans la région proximale et à la périphérie des perforations; elles donnent toujours naissance à des frondes. Dans quelques rares cas (Fig.149), on voit se former, dans la région distale des perforations et toujours à leur périphérie, des ébauches latérales comparables à celles qui se forment à la périphérie des sections proximales des tronçons, et qui engendrent de nouveaux disques de fixation. Ces observations ne suffisent pas à préciser une influence corrélative quelconque de la région apicale sur cette initiation, comme cela est décrit chez *PETROGLOSSUM nicaeense* (PERRONE et FELICINI, 1972), où l'intégrité de la région apicale favorise dans les zones lésées sous-jacentes (perforations ou incisions), les régénérations endogènes" d'origine médullaire, alors que son amputation induit les "régénérations exogènes" ou "proliférations" des auteurs. Le comportement polarisé des secteurs distal et proximal des perforations de fronde de *GRACILARIA* est à rapprocher des réactions morphogènes des blessures de *PETROGLOSSUM nicaeense* (PERRONE et FELICINI, ib.) et d'*APOGLOSSUM ruscifolium* (ABELARD, 1977).

Des expériences similaires d'amputation de frondes réalisées chez une *GIGARTINALE* multiaxiale, *FURCELLARIA fastigiata* (HARFAUT, 1972), produisent des réponses morphogénétiques très différentes de celles de *GRACILARIA*, puisque la région médullaire seule régénère la nouvelle fronde, le cortex n'assurant que la

cicatrisation. Or chez *FURCELLARIA*, la medulla est constituée par le faisceau des axes cladomiens, tandis que la région corticale rassemble les rameaux latéraux primaires et secondaires (Fig.147.A). La nature exacte (pleuridienne ou cladomienne) des rameaux secondaires, toujours épicoxaux, n'est pas élucidée. Leur croissance qui est d'autant plus important que la position du filament axial dont ils sont issus, est plus proche de la périphérie du thalle (HARFAUT, 1972), pourrait être l'indice d'une corrélation trophique, dans la mesure où la position plus périphérique favorise les échanges d'assimilats -c'est à démontrer- entre le filament latéral primaire photoassimilateur, à valeur de pleuridie et ce même filament latéral secondaire, que l'on pourrait assimiler au cladome secondaire ou cladome-fils de certaines CERAMIACEES (CHADEFAUD, 1968; L'HARDY, 1966). Le comportement des cladomes secondaires de *FURCELLARIA* est plagiotrope. Les expériences de mérotomie altèrent peu cette propriété, puisque la régénération d'une nouvelle fronde se réalise, pour l'essentiel, à partir des filaments axiaux internes, les filaments transversaux primaires (pleuridies) étant "beaucoup plus responsables de la zone cicatricielle." (HARFAUT, loc. cit., 1972). L'état plagiotrope, qui frappe définitivement les cladomes secondaires, suggère homologiquement celui de certaines EUPHORBIACEES tropicales où la plagiotropie acquise au cours des stades juvéniles de la plante, reste fixée même après isolement du rameau plagiotrope (ROUX, 1968).

Chez *GRACILARIA* (Fig.147.B), la régénération est, à la différence de celle de *FURCELLARIA*, exogène, nous le savions déjà, mais de plus, elle s'opère aux dépens des faisceaux de microcladomes IIres, IIIres, IVres, dont le développement, bien que latéral, est orthotrope.

La régénération du disque de fixation (prolifération au sens de FERRONE et FELICINI, 1972), est également exogène. Elle se manifeste d'abord par la formation d'un élément tubuleux irrégulièrement contourné, qui s'étale ensuite en disque, lorsqu'il entre en contact avec le support. Lorsque le disque est bien individualisé, il est capable d'engendrer de nouvelles frondes (Fig.150 et

153.A)).

L'individualisation des régénérations proximales, qui est toujours postérieure aux régénérations distales, suggère l'existence de corrélations de croissance entre les régions apicale (distale) et basale (proximale) de la fronde. De tels effets, voire leur réciproque, sont connus (GAILLARD et L'HARDY-HALOS, 1979 ; ABELARD, 1977). Là aussi, la voie s'ouvre à de nouvelles expérimentations.

L'influence du stade phénologique sur l'aptitude à la régénération est montrée chez une plante tétrasporophytique fertile (Fig.60). Le résultat n'a rien de surprenant si on admet que les tétrasporocystes se forment aux dépens des cellules apicales des microcladomes latéraux (KLING et BODARD, 1986). Des exemples analogues s'observent également chez d'autres Thallophytes, notamment les FUCALES (MOSS, 1967), mais aussi chez les végétaux plus évolués comme les Phanérogames où la formation des fleurs et des inflorescences s'accompagne, sur les branches et les rameaux, de la réduction de l'appareil foliaire. L'exemple mérite d'être illustré (Fig.151).

IV.2.D.c.2 - Le phototropisme (Fig.57.A à 57.E).

Les résultats exposés plus haut confirment l'existence d'une réponse phototropique positive chez les fragments de thalle adulte de GRACILARIA. Nous avons vu qu'il était aisé d'observer in vitro ce type de réaction à un stimulus lumineux chez les algues comme chez les champignons (BUNNING, 1937). Nous ne reviendrons pas sur les nombreux travaux qui ont contribué à la mise en évidence du phototropisme chez les CORMOPHYTES.

La courbure que nous avons observée chez les frondes adultes a également été constatée par JONES (1959) chez les plantules issues du développement des carpospores de GRACILARIA verrucosa cultivé sous un éclairage de 30 à 35000 lux. La dépigmentation que l'auteur observe sur la face éclairée des thalles, le conduisent à admettre un lien de causalité entre l'anisochromie et la courbure phototropique des thalles, c'est à dire à expliquer le tropisme par un mécanisme purement photosynthétique et à rejeter l'hypothèse d'un mécanisme auxinique en raison des intensités trop élevées de l'éclairage utilisé. Il ne semble pas que l'effet observé dans notre cas, puisse être assimilé à un mécanisme photosynthétique. En effet, notre expérience a été conduite sous un éclairage de 700 lux environ ce qui représente un facteur d'atténuation d'environ 50 par rapport à l'éclairage utilisé par JONES. D'autre part, nous n'avons pas constaté de dépigmentation de la face non éclairée des frondes. On ne peut donc pas exclure totalement l'existence d'un mécanisme auxinique et considérer que le système effecteur soit la redistribution latérale asymétrique des auxines entre les faces éclairée et obscure des thalles (BANBURY, 1959), qui conduirait à un allongement différentiel des deux faces.

L'existence d'une zone réceptrice du stimulus physique et l'implication de la région apicale des frondes dans le processus phototropique n'est pas démontrée avec certitude, puisque la réponse des thalles amputés de la région apicale est identique à celle des frondes témoins (Fig.57.C et 57.D). Cette observation pourrait accréditer l'idée de l'existence d'une zone réceptrice diffuse plutôt que localisée, du stimulus physique. Nous avons néanmoins observé pendant l'expérience, la formation d'apex secondaires sur le bord des sections distales des fragments de thalle. Il n'est donc pas exclu qu'il y ait substitution de l'apex morphologique par un ou plusieurs apex "physiologiques" capables d'assurer la réception du stimulus physique.

La propagation, au cours de l'expérience, de la courbure de la zone distale vers la zone proximale des boutures (Fig.57.A : fragment A14), n'est pas sans rappeler curieusement la "seconde réponse positive", telle qu'elle peut être observée chez les coléoptiles des monocotylédones, lorsqu'ils sont éclairés vivement (1 à 100 W.m⁻²) (THIMAN, 1973).

Ces résultats devront être complétés par d'autres travaux dont l'objectif sera de préciser le mécanisme phototropique en cause, à savoir la nature quantitative et qualitative du stimulus lumineux (éclairage, longueur d'onde), l'existence ou non d'une zone réceptrice particulière du stimulus, le type de photorécepteur impliqué (flavines, substances caroténoïdes, phycobilines,...) et la nature du système effecteur (auxines, potentiel électrique, modifications des propriétés élastiques des parois,...).

Pour clore l'aspect du tropisme, notons l'existence du phénomène des vrilles chez les frondes de GRACILARIA, qui n'est pas sans rappeler la circumnutation ou l'haptotropisme des végétaux supérieurs. Faut-il l'interpréter comme l'expression d'une sensibilité particulière au contact (CHEMIN, 1937) produisant une orientation de croissance ou haptotropisme, ou s'agirait-il plus simplement, indépendamment de toute cause externe, d'une nutation (MAZLIAK, 1982) comme pourrait le suggérer l'observation sur le terrain, de frondes vrillées non

enroulées autour d'un support ? Là aussi, il conviendra de répondre par l'expérience.

IV.2.D.c.3 - Les endobiontes (Fig.58, 59.A et 59.B).

Les observations que nous avons réalisées, à ce sujet, n'ont pas été suivies de travaux particuliers, destinés à comprendre et à expliquer le type d'induction morphogène produit par le parasite. Les recherches qui se proposent de préciser l'identité du parasite et les modalités de son action, sont rares (TRIPODI et BETH, 1976). Elles devront constituer une priorité dans nos travaux morphogénétiques à venir, en raison de la possibilité qu'elles offrent d'analyser expérimentalement au sein de la pluralité des messages morphogénétiques modelant la forme (MARESQUELLE, 1980), un message précis, celui émis par le parasite.

IV.3 - CYTOMORPHOLOGIE ULTRASTRUCTURALE ET CARACTERES CYTOLOGIQUES DE LA DIFFERENCIATION VEGETATIVE.

IV.3.A - Aspects ultrastructuraux de la cytodifférenciation au cours de la carposporogénèse.

La paroi des cystes et des spores libres est le siège de profonds remaniements. Chez la spore en cours de différenciation dans le cyste, la paroi est soumise à des processus de dégradation qui sont responsables de la déhiscence. Cette activité se manifeste au niveau des strates C_U et C_M qui correspondent à la paroi propre du cyste (Fig.68). Le déversement en grande quantité du contenu des vacuoles VF dans la strate interne de la paroi du cyste (Fig.67) joue un rôle mécanique certain dans l'émission de la spore hors du cyste, comme cela est montré chez les tétraspores de *PALMARIA palmata* (PUESCHEL, 1979). Ces remaniements de la

paroi sporale résultent, si l'on se réfère aux descriptions de PEYRIERE (1972), de l'intense activité sécrétoire de ces cellules. Le caractère bistratifié de la paroi du carposporocyste est décrit chez d'autres Floridées, notamment chez les NEMALIONALES. Chez les carposporocystes de NEMALION (RAMM-ANDERSON et WETHERBEE 1982), le caractère bistratifié de la paroi résulte du changement d'orientation des microfibrilles entre la strate externe et la strate interne. La rupture de la paroi du cyste s'opère comme chez les carposporocystes de GRACILARIA, à l'interface des deux strates. DELIVOPOULOS et TSEKOS (1986) nient l'existence d'une paroi "carposporangiale" au sens strict, considérant qu'il s'agit simplement de la couche externe de la paroi de la spore, comme cela s'observe chez FAUCHEOCAULAX (DELIVOPOULOS et TSEKOS, 1984).

L'observation des carpospores de GRACILARIA, en microscopie électronique, révèle l'importance du système vacuolaire et son évolution au cours de leur différenciation. Les carpospores montrent des vésicules VF, dont le nombre s'accroît du centre vers la périphérie. On observe des images de confluence entre les vésicules, dont le contenu rappelle, par sa texture fibrillaire, celui de la strate *ci* de la paroi (Fig. 70 et 74).

Ces vésicules produisent dans le cytoplasme pariétal de volumineuses vésicules d'exocytose qui déversent leur contenu dans la région périplasmique de la cellule. Chez les spores, ce dépôt est polarisé et conduit à l'élaboration d'une paroi plus épaisse à un pôle qu'à l'autre (Fig.71).Un dépôt polarisé analogue existe chez les zygosporos de PELVETIA et FUCUS (SCHROTER, 1978).

L'origine golgienne des vacuoles VF, est admise par de nombreux auteurs (PEYRIERE, 1972 ; CHAMBERLAIN et EVANS, 1973 ; SCOTT et DIXON, 1973 ; HAWKINS, 1974 ; MAUREEN et al., 1974 ; ALLEY et SCOTT, 1977 ; NONOMURA et WEST, 1980 ; RAMM-ANDERSON et WETHERBEE, 1982 ; DELIVOPOULOS et TSEKOS, 1986). La nature polysaccharidique de leur contenu est très généralement admise (PEYRIERE, 1972 ; YOUNG, 1979). Elle se confirme ici par l'application du test de THIERY qui révèle l'existence de filaments enchevêtrés (Fig.72) d'aspect similaire à ceux de la

paroi.

Des vacuoles VF existent chez d'autres algues notamment dans les carpospores et tétraspores de *GRIFFITHSIA flosculosa*, de *CERAMIUM rubrum* et *C. echionotum* (PEYRIERE, 1972), dans les tétraspores de *CERAMIUM* (CHAMBERLAIN et EVANS, 1973) et de *PTILOTA hypnoides* (SCOTT et DIXON, 1973), dans les carpospores de *POLYSIPHONIA* sp. (HAWKINS, 1974), chez les zoospores d'*ENTEROMORPHA* (MAUREEN et al., 1974) et de *CLOSTERIUM acutosum* (CHARDARD, 1975), dans les tétraspores de *POLYSIPHONIA* (ALLEY et SCOTT, 1977) et dans les gamétocystes de *CUTTLERIA* (LA CLAIRE et WEST, 1978). Ces vacuoles naissent soit par bourgeonnement à l'extrémité des saccules golgiens (Fig.78) soit par hypertrophie des saccules eux-mêmes (Fig.81). Pour DELIVOPOULOS et TSEKOS (1986), les vésicules fibreuses caractérisent le dernier stade de la carposporogénèse et contribuent à la formation de la seconde strate pariétale.

Les vésicules VPF, très abondantes dans les carpospores différenciées (Fig.84), se rassemblent de préférence dans le cytoplasme pariétal. Selon DELIVOPOULOS et TSEKOS (1986) ces organites apparaissent au dernier stade de la carposporogénèse. Leur présence, dans les spores des algues et plus particulièrement des algues rouges, est signalée fréquemment. La réaction positive au test de THIERY suggère une composition polysaccharidique (Fig.72). Le centre de ces organites est toutefois peu réactif (Fig.76, flèche claire). MAUREEN et al. (1974) ont démontré, par l'autoradiographie, l'existence de substances glycoprotéiques dans des vésicules similaires de zoospores d'*ENTEROMORPHA* sp.. La nature protidique du "noyau" central est également suggéré par d'autres travaux (PEYRIERE, 1972, NONOMURA et WEST, 1980).

L'origine golgienne (RAMM-ANDERSON et WETHERBEE, 1982) et reticulo-endoplasmique des vésicules VPF est généralement admise (PEYRIERE, 1972, MAUREEN et al., 1974 ; YOUNG, 1979 ; PUESCHEL, 1979 ; OLIVEIRA et al., 1980). Ces vésicules qui sont stockées dans la spore mature, pourraient être excrétées lors de la sédimentation de la spore et assurer son adhésion au substrat. Cette fonction

adhésive des vésicules VPF est reconnue par de nombreux auteurs (PEYRIERE, 1970, 1972 ; CHAMBERLAIN et EVANS, 1973 ; KUGRENS et WEST, 1973 ; MAUREEN et al., 1974 ; ALLEY et SCOTT, 1977 ; WETHERBEE, 1978 ; PUESCHEL, 1979 ; OLIVEIRA et al., 1980).

Outre la confluence des vésicules VPF entre elles, on observe fréquemment leur fusion avec les grains d'amidon floridéen (FIG.84). La coalescence entre ces deux types de vacuoles est rapportée chez les tétraspores de *GRIFFITHSIA flosculosa* (PEYRIERE, 1972), chez *PORPHYRIDIVM* sp. (RAMUS, 1972), mais également chez les carpospores de *GRACILARIA verrucosa* (DELIVOPOULOS, 1982). La signification de cette confluence n'est pas claire. Les vacuoles renfermeraient-elles les enzymes nécessaires à la digestion de l'amidon? Existerait-il une contribution quelconque des grains d'amidon à l'élaboration directe ou indirecte des composés pariétaux (Fig.154 : ?).

L'appareil de Golgi est le plus fréquent et le plus actif dans les carpospores matures. Son activité se manifeste essentiellement par l'hypertrophie périphérique ou centrale des saccules. L'hypertrophie, comme preuve de l'activité golgienne, est montrée expérimentalement en même temps qu'elle est abondamment documentée (PELLIGRINI, 1978). La preuve est également faite chez *POLYSIPHONIA* (HAWKINS, 1974 ; ALLEY et SCOTT, 1977). La localisation périphérique ou centrale de l'hypertrophie des saccules est en rapport avec le type de substance qui s'y trouve élaborée : polysaccharides APS négatifs dans les saccules hypertrophiés au centre, polysaccharides APS positifs dans les vésicules marginales (BONEY, 1981).

Le rôle de l'appareil de Golgi dans la synthèse des polysaccharides, dans la glycosylation des protéines d'origine réticulo-endoplasmique et dans le transport de ces molécules vers les sites d'assemblage de la paroi des cellules végétales, tant chez les *CORMOPHYTES* que chez les *THALLOPHYTES* est détaillé par PELLIGRINI (1978) dans une bibliographie abondante. Chez *GRACILARIA*, il assure une double fonction : l'élaboration des composés pariétaux et la synthèse, en collaboration avec le reticulum endoplasmique, des substances adhésives nécessaires à la fixation de la spore au substrat (Fig.152). La première fonction est assurée

tout au long de la phase de maturation de la spore, la seconde ne se manifeste qu'au cours de la phase ultime de différenciation de la spore (Fig.152).

Les plastes existent à tous les stades de la différenciation des carpospores. Si dans les carposporocystes, certains offrent l'aspect de proplastes (Fig.65) (thylacoïdes en petit nombre, stroma granuleux), chez les spores matures, ce sont tous des rhodoplastes typiques (Fig.66) (thylacoïdes relativement abondants et ponctués par de nombreux phycobilisomes). L'évolution ultrastructurale des plastes, au cours de la différenciation des spores ou des gamètes, est décrite chez d'autres RHODOPHYCEES, notamment chez JANCZEWSKIA morimotoi (NONOMURA et WEST, 1980) et chez BANGIA au cours de la spermatogenèse (COLE et SHEATH, 1980). Elle n'est cependant pas la règle générale puisque chez les NEMALIONALES (RAMM-ANDERSON et WETHERBEE, 1982) les plastes acquièrent d'emblée une structure adulte.

Les mitochondries (Fig.83) ont une structure tout à fait comparable à celle des autres algues (invagination de la membrane interne en crêtes tubuleuses allongées : DODGE, 1973). Elles sont relativement plus abondantes (15 à 20 /cellule) dans les carposporocystes que dans les spores matures (10 à 15/ cellule). Les bipartitions et les crêtes dilatées (preuve de leur activité) sont fréquentes au cours des premiers stades de la carposporogenèse (Fig. 66). La variation de la morphologie des mitochondries, notamment leur diminution de taille, au cours de la sporogenèse est également documentée chez d'autres RHODOPHYCEES (KUGRENS et WEST, 1974 ; TSEKOS, 1981 ; BRAWLEY et WETHERBEE, 1981).

Le noyau. L'ensemble des phases de la mitose, responsables du passage du stade de la spore au premier stade de la plantule, ne sont pas décrits dans le présent travail. Nous avons cependant observé des noyaux prophasiques. Ils se reconnaissent à leur contour fusiforme, aux indentations polaires de leur enveloppe, au nombre accru des pores aux pôles de l'organite, ainsi qu'à la présence des anneaux et des fenêtres polaires (Fig.86). Ces caractères décrivent l'ensemble des aspects morphologiques d'un noyau en prophase de mitose (MCDONALD, 1972). Ils rappellent aussi ceux de la mitose calliblépharidienne connue en

microscopie photonique (MAGNE, 1972) : étirement de la cavité nucléaire, apparition aux pôles du noyau, de granules très sidérophiles, correspondant vraisemblablement aux anneaux polaires observés en microscopie électronique.

Les associations d'organites. Les associations mitochondrie-plaste (Fig. 83) et dictyosomes-réticulum (Fig. 81) sont observées fréquemment dans notre matériel. Elles sont attestées par les auteurs qui, en plus, décrivent des associations du type mitochondrie-dictyosome et mitochondrie-noyau (DELIVOPOULOS et TSEKOS, 1986). L'association mitochondrie-noyau est marquée dans l'espace jonctionnel, par l'existence de lamelles annulaires. Les associations topographiques entre organites sont bien documentées chez les algues, notamment chez les RHODOPHYCEES (association mitochondrie-Golgi, FEYRIERE, 1972 ; association Golgi-réticulum endoplasmique, MICALF, 1975 ; association mitochondrie-plaste, PUESCHEL, 1979 ; association mitochondrie-réticulum endoplasmique, YOUNG, 1979).

Les inclusions particulières. Les carpospores renferment en outre des inclusions d'un type particulier: les CORPS STRIES (Fig. 87, 88 et 89). Ils se caractérisent par leur structure, mais également le moment de leur apparition et leur localisation topographique. DELIVOPULOS et TSEKOS (1986) décrivent des corps similaires mais non rubannés et non disposés de manière polarisée. De tels corps sont également connus chez les tétraspores et les carpospores de LEVRINGIELLA (KUGRENS et WEST, 1972) dans les carposporocystes de POLYSIPHONIA novae-angliae (WETHERBEE et WYNNE, 1973 ; WETHERBEE, 1978). Des structures périodiques paracrystallines existent chez les carpospores de POLYSIPHONIA sp. (TRIPODI, 1971) et chez une algue parasite du genre JANCZEWSKIA (NONOMURA et WEST, 1980). La présence de tels organites dans les spores en cours de maturation, est considérée comme un signe d'activité métabolique intense (WETHERBEE et WYNNE, 1973). Il est communément admis qu'il s'agit d'organites de réserves protidiques (KUGRENS et WEST, 1972). Les avis, quant à leur origine, sont partagés : golgienne pour les uns (NONOMURA et WEST, 1980), réticulaire ou nucléaire pour les autres (WETHERBEE et WYNNE, 1973). L'origine et l'évolution de ce type d'organites ont été

particulièrement bien étudiées au cours de la carposporogénèse chez une RHODOMELACEE, POLYSIPHONIA novae-angliae (WETHERBEE, 1978), où se forment deux types de corps striés, l'un prenant naissance à partir de l'ergastoplasme et contenant des substances protidiques, l'autre, à partir de l'appareil de Golgi et contenant des substances non identifiées. Leur localisation topographique, nous oriente vers une origine nucléaire. Des formations striées similaires existent chez les algues vertes (PICKETT-HEAPS, 1975), mais également les organismes animaux, notamment chez les Ciliés. Il s'agit de fibres protéiques à structure périodique dont certaines sont en relation avec les cinétosomes (DIDIER, 1970). Ces fibres peuvent s'organiser en plans superposés et constituer l'armature ou cytosquelette de la cellule.

IV.3.B - Cytomorphologie ultrastructurale comparée des stades plantule-I et plantule-II.

La transition du stade de la spore à celui de la plantule est marqué par un remaniement cytologique important : la disparition des vésicules VF et VPF ainsi que celle des corps striés. Par ailleurs, la paroi qui était peu différenciée bien que bistratifiée, s'organise désormais en deux couches distinctes par leur texture et leur densité (Fig.91). Les plastes s'allongent (Fig.89), leurs thylacoïdes augmentent en nombre et se ponctuent extérieurement de phycobilisomes bien individualisés. Les corps de Golgi diminuent en nombre. Ceux qui se localisent au voisinage de la paroi ont des saccules hypertrophiés, apportant ainsi la preuve de leur activité sécrétoire (Fig.100).

Un trait dominant également de ces deux stades de la plantule est l'importance des réserves floramylières (Fig.101). Cette particularité, il faut le préciser, s'observe également chez les cellules du disque basal de fixation de la plantule et chez les disques issus de la régénération de fragments de fronde (Fig.153.A et 153.B). La vacuolisation, qui s'intensifie avec l'augmentation de taille de la plantule, se manifeste de manière privilégiée chez les cellules les

plus internes des thalles (cellules médullaires) (Fig.103), tandis que les cellules les plus périphériques (cellules corticales et sous-corticales) conservent un cytoplasme dense aux organites compactés (Fig.102). La structure coenocytique, qui n'apparaît qu'à partir du stade plantule-II, ne s'observe que dans les cellules corticales et sous-corticales de la fronde (Fig.108), à l'exclusion des cellules des morulas ou du disque basal. Chez les floridées encroûtantes (CORALLINACEES, MELOBESIEES), mais également dans le disque basal d'autres floridées, les cellules restent généralement uninucléées tant qu'elles n'ont pas fusionné avec les cellules voisines (CABIOCH et GIRAUD, 1982). Chez GRACILARIA, ces fusions paraissent inexistantes. Le problème de la relation entre l'état plurinucléé des cellules et l'existence ou non des anastomoses intercellulaires, sera repris plus loin, dans le cadre de la cytomorphologie ultrastructurale du thalle adulte.

Les morulas discoïdales bombées (Fig.91.A), les disques basaux (Fig.25.B) ainsi que les frondes du stade plantule-II (Fig.108), renferment des globules osmiophiles remarquables par leur taille, qui sont très rares et de petite taille chez les frondes adultes (Fig.126). Ces globules ressemblent étroitement aux inclusions globulaires connus chez des algues encroûtantes, notamment chez HILDENBRANDIA prototypus (CABIOCH et GIRAUD, 1981), LITHOTHAMNION sonderi et L. calcareum (GIRAUD et CABIOCH, 1983), PORPHYRODISCUS sp. (CABIOCH et GIRAUD, 1982). L'analyse par digestion enzymatique de ces corps, confirme leur nature protidique (CABIOCH et GIRAUD, 1982). Les mêmes auteurs évoquent leur rôle probable d'organites de réserve. L'influence des paramètres écophysologiques (température, lumière) sur la formation et l'abondance de ces corps est vivement suggérée, car la plantule, chez laquelle nous les décrivons, est issue d'une culture de survie (entretenu par LEFEBVRE) disposée dans une salle d'aquariums, non chauffée et modérément éclairée par la lumière naturelle, de la station marine de Wimereux. Il est intéressant de noter, par ailleurs, que ce type de globules est le plus fréquent chez les thalles prostrés et chez les croûtes basales de fixation d'algues à frondes dressées comme AHNFELTIA plicata par exemple, qui partagent le même type

de structure, dite hildenbrandioïde (GIRAUD et CABIOCH, 1983) et le même mode vie (vie prostrée et pérennante). La croûte basale du thalle de GRACILARIA s'écarte cependant de la structure hildenbrandioïde, par l'absence de coalescence étroite entre les cellules et d'anastomoses secondaires directes; elle s'en rapproche, par contre, par son mode de vie et par les inclusions particulières que nous venons de décrire et qui prouvent une similitude de comportement métabolique : l'élaboration de réserves protidiques. Ce comportement qui est également partagé par les frondes juvéniles, mériterait d'être étudié chez d'autres algues juvéniles, notamment celle d'AHNFELTIA dont la fronde est à rapprocher, par sa structure, de celle dite hildenbrandioïde (GIRAUD et CABIOCH, 1983).

Les cellules pilifères et les cellules-poils ou trichocytes. Ces cellules s'observent à tous les stades de l'ontogenèse de GRACILARIA aussi bien chez la plantule (Fig.104) que chez les thalles adultes. La cytologie des cellules-mères des trichocytes est remarquable, comparée à celle des autres cellules du thalle: le cytoplasme très dense, renferme des plastes bien individualisés et un noyau au nucléole bien contrasté. Le trichocyte est une cellule de plusieurs dizaines de microns de longueur (Fig.154). Il s'isole de la cellule-mère par une synapse surmontée par un bouchon cytoplasmique remarquablement en forme de fer de lance (Fig.106). L'existence de ce type de cellule est signalée chez la plupart des DIVISIONS d'algues (FRITSCH, 1965) et plus précisément chez les divers ordres des RHODOPHYCOPHYTES (RHODYMENIALES, BOILLOT 1961 ; GIGARTINALES et NEMALIONALES, CHEMIN, 1937 ; GIGARTINALES-GRACILARIACEES, OLIVEIRA, 1968 ; CRYPTONEMIALES-CORALLINACEES, CABIOCH, 1972). Dans le genre GRACILARIA, elle est plus abondante chez certaines espèces (*G.compressa* et *G.foliifera*) que chez d'autres, telles que GRACILARIA verrucosa.

Le rôle trophique des poils est généralement admis, car leur nombre, pour une même espèce, s'accroît avec l'appauvrissement minéral du milieu (CHEMIN, 1937 ; NIELSEN, 1972 ; SCHONBECK et NORTON, 1979 ; YARISH, 1976 ; L'HARDY-HALOS, 1984 ; NORTON et al., 1981), mais aussi en milieu agité (L'HARDY-HALOS, 1964). Des

expériences préliminaires de marquage autoradiographique de plantules par la leucine tritiée montrent une accumulation privilégiée des granules d'argent dans la cellule-mère du trichocyte (Fig.155 : cp). Elles suggèrent une activité métabolique particulière de ces cellules et incitent à des travaux plus approfondis.

Les ENDOBIONTES. L'endobiose est un aspect particulier de la biologie des algues. Régulièrement paraissent des travaux qui lui sont consacrés. Les agents responsables sont variés (bactéries, champignons, algues, nématodes (NORTON et al., 1981 ; ANDREWS et JENNEBORG, 1976 ; FELICINI et PERRONE, 1972 ; FELDMANN et FELDMANN, 1958, 1967).

L'endobiose se manifeste à des degrés divers : soit elle se localise comme les ectomycorhizes (MENARD et al;1985), dans les cloisons intercellulaires, sans jamais pénétrer à l'intérieur des cellules, c'est le cas d'ECTOCARPUS parasiticus cité plus haut et déjà décrit par SAUVAGEAU (1892), soit elle s'installe comme les endomycorhizes endotrophes, (MENARD et al.,ib.). à l'intérieur même des cellules, c'est le cas décrit par TRIPODI et BETH (1976).

L'influence qu'exerce le parasite sur la forme de l'hôte est variée. Chez les thalles parasités par ECTOCARPUS, n'apparaît aucune déformation du thalle (Fig.50); l'endobiose n'est alors observable qu'au microscope, tout comme chez les endomycorhizes. D'autres exemples illustrent ce cas, notamment ERYTHROCYSTIS sur LAURENCIA paniculata (MELCHIONNA et DE MASI, 1977), CHOREONEMA thuretii sur JANIA (CABIOCH, 1980) ainsi que HALIPTYLON et CHEILOSPORUM olpidiopsis sur RADICILINGUA reptans (FELDMANN et FELDMANN, 1967).

Ailleurs, le parasite déforme le thalle et produit une galle, par exemple ,HARVEYELLA mirabilis sur RHODOMELA confervoides (PEYRIERE, 1977), HOLMSELLA pachyderma (Fig.59.A) ou des agents bactériens (Fig.59.B). De tels effets sont connus chez les cormophytes où l'agent cécidogène est fréquemment un insecte ou sa larve. MARESQUELLE (1980) a montré l'intérêt majeur de la cécidologie du point de vue de la connaissance et de l'étude des messages morphogènes d'origine externe. En

ce qui concerne GRACILARIA, il reste à préciser l'identité exacte des endobiontes que nous avons observés et leur rôle morphogène éventuel (Fig.140).

IV.3.D - Cytomorphologie ultrastructurale du thalle adulte (la fronde).

Les résultats exposés sur la fronde de GRACILARIA montrent que les cellules de l'apex ont des caractères ultrastructuraux en relation avec leur rôle et leur position hiérarchique dans le cladomothalle. Ils confortent ainsi l'interprétation antérieurement proposée pour expliquer la structure de la fronde (KLING et BODARD, 1986).

On peut essayer de dégager les aspects spécifiques de la cytologie infrastructurale dans l'apex de GRACILARIA par comparaison avec celui d'autres RHODOPHYCEES notamment à thalle massif, et celui d'autres végétaux (FUCALES, BRYOPHYTES et PTERIDOPHYTES) qui ont aussi la particularité, de présenter dans leur point végétatif, une initiale singulière tétraédrique.

La polarité. L'existence d'une polarité d'organisation dans les cellules actives des points végétatifs, a été démontrée tant chez les THALLOPHYTES (GIRAUD et CABIOCH, 1976 ; DUCREUX, 1979, 1983a ; PELLEGRINI, 1979 ; KATSAROS et GALATIS, 1985) que chez les CORMOPHYTES (SOSSOUNTZOV, 1976). Ainsi, les corps osmiophiles des cellules apicales pleuridiennes (DUCREUX, 1979) et les statolithes des cellules rhizoïdales (SIEVERS, 1967) de CHARA se localisent toujours au pôle distal des cellules. Chez MARSILEA drummondii (SOSSOUNTZOV, loc.cit.), les vacuoles sont abondantes au pôle distal tandis que le noyau et les plastes se regroupent au pôle proximal. Des exemples semblables se rencontrent chez les Phanérogames. Ainsi, dans la coiffe des racines de chêne (DEXHEIMER et al., 1982) les amyloplastés s'accumulent à la base des cellules, alors que partout ailleurs ils sont diffus.

On observe aussi une polarité d'organisation dans les cellules apicale et sous-apicale primaires de la fronde de GRACILARIA, où les vacuoles amylofères se localisent au pôle proximal (Fig.127), alors que dans les cellules apicales

secondaires, tertiaires et quaternaires, elles s'accumulent au pôle distal (Fig.130, 131 et 134).

Le noyau. MAGNE (1964) a fourni une description du noyau de GRACILARIA en microscopie photonique : dans les cellules corticales externes, il est étoilé, alors que dans les cellules corticales internes, il est suborbiculaire à ovoïde. Cette différence s'estompe en microscopie électronique à transmission, où, quelle que soit la région explorée (Fig.126 et 134) les noyaux sont tous de forme et d'aspect interphasique.

Le rapport nucléoplasmique des cellules apicales primaire et secondaires est plus élevé (RNP = 0,6) que celui des cellules apicales tertiaires et quaternaires (RNP = 0,2). Le plus surprenant dans nos observations, est l'impossibilité d'observer des noyaux mitotiques particulièrement dans les cladomes primaire et secondaires. Des observations en mai, d'apex de frondes de GRACILARIA cultivés in vitro, montrent néanmoins des cellules en mitose (DESTOMBES et MAGNE, comm. pers., 1986). Ces faits plaident en faveur d'une rythmicité saisonnière, voire journalière des divisions cellulaires, qui est à corrélérer avec la rythmicité de croissance du thalle. Ce point reste à vérifier.

La rareté des mitoses dans les initiales apicales du thalle est signalée chez d'autres algues: FUCUS (MCCULLY, 1966 ; LECOQ et al., 1980), CHARA (DUCREUX, 1968) où la cellule apicale se divise une fois tous les dix jours, CYSTOSEIRA (KABBARA, 1978 ; PELLEGRINI, 1978). Cette particularité qui touche également le méristème de groupes plus évolués, tels les BRYOPHYTES (BONNOT, 1968 ; HALLET, 1969 ; BERTHIER, 1972) et les PTERIDOPHYTES (HOCQUETTE et LALOUX, 1960 ; MICHAUX-FERRIERE, 1973 ; SOSOUNTZOV, 1976), n'est pas sans rappeler le comportement du méristème d'attente des SPERMATOPHYTES (BUVAT, 1955 ; HEBANT et al., 1978).

La structure coenocytique des cellules proximales des microcladomes tertiaires et quaternaires de la fronde de GRACILARIA (Fig.126), est décrite de longue date (KYLIN, 1930 ; MAGNE, 1964 ; OLIVEIRA, 1968). Le même phénomène est connu chez des végétaux plus évolués tels que les BRYALES (BONNOT, 1968). Nous

pensons, en ce qui concerne GRACILARIA, que cette structure coenocytique résulte partiellement des fusions cellulaires de type indirecte (Fig.133 et 134). La jonction se réalise grâce à une cellule intermédiaire qui, après fusion des cytoplasmes, déverse son noyau dans la cellule réceptrice. Chez les DELESSERIACEES, la structure coenocytique résulte, en plus, des divisions quasi-synchrones des noyaux (ABELARD et L'HARDY-HALOS, 1973). Les anastomoses intercellulaires avec synapses secondaires sont connues chez diverses RHODOPHYCEES où elles concernent aussi bien les cellules uninucléées que les cellules plurinucléées. Le phénomène a été décrit chez les CERAMIALES (ROSENVINGE, 1884, TOBLER, 1907 ; JUNGERS, 1933 ; L'HARDY-HALOS, 1971 ; ABELARD et L'HARDY-HALOS, 1973), les CRYPTONEMIALES (ROSENVINGE, 1917), les GIGARTINALES (CHADEFAUD, 1948, 1960). Leur observation chez GRACILARIA qui appartient à ce dernier Ordre, n'a donc rien d'étonnant. Divers auteurs suggèrent que les synapses secondaires qui se différencient, soit au cours de l'ontogenèse normale, soit au cours des processus de régénération (L'HARDY-HALOS, 1983), améliorent ou reconstituent les échanges intercellulaires nécessaires au développement.

L'existence d'un transport de composés cytoplasmiques, lors de la formation des synapses secondaires, a été prouvée récemment chez une algue rouge parasitée (GOFF et COLEMAN, 1985). Ce type de transport pourrait également exister chez les cellules médullaires de GRACILARIA où les synapses secondaires sont nombreuses (Fig.144.B).

Les plastes (Fig. 127 et 131). Ils ont une structure typiquement rhodophycéenne: présence d'un thylacoïde périphérique et de plusieurs thylacoïdes stromatiques isolés disposés parallèlement entre eux, selon le grand axe de l'organite et supportant, à leur périphérie, des phycobilisomes. L'organisation ultrastructurale du plastidome des RHODOPHYCEES est bien documentée (BOUCK, 1962 ; LICHTLE et GIRAUD, 1969 ; PEYRIERE, 1972; LICHTLE, 1973 ; BISALPUTRA, 1974 ; HARA et CHIHARA, 1974 ; PUESCHEL, 1979 ; NONOMURA et WEST, 1980 ; BRAWLEY et WETHERBEE, 1981 ; RAMM-ANDERSON et WETHERBEE, 1982 ; TSEKOS, 1982 ; PELLEGRINI et

PELLEGRINI, 1983 ; DELIVOPOULOS et TSEKOS, 1986). Dans les cellules apicales primaire, secondaires ainsi que leurs sous-apicales respectives localisées dans le dôme apical (Fig.140 : DO) , les plastes sont juvéniles et renferment 2 à 3 thylacoïdes non vésiculisés, confluant avec le thylacoïde périphérique. Par contre, dans les cellules apicales tertiaires, quaternaires et leurs sous-apicales respectives formant le cortex (Fig.140 :CO) ainsi que dans les cellules axiales qui édifient la medulla (Fig.140 : ME), les plastes offrent l'aspect d'organites différenciés et actifs comptant 5 à 7 thylacoïdes vésiculisés (Fig.133 et 136).

L'existence d'un plastidome juvénile dans les cellules du dôme, et d'un plastidome adulte dans les cellules du cortex et de la medulla se comprend, si on admet la fonction plus spécifiquement méristématique des cellules du dôme et celle plus métabolique (photoassimilation et nutrition) des cellules du cortex et de la medulla.

L'évolution de l'appareil plastidial, au cours de l'ontogenèse de la fronde des RHODOPHYCEES, a été décrite par plusieurs auteurs (BOUCK, 1962 ; LICHTLE et GIRAUD, 1969 ; BROWN et WEIER, 1970 ; KUGRENS et WEST, 1972 ; NONOMURA et WEST, 1980 ; BERT, 1981).

Chez les CORALLINACEES à structure multiaxiale (CABIOCH et GIRAUD, 1982), les cellules méristématiques assurant la croissance de l'épithalle, renferment en plus d'un noyau volumineux, des mitochondries, des dictyosomes nombreux et actifs, ainsi que des plastes juvéniles.

Plus récemment, GODIN (1985) montre chez la RHODOMELACEE, LAURENCIA obtusa, que les cellules actives du thalle (initiale apicale primaire, initiales phyllidiennes et pleuridiennes) renferment des plastes juvéniles alors que les cellules axiales, possèdent des plastes différenciés.

Les mitochondries (Fig.129 et 131) sont bien présentes et actives dans toutes les cellules de la fronde de GRACILARIA. Comme chez les autres RHODOPHYCEES, leur membrane interne s'invagine en de nombreux tubules souvent dilatés et orientés parallèlement au grand axe de l'organite (BOUCK, 1962 ; LICHTLE et GIRAUD, 1969 ;

BROWN et WEIER, 1970 ; KUGRENS et WEST, 1972 ; TRIPODI et BETH, 1976 ; ALLEY et SCOTT, 1977 ; WETHERBEE, 1978 ; PUESCHEL, 1979 ; TSEKOS et SCHNEPF, 1983). Ce type de structure est connu chez d'autres THALLOPHYTES chlorophylliens particulièrement les PHEOPHYCEES (POLLOCK et CASSEL, 1977 ; LA CLAIRE et WEST, 1978 ; PELLEGRINI, 1978) et les CHLOROPHYCEES (BURR et WEST, 1970 ; PICKETT-HEAPS, 1975). Chez les PROTISTES (PERASSO, 1973), l'existence de mitochondries à tubules est une des particularités ultrastructurales les plus constantes de ce groupe.

L'association des mitochondries à d'autres organites (plastés, reticulum endoplasmique, dictyosomes) est un trait saillant des cellules du point végétatif de GRACILARIA (Fig.127 et 129). L'association mitochondrie-dictyosome se réalise toujours par la face de formation de l'appareil de Golgi (Fig.129). Ces associations sont bien connues chez les RHODOPHYCEES (PEYRIERE, 1972 ; FELDMANN et GUGLIELMI, 1976 ; DELIVOPOULOS, 1982). Des expériences de centrifugation (PEYRIERE, 1975) ont montré que l'association des mitochondries et des dictyosomes n'était pas fortuite mais structurelle et que les travées du réticulum endoplasmique, jouent un rôle associateur. La signification physiologique de ces relations (synthèse et transport de substance) n'est plus à démontrer (MAUREEN et al., 1974).

Les dictyosomes se rapprochent par leur structure de celle décrite, d'une part, dans les organes reproducteurs notamment les sporocystes, où ils sont à l'origine des vésicules fibreuses (PEYRIERE, 1970 ; CHAMBERLAIN et EVANS, 1973 ; SCOTT et DIXON, 1973 ; FELDMANN et GUGLIELMI, 1976 ; ALLEN et SCOTT, 1977 ; TRIPODI et DE MASI, 1977 ; BOROWITZKA, 1978 ; WETHERBEE, 1978b ; PUESCHEL, 1979 ; NONOMURA et WEST, 1980 ; BONEY, 1981 ; TSEKOS, 1981 ; DELIVOPOULOS et TSEKOS, 1986), d'autre part, dans les cellules végétatives et plus particulièrement dans les cellules méristématiques ils sont généralement très actifs (BOUCK, 1962 ; LICHTLE et GIRAUD, 1969). Chez GRACILARIA, l'appareil de Golgi n'est actif (sacculés dilatés, sécrétant d'abondantes vésicules) que dans les initiales primaire et secondaires du dôme (Fig.127). Cette situation est donc inverse de celle observée chez le plastidome, qui est plutôt actif dans les initiales tertiaires et quaternaires du

cortex (Fig.134).

L'appareil de Golgi est aussi très développé dans les cellules apicales des PHEOPHYCEES des genres HIMANTHALIA (BERKALOFF, 1963), DICTYOTA (GAILLARD et L'HARDY-HALOS, 1984 ; KATSAROS et GALATIS, 1985) et SPHACELARIA (PRUDHOMME VAN REINE et STAR, 1981). Chez CYSTOSEIRA, l'appareil de Golgi est peu développé dans l'initiale apicale, les cellules latérales et basales adjacentes, il est très actif par contre, dans les cellules méristodermiques (PELLEGRINI, 1978).

Le vacuome. Contrairement aux cellules de la medulla, qui sont très vacuolisées, celles du dôme et du cortex se caractérisent comme les cellules actives du thalle de nombreuses RHODOPHYCOPHYTES (BOUCK, 1962 ; LICHTLE et GIRAUD, 1969 ; BROWN et WEIER, 1970 ; KUGRENS et WEST, 1972 ; NONOMURA et WEST, 1980 ; BERT, 1981 ; CABIOCH et GIRAUD, 1982 ; GODIN, 1985) par un cytoplasme dense et peu vacuolisé (Fig.126).

Les glyoxysomes (Fig.128) . Dans le cytoplasme pariétal, situé au pôle distal de l'apicale primaire, on observe de rares mais volumineux globules au contenu homogène peu dense aux électrons, entouré par un cerne clair limité par une membrane. Leur structure et leur localisation au voisinage des plastes et des mitochondries rappellent les glyoxysomes, dont on connaît le rôle dans la photorespiration et dont la physiologie, a fait l'objet d'une analyse récente chez plusieurs algues (BRECHIGNAC, 1985).

Chez les PHEOPHYCOPHYTES, la situation est plus complexe, puisqu'on y connaît des espèces dont l'initiale apicale possède un cytoplasme dense . C'est le cas par exemple de SPHACELARIA sp. (PRUDOMME VAN REINE et STAR, 1981 ; KATSAROS et al., 1983) et des espèces dont l'initiale apicale est très vacuolisée (PELLIGRINI, 1978). L'initiale apicale de DICTYOTA dichotoma (GAILLARD et L'HARDY-HALOS, 1984), possède un cytoplasme dense, renfermant de nombreux physodes.

Chez les BRYALES (BONNOT, 1968) et les SPHAGNALES (FAERE et ORCIVAL, 1982) l'initiale apicale a le même aspect que celle des RHODOPHYCOPHYTES.

L'apicale pyramidale des PTERIDOPHYTES (HOCQUETTE et LALOUX, 1960) est peu active et très vacuolisée, alors que la région sous-apicale, qui est en fait la zone organogène, est constituée de cellules actives qui renferment un cytoplasme dense, peu vacuolisé.

Le rapprochement des principaux caractères cytologiques des initiales des ALGUES et des CRYPTOGAMES, montre de grandes similitudes comme l'atteste le tableau synoptique:

GROUPE SYSTEMATIQUE	TEXTURE DU CYTOPLASME	ETAT PHYSIOLOGIQUE DU PLASTIDOME ET DU VACUOME	ETAT PHYSIOLOGIQUE DU NOYAU
RHODOPHYCOPHYTES	+	actif	quiescent (G1)
PHEOPHYCOPHYTES	+++	inactif	quiescent (G1)
BRYOPHYTES	+	actif	quiescent (G1) actif (rarement)
PTERIDOPHYTES	+++	inactif chez l'adulte	quiescent

L'étude ultrastructurale, du point végétatif de la fronde de GRACILARIA, montre qu'il existe des caractères qui permettent de distinguer les unes des autres la cellule apicale de l'axe primaire, la cellule apicale des axes secondaires et tertiaires, et les cellules axiales non apicales. On constate que toutes les cellules actives, quelle que soit leur position hiérarchique dans le cladomothalle, forment un ensemble cellulaire homogène que recouvrent les termes de dôme et de cortex. Les cellules proximales de tous les filaments axiaux forment un autre ensemble homogène: la medulla.

En conclusion à ce travail de cytomorphologie ultrastructurale, on dégagera les traits essentiels marquant le passage d'un stade morphologique à l'autre, en reprenant les différentes conclusions partielles énoncées plus haut et en les comparant entre elles : (1) le stade carposporocyste et carpospore est marqué par la présence des vésicules fibreuse VF et des vésicules à pelote focale VPF, (2) le plastidome est le plus développé et les grains de floramidon les plus abondants au stade plantule-I, (3) les globules osmiophiles GO, présents au stade plantule-I ont leur taille maximale au stade plantule-II.

L'illustration graphique de ces conclusions révèle trois discontinuités plus ou moins prononcées mais réelles (Fig.156) : la première, à l'interface STADE SPORE // STADE PLANTULE-I, la deuxième, à l'interface STADE PLANTULE-I (morula sphérique) // STADE PLANTULE-I (morula discoïdale bombée), la troisième et dernière, à l'interface STADE PLANTULE-I // STADE PLANTULE. Ces trois discontinuités sont dues, pour la première, à la disparition des vésicules VF et VPF, pour la deuxième, à l'élévation notable du nombre des grains de floramidon et de la taille des plastes et, pour la troisième et dernière, à la variation brusque du nombre des globules osmiophiles.

Nous interprétons ces "ruptures" comme des "signes" ou "marqueurs" cytomorphologiques de la différenciation végétative. Leur signification est avant tout celle d'une priorité métabolique. Ainsi, la spore en cours de maturation privilégie la synthèse des composés polysaccharidiques et des protéines collantes destinés à assurer la dissémination, la protection et l'adhésion au substrat. Le STADE PLANTULE-I privilégie la synthèse des composés floramylières alors que le STADE PLANTULE-II, s'engage dans un métabolisme azoté, ces substances (énergétiques et structurales) étant toutes deux nécessaires à l'édification du futur CLADOMOTHALLE.

RESUME
CONCLUSIONS GENERALES
PERSPECTIVES .

Parvenu au terme de ce travail on peut rappeler en résumé, les données acquises dans ce travail. Elles mettront inévitablement en exergue les problèmes non résolus. Elles poseront de ce fait les jalons pour une recherche future.

LES DONNEES ACQUISES.

1 - Les spores qui sont à l'origine des premières phases morphologiques, constituent un stade particulier qui privilégie la synthèse des composés pariétaux, des mucilages adhésifs et des substances de réserve (floramidon et protéines).

2 - La morphogénèse du STADE PLANTULE-I, se réalise à partir d'un motif architectural simple, la PSEUDODICHOTOMIE qui par redondance, et selon l'action qu'exercent sur elle les conditions écophysologiques (température, lumière, substrat), produit une plantule sphérique ou une plantule discoïdale bombée. Cette plantule est interprétée comme un NEMATOTHALLE qui lorsqu'il adhère au substrat, différencie nettement le double système rampant (HYPOTHALLE) et dressé (PERITHALLE). La croissance strictement apicale de ce système, est assurée par les cellules périphériques.

3 - La morphogénèse du STADE PLANTULE-II (fronde érigée), s'engage avec l'installation au sein d'une pseudodichotomie, d'une PRESEANCE qui agit en faveur du développement privilégié de la cellule apicale *a* par rapport à la cellule sous-apicale *b*, du rameau pseudodichotome. Ce changement d'état introduit au sein du système rampant des propriétés morphogénétiques nouvelles qui sont : (1)

l'initiation, grâce à l'activité d'une cellule initiale unique, d'un autre système, dressé celui-là, le CLADOMOTHALLE NU et (2) l'établissement d'une règle phyllotaxique (l'hélicométrie tristique), descriptible surtout dans les régions sommitales actives du thalle. Il y a là une différence majeure avec la morphogenèse des RHODOPHYCEES à PARACLADOME, tel que GIGARTINA (FIG.159), qui édifie la fronde en prolongeant en quelque sorte dans un plus grand espace, la morphogenèse du disque basal (DION, 1979, L'HARDY-HALOS, 1984).

4 - La morphogenèse de la fronde adulte reste strictement comparable à celle de la fronde juvénile; elle est toutefois marquée par l'activité segmentogène accrue des initiales secondaires, donnant ainsi l'illusion de la multiaxialité (cf. WEEKSIA: NORRIS, 1971), autrefois invoquée par les auteurs (PHILLIPS, 1925 ; SJOETEDT, 1926 ; OLIVEIRA, 1968).

5 - L'existence d'un comportement en hystérésis lors du passage d'un stade morphologique à l'autre, mais plus particulièrement au cours du passage SPORE // PLANTULE-I et PLANTULE-I // PLANTULE-II (fronde érigée), est suggéré par (1) l'analyse morphométrique qui révèle des discontinuités significatives au niveau de la variation de taille, de l'angle de cloisonnement des initiales apicales et de l'arbre de microramification (apprécié à l'aide du rapport m/n) et par (2) la cytomorphologie qui révèle une succession de "ruptures" métaboliques dont la plus frappante marque, par la disparition des vésicules VF et VPF, la transition SPORE // PLANTULE-I.

6 - La fronde de GRACILARIA est fondamentalement polarisée. Cette propriété intrinsèque aisément reconnaissable chez des fragments cultivés in vitro, est insensible aux facteurs externes (BODARD et KLING, 1977).

7 - Le développement, en l'absence du dôme apical, des frondes secondaires latérales, suggère l'existence dans la fronde, de corrélations d'inhibition du type dominance apicale. La régénération par des tronçons de fronde, de nouveaux rameaux, se réalise aux dépens des cellules corticales, sans que puisse

être préciser davantage pour le moment, l'implication dans ce processus des initiales IIres, IIIres ou IVres. La régénération du disque basal sur la face proximale des tronçons, qui se réalise toujours postérieurement à celle des rameaux sur la face distale, pourrait être l'indice de corrélations de croissance sous-jacentes entre le dôme apical et la région basale des frondes.

8 - L'influence des facteurs écophysiologiques sur les phénomènes de régénération a fait l'objet de travaux antérieurs (thèse de 3^e cycle) : la lumière exerce un rôle majeur. Le photopériodisme, indépendamment de toute considération énergétique, est établi sans ambiguïté, même s'il attend d'autres développements expérimentaux. Lorsque la fronde de GRACILARIA est éclairée unilatéralement, elle se dirige vers la source lumineuse. Elle partage de ce point de vue, avec les autres végétaux, notamment les CORMOPHYTES, une propriété commune : le phototropisme.

9 - Les transitions morphologiques au cours de l'ontogenèse du thalle de GRACILARIA, s'accompagnent à l'échelle cytologique, de transitions quantitatives ou qualitatives (disparition ou variation du nombre des organites). Le parallélisme entre la fonction morphogénétique d'une cellule et son aspect cytomorphologique, est établi. Ainsi dans les cellules apicales Ire et IIres du cladomothalle, à la différence des autres cellules, le rapport nucléoplasmique est le plus élevé, le plastidome offre des caractères de juvénilité et l'appareil de Golgi est développé et actif.

10 - La similitude architecturale et morphogénétique, mais aussi l'originalité de fonctionnement du point végétatif de GRACILARIA, comparée à celui d'autres ALGUES, et particulièrement les FUCALES, mais aussi à celui des CORMOPHYTES (BRYOPHYTES et PTERIDOPHYTES), qui a été montré (méristème unicellulaire à apicale tétraédrique unique et longtemps quiescente, indépendance entre les modalités de segmentation de cette cellule et la phyllotaxie) est illustrée schématiquement (FIG. 157). Ainsi le méristème de GRACILARIA qui se rapproche effectivement de celui des BRYOPHYTES et des PTERIDOPHYTES par

l'existence d'une initiale singulière tétraédrique, s'éloigne par contre notablement, d'abord de celui des FUCALES où l'activité d'une cellule apicale singulière est complétée par celle d'un méristème diffus et ensuite, de celui des ANGIOSPERMES, qui n'est plus unicellulaire, mais pluricellulaire. Il reste que le trait majeur dominant qui se dégage de la comparaison, est la parenté d'organisation entre des végétaux pourtant fort éloignés les uns des autres du point de vue systématique. Le relateur arithmétique nous a sensibilisé à ce phénomène vraisemblablement fondamental de la morphogenèse des végétaux.

11 - L'organisation microraméale de la fronde de GRACILARIA, montre des convergences avec celle d'autres RHODOPHYCEES massives où, la ou (les) cellule(s) apicale(s) en se cloisonnant obliquement, engendrent un système microraméal, basé sur le motif architectural de la PSEUDODICHOTOMIE : c'est ce que nous appelons le THEME de la PSEUDODICHOTOMIE. Chez d'autres RHODOPHYCEES, par contre, la division de l'initiale est transverse, elle conduit à un autre THEME, celui de la variante "GELIDIUM" (Fig.158-A). L'analyse d'un certain nombre de figures ou de schémas proposés par les auteurs (KYLIN, 1956), suggère l'existence de plusieurs variantes autour du THEME de la PSEUDODICHOTOMIE : (1) la variante multiaxiale "PEYSONNELIA" (Fig.158-B), (2) la variante sympodiale "DICTYURUS" (Fig.158-C) et (3) la variante monopodiale "GRACILARIA" (FIG. 158-D) que partagent des algues comme CRYPTOSIPHONIA sp. et CYSTOCLONIUM sp. qui, dans le cadre des L-systèmes, présentent le même rapport m/n .

12 - De par l'organisation architecturale et les modalités de développement de son thalle, GRACILARIA ressortit sans conteste au THEME CLADOMIEN. Cependant, l'absence de pleuridies -c'est notre interprétation-, la coalescence des microrameaux en une structure massive, la CAULIDIE (CHADEFAUD, 1968) en font, une structure complexe dérivée, le METACLADOME (I'HARDY-HALOS, 1984).

13 - D'un point de vue phylogénétique, GRACILARIA, réalise incontestablement par rapport au CLADOMOTHALLE, au PARACLADOME et par rapport aux thalles "LITHOPHYLLOIDES", un progrès, à la fois par SIMPLIFICATION -suppression du

système pleuridien- et par SPECIALISATION de la fonction édifiatrice du cladomothalle dont l'émergence est assurée grâce à l'activité segmentogène d'une cellule unique et non plus, comme chez le paracladomothalle, par le développement d'un faisceau de cellules (FIG.159).

PROBLEMES NON RESOLUS ET PERSPECTIVES.

La structure massive et la coalescence des microrameaux d'une part, l'absence de repères morphologiques précis d'autre part, furent les difficultés majeures, de ce travail. Nous avons néanmoins tenté et réussi partiellement à les surmonter, notamment dans le domaine morphologique, ontogénétique et cytomorphologique. Nous savons désormais comment se construit le thalle de *GRACILARIA verrucosa* (HUDS.) PAPPENFUSS. Il reste néanmoins de nombreuses zones d'obscurité. Nous n'en évoquerons que deux, les plus importantes à notre avis.

1- Le problème majeur non résolu, c'est évidemment celui de l'existence ou non de microrameaux pleuridiens, existence dont relève le statut métacladomien de *GRACILARIA*. En fait, la question doit être nuancée, car "la différenciation d'une feuille, d'une pleuridie ou d'un axe orthotrope n'est pas un phénomène abrupt mais graduel" (ROUX, comm. pers., 1987); elle dépend de l'environnement et du temps. Ainsi chez *ANTITHAMNION*, les coxales, dont la vocation est pleuridienne, peuvent lorsqu'elles sont soustraites à l'influence de l'axe cladomien, engendrer des cladomes axillaires (L'HARDY-HALOS, 1975 ; 1984). Lorsqu'on sectionne une fronde de *GRACILARIA*, quelques cellules corticales tapissant la périphérie de la surface de coupe, édifient chacune, une nouvelle fronde. On serait tenté d'affirmer au vu des résultats, qu'elles se comportent comme des initiales de cladomothalle et on aurait raison de l'affirmer. Cela n'exclut pourtant pas le fait, que ces mêmes cellules en d'autres circonstances en initiant des poils par exemple, se comportent comme des éléments à croissance limitée. Un autre exemple peut-être évoqué. Les coupes longitudinales axiales de fronde adulte montrent fréquemment en microscopie

électronique de petites cellules lenticulaires, disposées sur les flancs des cellules médullaires ou pérимédullaires (FIG.126 : C1) ; on découvre curieusement, de telles cellules, sur des "cals" distaux de fragments de frondes cultivés en conditions émergées (FIG.160). S'agit-il de cellules coxales inhibées, de pleuridies réduites à ces mêmes cellules coxales? Enfin un dernier exemple, celui de l'initiation des cellules-mères des sporocystes et des gamétocystes qui prennent naissance aux dépens des cellules corticales -apicales IIres, IIIres, IVres- (KLING et BODARD, 1986). Nous pensons devoir les interpréter comme des éléments de cladomes fertiles, tout comme les brachycladomes fertiles de *PLUMARIA elegans* (HALOS, 1964).

En fait le véritable problème qui par delà les termes est posé, et qui devra être résolu, c'est celui de l'EPIGENOTYPE -ensemble des corrélations-, responsable du contrôle de l'édification et de la croissance du thalle de *GRACILARIA*. C'est peut-être à ce prix, qu'une véritable modélisation de la morphogénèse de *GRACILARIA* et des *ALGUES* qui lui sont affines, sera possible.

2 - Un autre problème non résolu est celui de l'influence causale sur les processus morphogénétiques, des différences cytomorphologiques qui ont été relevées au cours de la transition d'un stade ontogénique à l'autre. Les images que nous avons présentées dans ce travail, sont des instantanés fugitifs qui ne peuvent pas réellement rendre compte de ce lien de causalité. L'essentiel des structures cytologiques étant reconnu, il conviendra donc d'étudier dans le contexte des cultures *in vitro*, mais également à partir d'individus suivis dans leur milieu naturel, la relation générale STRUCTURE CYTOMORPHOLOGIQUE \Leftrightarrow FONCTION MORPHOGENETIQUE. A la faveur de ce travail, la dynamique nucléaire devra être précisée et son apparente quiescence si fréquemment observée, expliquée.

Les cultures de protoplastes de *GRACILARIA verrucosa* (HUDS.) PAPENFUSS, déjà entreprises dans certaines équipes de recherche, devraient figurer parmi les outils de choix pour résoudre quelques problèmes fondamentaux de la morphogénèse de cette RHODOPHYCOPHYTE.

*** BIBLIOGRAPHIE ***

- ABELARD, Ch. & M.-Th. L'HARDY-HALOS, 1973. A propos de l'ontogenèse des cladomes surnuméraires et notamment des cladomes épirhizoïdiens chez quelques Déléssériacées (Rhodophycées, Cérariales). *Rev. alg. N.S.*, 11: 72-90.
- ABELARD, Ch., 1977. Essai de mise en évidence des corrélations morphogènes entre des éléments d'un même cladome chez l'*Apoglossum ruscifolium* (Turner) J. Agardh (Déléssériacées, Cérariales). *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, 22: 111-119.
- AGHAJANIAN, J.G. & M.H. HOMMERSAND, 1980. Growth and differentiation of axial and lateral filaments in *Batrachospermum Sirodotii*. *Phycol.*, 16 : 15-28.
- AGARDH, J.G., 1852. *Species, genera et ordines algarum*. II, 2 : 702.
- ALLEN, C.D. & J. L. SCOTT, 1977. Unusual dictyosome morphology and vesicle formation in tetrasporangia of the marine red alga *Polysiphonia denudata*. *J. Ultrastr. Res.*, 58 (3): 289-298.
- ANDREWS, J.H., 1976. The pathology of marine algae. *Biol. Rev.*, 51: 211-253.
- ANS, B. & RAOULT J.P., 1978. L-System Strategy : The associated growth of a characteristic type of multicellular development. *Int. J. Systems Sci.*, 9, 1 : 85-95.
- ARDRE, F., 1978. Sur les cycles morphologiques des *Gymnogongrus crenulatus* (Tun.) J. Ag. et du *Gymnogongrus devoniensis* (Grev.) Schott. (Gigartinales, Phyllophoracées) en culture. *Rev. Algol.*, 13 : 151-176.
- BAERT, F & Y. TINEL, 1984. *Comm. pers.*
- BANBURY, G.H., 1959. Phototropism of lower plants in : RUHLAND W., éd. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Springer Verlag. 17/2 : 492-524.
- EARTHELET, L., 1985. *Version Calc. Ed. Version Soft. Paris.*
- BELL, A.D., D. ROBERTS & A. SMITH. 1979. Branching patterns : the simulation of plant architecture. *J.Theor.Biol.*, 81 (2) : 3515.
- BERKALOFF, C., 1963. Les cellules méristématiques d'*Himantalia lorea* (L.) S.F. Gray. Etude au microscope électronique. *J. microscopique, Paris*, 2 : 213-228.
- EERQUIST, P.L., 1959. A statistical approach to the ecology of *Hormosira banksii*. *Bot. Mar.*, 1 : 22-53.

- BERT, J., 1981. Recherches anatomiques et cytologiques sur *Dilsea carnosa* (Schmidel) O. Kuntze. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 108: 37-42.
- BERTHIER, J., 1972. Recherches sur la structure et le développement de l'apex du gamétophyte feuillé des mousses. *Rev. Bryol. Lichén.*, 38 : 421-551.
- BIRD, N.L., 1975. Culture and field studies on the growth and reproduction of *Gracilaria* sp. in the Maritime Province of Canada. M.Sc. Thesis Acadia University Wolfville N.S.
- EIRD, N., J. McLACHLAN & D. GRUND, 1977. Studies on *Gracilaria*. V - In vitro life history of *Gracilaria* sp. from the Maritimes Provinces. *Canad. J. Bot.* 55, 10 : 1282-1290.
- EIRD, C.J., J.P. VANDENMEER & J. McLACHLAN, 1982. A comment on *Gracilaria verrucosa* (Huds. Papenf. (Rhodophyta, Gigartinales). *J.mar. biol. Ass. U.K.* , 62 : 453-459.
- EIRD, C.J. & J. McLACHLAN, 1984. Taxonomy of *Gracilaria* : evaluation of some aspects of reproductive structure. *Hydrobiologia*, 1167 : 41-62.
- EISALPUTRA, T., 1974. Plastids. In : *Algal Physiology and Biochemistry*. Ed. Stewart W.D.P., Blackwell Scientific Publications. Oxford. : 124-160.
- EODARD, M. 1967. Sur le développement des cystocarpes des *Gracilaria* et *Gracilariopsis* au Sénégal. *Bull. I.F.A.N., sér. A*, 29 (3) : 869-897.
- EODARD, M., KLING, R. 1977. Influence de l'ablation de la cellule apicale dans l'apparition des néoformations chez *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.*, 30, (1-2) : 1-4.
- BOILLOT, A., 1961. Recherches sur le mode de développement des spores et sur la formation de la fronde adulte chez les Champiacées (Rhodyméniales). *Rev. Gén. Bot.*, 68 : 686-719.
- BOILLOT, A., 1965. Sur l'alternance des générations hétéromorphes d'une Rhodophycée, *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützing (Gigartinales, Furcellariacées). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 261 : 4191-4193.
- BONEY, A.D., 1975. Regeneration from excised pseudolateral branches of *Heterosiphonia plumosa* (Ellis) Batt. *New Phytologist*, G.B., 74 (1) : 93-100.
- BONEY, A.D., 1981. Mucilage : the ubiquitous algal attribute. *Br. Phycol. J.* 16 : 115-132.
- BONNOT, E. -J., 1968. Contribution à la connaissance structurale de l'apex du gamétophyte feuillé des Bryales. Thèse Doc. Etat, Fac. Dijon, 273 p.
- BORDEN, C.A. & J.R. STEIN, 1969. Reproduction and early development in *Codium fragile* (Suringar) Hariot (Chlorophyceae). *Phycologia*, 8 : 91-99.
- BOROWITZKA, M.A., 1978. Plastid development and floridean starch grain formation during carposporogenesis in the coralline red alga *Lithotrix aspergillum* Gray. *Protoplasma*, Aut., , 95, 3 : 217-228.

- BOUCK, 1962. Chromatophore development, pits and other fine structure in the red alga *Lomentaria baileyana* (Harv.) Farlow. *J. Cell. Biol.*, 12 : 553-569.
- BOULIGAND, Y., 1985. Brisure de symétrie et Morphogenèse biologique. *La Vie des Sciences. C. R. Acad. Sci.*, 2, 2 : 121-141.
- BOUTEILLE, M., 1984. Hybridation moléculaire in situ. Comm. dans le cadre de la " Journée Radioautographie : Célébration du Cinquantenaire de la découverte de la radioactivité artificielle. *Soc. Fr. Microsc. Elect.*
- BOWEN, K.Y., 1971. The growth and Development of the Deep growing Marine red alga *Maripelta rotata* (Dawson) Dawson. Ph. D. Thesis, Univ. California, San Diego.
- BRACHET, J. & S. BONOTTO, 1970. *Biology of Acetabularia*. Academic Press, New York.
- BRAVAIS, L. et A., 1837. Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. *Ann. Sci. Nat., Bot. Biol. Vég.*, 1 : 42-110; 193-221; 291-348; 8 : 11-42.
- BRAWLEY, S.H. & R. WETHERBEE. 1981. Cytology and Ultrastructure. In : LOBBAN C.S. & M.J. WYNNE. *The Biology of Seaweeds*. Botanical Monographs., Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, 17, 786 p.
- BRECHIGNAC, F., 1985. Photosynthèse et photorespiration chez la macroalgue marine *Chondrus crispus*. Substrat carboné absorbé et nature de la prise d'oxygène. Thèse Doc. Etat, Sc. Nat. , Paris 7 : 112 p.
- BRESSAN, G. & E. COMELLI, 1977. Observation en culture sur les phases initiales du développement de *Peysonnelia squamaria*. *Marine Biology*, 40 : 299-302.
- BRIAN, E. & E.E. LAPOINTE, 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.
- BRIERE, C., 1982. Analyse quantitative et modélisation du développement du protonéma des Bryales. Mémorisation de l'activité apicale et ramification. Thèse Doc. Etat, Inst. Nat. Polyt. Toulouse, 197 p.
- BRISSEAU-MIRBEL, C.F., 1806. *Histoire Naturelle générale et particulière des plantes*. Paris, 3 : p.75.
- BROWN, D.L. & T.E. WEIER, 1970. Ultrastructure of the freshwater alga *Batrachospermum*. I- Thin section and freeze-etch analysis of juvenile and photosynthetic filament vegetative cells. *Phycologia*, 9 : 217-235.
- BUGGELN, R.G., 1974. Negative phototropism of the haptera of *Alaria esculenta* (Laminariales). *J. Phycol.*, 10 : 80-82.
- BUGGELN, R.G., 1981. Morphogenesis and Growth regulators. In : LOBBAN Ch. S. & WYNNE M.J. *The Biology of seaweeds*. Botanical Monographs, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, 17 : 627-660.

- BUGNON, F., 1961. Sur l'existence de thalles parenchymateux chez les Floridées. *Bull. Soc. bot. (Fr.)*, 108, 1-2 : 24-31.
- BUGNON, F., 1980. Bases fondamentales pour l'étude de la ramification chez les Végétaux. Principales modalités de ce phénomène. *Bull. Soc. bot. Fr., Actual. bot.*, 127, 2 : 5-14.
- EUIS, R., 1974. L'analyse factorielle : ses principes, sa place dans la Biologie quantitative de la croissance et du développement. *Physiol. Vég.*, 12 : 467-487.
- EUIS, R. & H. BARTHOU. 1981. Modélisation du développement végétal : activité méristématique apicale et gradients morphogénétiques de l'axe caulinaire. *Sém. Ecol. Biol. Théor., ENSTA, Paris* : 399-431.
- BUNNING, E., 1937. Phototropismus und Carotinoide. I - Phototropische Wirksamkeit von Strahlen verschiedener Wellenlängen und Strahlungsabsorption in Pigment bei *Pilobolus*. *Planta*, 26 : 719-736.
- BUNNING, E., 1937. Phototropismus und Carotinoide. II - Das Carotin der Reizaufnahmezone von *Pilobolus*, *Phycomyces* und *Avena*. *Planta*, 27 : 148-158.
- BURNS A.R., OLIVEIRA L. & EISALPUTRA T., 1984. A cytochemical study of cell wall differentiation during bud initiation in the brown alga *Sphacelaria furcigera*. *Bot. Mar.*, 27 : 45-54.
- BURR, F.A. & WEST, J.A., 1970. Light and electron microscope observations on vegetative and reproductive structures of *Bryopsis hypnoides*. *Phycologia*, 9 : 17-38.
- BURR, F.A. & WEST J.A., 1971. Protein Bodies in *Bryopsis hypnoides* : their Relationships to Wound-Healing and branch System Development. *J. Ultrastr. Res.*, 35 : 476-498.
- BURROWS, E.M., 1956. Growth control in the Fucaceae. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 2 : 163-170.
- BURROWS, E.M., 1961. Experimental ecology with particular reference to the ecology of *Laminaria saccharina* (L.) Lamouroux. In *Recent Advances in Botany*. Univ. Toronto Press, Toronto : 187-189.
- BUVAT, R., 1955. Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol.*, 31 : 595-656.
- CABIOCH, J., 1972. Etude sur les Corallinacées. II - La Morphogenèse; Conséquences systématiques et Phylogénétiques. *Cah. biol. mar.*, 13 : 137-288.
- CABIOCH, J. & G. GIRAUD, 1978. Comportement cellulaire au cours de la régénération directe chez le *Mesophyllum lichenoides* (Ellis) Lemoine (Corallinacées). *C. R. Acad. Sci. Paris, D*, 286, 24 : 1783-1785.
- CABIOCH, J., 1980. Le parasitisme du *Choreonema thuretii* (Bornet) Schmitz (Rhodophycées, Corallinacées) et son interprétation. *C. R. Acad. Sci., Paris, D*, 290 : 701-710.

- CABIOCH, J. & G. GIRAUD, 1981. Sur les particularités cytologiques de l'*Hildenbrandia prototypus* Nardo (Rhodophycées, Cryptonémiales) et les affinités possibles du genre. C. R. Acad. Sci., Paris, 292 : 191-195.
- CABIOCH, J. & G. GIRAUD, 1982. La structure hildenbrandioïde : stratégie adaptative chez les Floridées. Phycologia, 21 : 307-315.
- CALABRESE, G. & G.F. FELICINI, 1973. Research on red algal pigments. 5. The effect of the intensity of white and green light on the rate of photosynthesis and its relation with pigment components in *Gracilaria compressa*. Phycologia, 12, (3/4) : 195-199.
- CALVERT, H.E., 1976. Culture studies on some Florida species of *Caulerpa* : Morphological response to reduced illumination. Br. Phycol. J., 11 : 203-214.
- CANDIPAN, R.C. & F.S. SJOSTRAND, 1984. An analysis of the contribution of the Preparatory technique to the appearance of condensed and orthodox conformation of liver Mitochondria. J. Ultrastr. Res., 89 : 281-294.
- CAUSEY, N. B., J.P. PRYTHERCH, J. McCASKILL, H.J. HUMM & F.A. WOLF, 1956. Influence of environmental factors upon the growth of *Gracilaria confervoides*. Bull. Duke Univ. Mar. Sta., 3 : 19-24.
- CHADEFAUD, M., 1948. Sur les anastomoses interfilamenteuses de la Floridée incrustante *Petrocelis cruenta*. Bull. Soc. Bot. Fr. : 365-367.
- CHADEFAUD, M., 1952. La Leçon des algues. Evolution et Phylogénie chez les Végétaux. Coll. Int. CNRS. Evolution et PHYlogénie chez les végétaux. Ann. Biol., 7, 28 : 9-25.
- CHADEFAUD, M., 1960. Végétaux non vasculaires. Cryptogamie. Traité de Botanique systématique. Masson et Cie, 1, 1018 p.
- CHADEFAUD, M., 1968. Morphologie des Végétaux inférieurs : données fondamentales et problèmes. Bull. Soc. Bot. (Mém. 1968) : 1-25.
- CHAMBERLAIN, A. H. L. & L.V. EVANS, 1973. Aspects of spore production in the red alga *Ceramium rubrum*. Protoplasma, 76 : 139-159.
- CHARDARD, R., 1975. Origine des microfibrilles de la paroi chez le *Closterium acerosum* : rôle du Golgi. C. R. Acad. Sci., D, 280 (1) : 25-28.
- CHEMIN, E., 1924. La sensibilité au contact chez les algues. Rev. Alg., 1 : 213-222.
- CHEMIN, J., 1937. Le développement des spores chez les Rhodophycées. Rev. Gén. Bot., 49 : 205-234; 353-374; 424-448.
- CHEN, C., 1977. The sporophyte of *Ahnfeltia plicata* (Huds) Fries (Rhodophyceae, Gigartinales) in culture. Phycologia, 16 : 163-168.
- CHEN, L.C.W. & A.R.A. TAYLOR, 1978. Medullary tissue culture of the red alga *Chondrus crispus*. Can. J. Bot., 56 : 883-886.

- CHEN, M. & G.Z. REN, 1983. Studies on the culture of sporelings of *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. I- The process of germination of spores. 11th Int. seaweed Symp. Chine (Communication non parue dans *Hydrobiologia*, 1984, 116/117).
- CHEN, J.C.W. & W.F. JACOBS, 1966. Quantitative study of development of the giant coenocyte *Caulerpa prolifera*. *Ann. J. Bot.*, 53 : 413-423.
- CHIHARA, M., 1962. Life cycle of the bonnemaisoniaceous algae in Japan (2). *Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku Sect.*, 11B : 27-53.
- CHOWDARY, Y.E.K & G.JOSE 1978. Effect of red and far-red light on the germination of swarmers of *Trentepohlia effusa* (Kremp.) Hariot. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 173 : 377-380.
- CODOMIER, L., 1969. Sur l'alternance de générations hétéromorphes du *Neurocaulon grandifolium* (Rhodophycées, Gigartinales). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 269 : 1060-1062.
- COHEN, D., 1967. Computer simulation of biological pattern formation processus. *Nature*, 216 : 246-248.
- COLE, K. & R.G. SHEATH, 1980. Ultrastructural changes in major organells during spermatial differentiation in *Bangia*. *Protoplasma*, 102 : 253-279.
- COOKE, T. J. & D. J. Jr. PAOLILLO, 1980. The control of the orientation of celle division in fern gametophytes. *Ameri. J. Bot.* , 67, 9 : 1320-1333.
- COOPER, S., 1979. A unifying model for the G-1 period in prokaryotes and eukaryotes. *Nature, London*, 280 : 17-19.
- CORTEL-BREEMAN, A.M., 1975. The life history of *Acrosymphyton purpuriferum* (J. Ag.) Sjoest. (Cryptonemiales). Isolation of tetrasporophytes. *Acta Bot. Neerl.*, 24, 2 : 111-127.
- COSSON, J., 1973. Action de la température et de la lumière sur l'émission des spores de *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 275, 2501.
- COSSON, J., P. GAYRAL & R. JACQUES, 1976. Action de la composante spectrale de la lumière sur la croissance et la reproduction des gamétophytes de *Laminaria digitata* (L.) Lam. (Phéophycées, Laminariales). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 283, 11, D : 1293-1296.
- COUTE, A., 1971. Sur le cycle morphologique du *Liagora tetrasporifera* comparé à celui du *L. distenta* (Rhodophycées, Némalionales, Helminthocladiacées). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 273 : 626-629.
- COUDERC, H., J. RAYNAL & R. GORENFLOT, 1981. Analyse stéréométrique de chromosomes avec représentation graphique par ordinateur. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 128 (1) : 39-42.
- CRAIGIE, J. S., Z.C. WEN & J.P. VAN DER MEER, 1984. Interspecific, intraspecific and nutritionally - determined variations in the composition of agars from *Gracilaria* sp. *Bot. Mar.*, 27, 2 : 55-62.

- DAHL, A.L., 1971. Development, form and environment in the brown alga *Zonaria farlowii* (Dictyotales). *Bot. Mar.*, 14 : 76-112.
- DAMMAN, H., 1930. Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Helgoländer Meeresalgen. *Wiss. Meeresunters., N. F. Abt. Helgoland*, 18 (4) : 1-36.
- DAWSON, E.Y., 1949. Studies of Northeast Pacific Gracilariaceae. Allan Hancock Foundation Publications, Univ. Southern California Press, Los Angeles, California : 1-54.
- DEBOER, J. A., H.J. GUIGLI, T.L. ISRAEL & C.F. D'ELIA, 1978. Nutritional studies of two red algae I- Growth rate as a function of nitrogen source and concentration. *J. Phycol.*, U. S. A. , 14, 3 : 261-266.
- DE CEW, T.C. & J.A. WEST, 1981. Life history in the Phyllophoraceae (Rhodophyta, Gigartinales) from the Pacific coast of North America. I- *Gymnogongrus linearis* and *G. leptophyllus*. *J. Phycol.*, 17 : 240-250.
- DELANNOY, C., 1985. Les Fichiers en Basic sur Apple. Ed. Eyrolles, Paris, 135 p.
- DELIVOPOULOS, S.G., 1982. A light and electron microscopy study on carposporogenesis of the marine red alga *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss. Thèse Doc., Botanical Inst. Univ. Thessaloniki (Grèce). 201 p..
- DELIVOPOULOS, S.G. & P. KUGRENS, 1984. Ultrastructure of carposporogenesis in the parasitic red alga *Fauchecolax attenuata* Stech (Rhodymeniales, Rhodymeniaceae). *Amer. J. Bot.*, 71: 1245-1259.
- DELIVOPOULOS, S.G. & TSEKOS, I., 1986. Ultrastructure of carposporogenesis in the red alga *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Gigartinales, Gracilariaceae). *Bot. Mar.*, 29 : 27-35.
- DEMARLY, Y., 1979. Organisation du polymorphisme. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 126, Actual. bot., 2 : 105-111.
- DENFFER, D.v., F. EHRENDORFER, K. MAGDEFRAU & H.ZIEGLER, 1978. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 1078 p..
- DENIZOT, M., 1968. Les algues Floridées encroûtantes. Thèse Doc. Etat, Museum Hist. Nat., Paris, 310 p.
- DESTOMBE, C., VALERO, M., P. VERNET, J. GODIN & D. COUVET, 1986. Pourquoi y - a-t'il autant d'haploïdes que de diploïdes dans les populations de *Gracilaria verrucosa*. *Coll. Nat., C.N.R.S. " Biologie des Populations"* : 492-499.
- DEXHEIMER, J., J. MULLER & A. RIEDACKER., 1982. Etude ultrastructurale des coiffes de racines de chêne (*Q. robur*), I- Les pivots. *Can. J. Bot.*, 60, 5 : 610-629
- DHAINAUT, A., M. PORCHET, 1977. Evolution des constituants glucidiques de l'ovocyte de *Perinereis cultrifera* (Annélide Polychète) dans les conditions naturelles. III- Etude autoradiographique des ovocytes submâtures. *Rev. Biol. Cell.*, 28, 3 : 233-240.

- DIDIER, P., 1970. Sur l'ultrastructure et les modalités d'élaboration des némademes chez quelques Ciliés hyménostomes péniculiens frontoniidae. *Protistologica*, VI (4) : 373-382.
- DION, P., 1979. Etude biologique de *Gigartina stellata* (Stackhouse) Batters et de *Petrocelis cruenta*. J. Agardh (Rhodophycées, Gigartinales). These Doct. 3^e cycle; Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 72 p..
- DIXON, P.S., 1966. On the form of the thallus in the Florideophyceae. In : Trends in Plant Morphogenesis Ed. E.G. Cutter : 45-63.
- DODGE, J.D., 1973. The fine structure of Algal Cells. Academic Press, London.
- DONATI, V., 1750. Storia naturale marine dell'Adriatico. Venezia.
- DONG HO KIM, 1970. Economically important seaweeds in Chile : -I Gracilaria. *Bot. Mar.*, 13, 2: 140-162.
- DREW, K.M., 1949. Conchocelis-phase in the life history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kuetz. *Nature (Lond.)*, 164 : 748-749.
- DRING, M.J. & K. LUNING, 1975. Induction of two-dimensional growth and hair formation by blue light in the brown alga *Scytosiphon lomentaria*. *Z. Pflanzenphysiol.*, 75 : 107-117.
- DUBOIS-TYLSKI, Th., 1977; Biologie du *Closterium moniliferum* (Bory) Ehrenb. ex Ralfs (Zygothycée, Desmidiace) en culture in vitro. Thèse de Doc. Etat, Univ. Lille-1, 169 p..
- DUCHER, M., 1980. Photomorphogenèse d'une algue verte *Draparnaldia mutabilis* (Roth.) Cedergr. *Nova Hedwigia*, 27 : 187-197.
- DUCHER, M., M. LARPENT-GOURGAUD & J.P. LARPENT, 1975. La notion de photopériodisme chez trois Chlorophycées et une Rhodophycée. *Nova Hedwigia*, 26 : 373-383.
- DUCHER, M., 1987. Croissance, pigments et photosynthèse chez *Draparnaldia mutabilis* (Chaetophorales, Chlorophyta). *Cryptogamie, Algologie*, 2 : 91-100.
- DUCREUX, G., 1968. Sur l'ultrastructure des apex des bourgeons principal et axillaire de *Chara vulgaris*. *C.R. Acad., Sc.*, 267 : 163-166.
- DUCREUX, G., 1974. Influence des corrélations d'inhibition sur la morphogenèse de *Chara vulgaris* cultivé in vitro. *Rev. Cytol. Biol. Veg., Fr.* (paru 1975), 37, 3-4, : 299-308.
- DUCREUX, G., 1975. Corrélations et morphogenèse chez *Chara vulgaris* L. cultivé in vitro. *Rev. gén. Bot.*, 82 : 215-357.
- DUCREUX, G., 1977. Etude expérimentale des corrélations et des possibilités de régénération au niveau de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* J. Agardh. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 18 : 163-184.

- DUCREUX, G., 1979. Quelques aspects cellulaires des problèmes de corrélations et de morphogenèse à partir de deux exemples : *Chara vulgaris* L. et *Sphacelaria cirrosa* J. Agardh. *Bull. Soc. bot., Fr.*, 126, Actual. bot., 2 : 7-19.
- DUCREUX, G., 1983a. Analyse séquentielle du fonctionnement de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* (Sphacélariales, Phéophycées) et caractérisation des potentialités morphogénétiques des cellules initiales. *Cryptogamie : Algologie*, 4, 1-2 : 37-53.
- DUCREUX, G., 1983b. Isolement expérimental des cellules terminales de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh (Sphacélariales, Phéophycées) et analyse comparée de leurs potentialités morphogénétiques. *Phycologia*, GBR, 22/4 : 415-429.
- DUCREUX, G., 1985. Les Characées : des modèles biologiques remarquables. *Cryptogamie*, 6, 1 : 35-50.
- DUFFIELD, E.S., S.D. WAALAND & R. CLELAND, 1972. Morphogenesis in the red alga *Griffithsia pacifica* : regeneration from single cells. *Planta* (Berlin), 105 : 185-195.
- DUJARDIN, L., 1982. Morphogenèse de *Candida albicans* (Robin) Berkhout : Etude physiologique de la chlamydosporulation et interprétation à l'aide de la théorie des Catastrophes. Thèse Doc. Etat, Univ. Lille-I, 143 p..
- DWORETZKY, B., B. KLEIN & P.W. COOK, 1980. Effect of growth substances of "apical dominance" in *Sphacelaria furcigera* (Phaeophyta). *J. Phycol.*, 16 : 239-242.
- DYLEWSKI, D.P., R.M. HARALICK & T.W. KEENAN, 1984. Three-dimensional ultrastructure of the Golgi apparatus in bovine mammary epithelial cells during lactation. *J. Ultrastr. Res.*, 87 : 75-85.
- EDELSTEIN T. & J. McLACHLAN, 1970. Further the life history of *Gloiosiphonia capillaris* (Huds.) Carmichael. *Phycologia*, 9 : 55-59.
- ERRERA L., 1886. Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes. *C.R. Acad. Sci. sér. B*, 103 : 822-824.
- FABRE, M. -C. & J. ORCIVAL, 1982. Données ultrastructurales sur les apex végétatif et sexualisé de *Sphagnum flexuosum*. *C. R. Acad. Sci., Sér. 3, Sci. Vie.* 294, 22 : 1073-1080.
- FAGERBERG, W.R. & C.J. DAWES, 1976. Studies on *Sargassum*. I- A light microscopic examination of the wound regeneration process in mature stipes of *S. filipendula*. *Am.J. Bot.*, 63 : 110-119.
- FAVARD, P., 1978. In BERKALOFF, A., J. BOURGUET, P. FAVARD & J.C. LACROIX. *Biologie et Physiologie cellulaire. II- Appareil de Golgi, Lysosomes, Mitochondries, Cellules et Virus. Coll. Méth., Ed. Hermann, Paris* : 1-35.
- FELDMANN, J., 1936. Sur le phototropisme du *Derbesia Lmourouxii*. *Rev. algol.*, 9 : 145-147.

- FELDMANN, J. & G. MAZOYER, 1937. Sur l'identité de l'*HYMENOCLONIUM* serpens (Crouan) Batters, avec le protonema du *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) C. Ag. C. R. Acad. Sci., Paris, 205 : 1084-1085.
- FELDMANN, J. & G. FELDMANN, 1942. Recherches sur les Bonnemaisoniacées et leur alternance de générations. Ann. Sci. Nat. (Bot.), 11 (3) : 75-175.
- FELDMANN, J. & G. FELDMANN, 1958. Recherches sur quelques floridées parasites. Rev. Gén. Bot., 65 : 49-127.
- FELDMANN, J., 1963a. Les Algues. In : Des ABBAYES H., M. CHADEFAUD, Y. de FERRE, J. FELDMANN, H. GAUSSEN, P.P. GRASSE, M.C. LEREDDE, P. OZENDA & A.R. PREVOT. Botanique, Anatomie, Cycles Evolutifs, Systématique. Paris, : 83-249.
- FELDMANN, J. & G. FELDMANN, 1963b. Une nouvelle espèce de Floridée parasite du genre *Gelidiocaulax* (Gardner). Rev. Gén. Bot., 70 : 557-570.
- FELDMANN, J. & G. FELDMANN, 1967. Deux cas de parasitisme sur des algues marines. Le Botaniste : 185-203.
- FELDMANN, J., 1975. Algues. In : Encyclopaedia Universalis, 1 : 654-660.
- FELDMANN, G. & G. GUGLIELMI, 1976. Ultrastructure des cellules sécrétrices des *Antithamnion* (Rhodophycées). C. R. Acad. Sci., D, 282 (24) : 2163-2166.
- FELDMANN, J., G. FELDMANN & G. GUGLIELMI, 1977. Nouvelle observation sur l'ultrastructure des synapses des Rhodophycées. Rev. Algol., 12, (1-2) : 11-30.
- FELICINI, G.P. & O. ARRIGONI, 1967. Ricerche sulla rigenerazione in coltura di *Pterocladia capillacea*. Giorn. Bot. Ital., 101 (4) : 199-217.
- FELICINI, G.P. & C. PERRONE, 1972. Le rôle des proliférations de la fronde dans le cycle biologique de *Petroglossum nicaeense* (Duby) Schotter (Gigartinales). Phycologia, USA, 11, 2 : 197- 205.
- FELICINI, G.P. & C. PERRONE, 1972. Sulla formazione di galle nella rigenerazione di *Pterocladia capillacea* (Gmel.) Born. et Thur. in coltura. Giornale Bot. Ital., 106, 6 : 351-358.
- FEVRE, M. & J.P. LARPENT, 1980. La ramification : un problème enzymatique. Bull. Soc. bot. Fr., 127, Actual. bot., 2 : 23-29.
- FERRE, M. & H. LE GUYADER, 1984. The geometry of leaf morphogenesis : A theoretical proposition. Acta Biotheoretica, 33 : 85-132.
- FLETCHER, R. L., 1975. Studies on recently introduced brown alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. II - Regenerative ability. Biot. mar., 18 : 157-162.
- FRITSCH, F.E., 1965. The Structure and Reproduction of the Algae. Cambridge, vol. II, 939 p..

- FUGE, H., 1972. Morphological Studies on the structure of univalent sex chromosomes during Anaphase movement in spermatocytes of the Crane Fly Pales *ferruginea*. *Chromosoma* (Berlin), 39 : 403-417.
- FULCHER, R.G., E. MARGARET & M. McCULLY, 1961. Histological studies on the genus *Fucus*. IV- Regeneration and adventive embryony. *Can. J. Bot.*, 47, 11 : 1644-1649.
- FULCHER, R.G. & M. McCULLY, 1969. Laboratory cultures of the intertidal brown alga *Fucus vesiculosus*. *Can. J. Bot.*, 47 : 219-222.
- FULCHER, R.G., E. MARGARET & M. McCULLY, 1961. Histological studies on the genus *Fucus*. V - An autoradiographic and electron microscopic study of the early stages of regeneration. *Can. J. Bot.*, 49 : 161-165.
- GAETANO, M., G.M. GARCIULO, F. DE MASI & G. TRIPODI, 1985. A study of *Gracilaria dendroides* sp. nov. (Gigartinales, Rhodophyta) from the Bay of Naples. *Br. phycol. J.*, 20 : 357-364.
- GAILLARD, J. & M.-Th. L'HARDY-HALOS, 1977. A propos de la morphogenèse du *Dictyota dichotoma* : phénomènes corrélatifs mis en évidence sur les tronçons apicaux isolés expérimentalement. *Rev. Algol. Fr.*, 12, 1-2 : 101- 110.
- GAILLARD, J. & M.-Th. L'HARDY-HALOS, 1979. Corrélations de croissance chez le *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamouroux (Phéophycée, Dictyotale) : contrôles mutuels de l'apex et de la base du thalle au cours du développement des gamétophytes juvéniles. *Rev. Algol. Fr.*, 14, 2 : 149-162.
- GAILLARD, J. & M.-Th. L'HARDY-HALOS, 1980. Croissance et Ramification chez le *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamouroux (Phéophycée, Dictyotale) : résumé des résultats expérimentaux. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 127, Actual. bot., 2 : 83-85.
- GAILLARD, J. & M.-Th. L'HARDY-HALOS, 1984. Morphogenèse du *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamouroux (Phéophycée, Dictyotale). *Ann. Sci. Nat. Bot., Paris*, 13, 6 : 11-133.
- GAYRAL, P. & J. COSSON, 1986. *Connaître et reconnaître les algues marines*. Ed. Ouest-France : 220 p.
- GIRAUD, G. & J. CABIOCH, 1976. Etude ultrastructurale de l'activité des cellules superficielles du thalle des Corallinacées (Rhodophycées). *Phycologia*, 15 : 405-414.
- GIRAUD, G. & J. CABIOCH, 1983. Inclusions cytoplasmiques remarquables chez les Corallinacées. *Ann. Sc. Nat. Bot., Paris*, 5 : 29-43.
- GIRAUD, G. & J.C. ROLAND, 1981. Utilisation de deux méthodes d'analyse tridimensionnelle. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Actual. bot., 128 (1) : 31-37.
- GODIN, J., 1985. *Biologie des Laurencia du Littoral Boulonnais*. Thèse Doc. Sci. Nat., Univ. Lille-I, 259 p..
- GOFF, L.J. & A.W. COLEMAN, 1985. The rôle of secondary pit connections in red algal parasitism. *J. Phycol.*, 21 : 483-508.

- GOLDSTEIN, M.C., 1973. Regeneration and vegetative propagation of the agarophyte *Gracilaria debilis* Forsskal) Boerg. (Rhodophyceae). *Bot.Mar.*, 16 : 226-228.
- GORI, P., 1980. Ultrastructure of carpospores in *Gastroclonium ovatum* (Rhodymeniales). *Protoplasma*, 103 : 263-271.
- GRAS, B., 1985. Version Graphe. Ed. Version Soft, Paris.
- GREVILLE, R.K., 1830. *Algae Britannicae*. Edinburgh : I- LXXXVIII and 1- 218.
- GORENFLOT, R., 1986. *Biologie végétale : plantes supérieures : I- Appareil végétatif*. 2° éd. Masson et Cie, Paris, New york, 238 p..
- GORI, P., 1980. Ultrastructure of carpospores in *Gastroclonium ovatum* (Rhodymeniales) . *Protoplasma*, 103 (3) : 263-271.
- GRIEG-SMITH, E., 1955. Cytological observation in *Gracilaria multipartita*. *Br. Phycol. Bull.*, 1 : 4-5.
- GROS, C., 1978. Le genre *Cystoseira* sur la Côte des Albères : Répartition, Ecologie, Morphogenese. Thèse 3° cycle, Biol. Vég. Mar., Univ. Paris-VI, 115 p..
- GUTKNECHT, J., 1965. Ion distribution and transport in the red alga *Gracilaria foliifera*. *Biol. Bull.*, 129 : p.495.
- HALLE, F., 1979. Les Modèles architecturaux chez les arbres tropicaux; une approche graphique. In : *Elaboration et justification des modèles*. Ed. Maloine : 537-550.
- HALLET, J.N., 1969. Durée du cycle mitotique dans le point végétatif de *Polytrichum formosum* Hedw. *C.R.Acad.Sci.*, 269 : 2080-2090.
- HALOS, M.-Th., 1964. Etude morphologique et systématique de quelques Céramiacées de la Manche. Thèse 3° cycle, Univ., Paris- VI, 119 p..
- HARA Y. & CHIHARA, M., 1974. Comparative studies on the chloroplast ultrastructure in the Rhodophyta, with special reference to their taxonomic significance. *Sci. Rep. Tokyo, Kyoiku Daigaku Sec. B*, 15 : 209-235.
- HARFAUT, C., 1972. Contribution à l'étude morphogénétique de *Furcellaria fastigiata* (L.) LAm. et de *Polyides rotundus* (Huds.) Grev.. DEA Lab. Algol., Univ. Lille-I, 50 p..
- HARRIS, R.E., 1962. Contribution to the taxonomy of *Callithamnion* (Lyngbye) Nägeli. *Bot.Not.*, Lund, 115 : 1.
- HARTMANN, T. & W. ESCHRICH, 1969. Stofftransport in Rotalgen. *Planta*, 85 : 303-312.
- HAY M. E., J. N. NORRIS, 1984. Seasonal reproduction and abundance of six sympatric species of *Gracilaria* Grev. (Gracilariacées, Rhodophyta) on a Caribbean subtidal sand plain. *Hydrobiologia*, 116-117 : 63-94.

- HAWKINS, E.K., 1974a. Golgi vesicles of uncommon morphology and wall formation in the red alga *Polysiphonia* sp. *Protoplasma*, 80, (1-3) : 1-14.
- HAWKINS, E.K., 1974b. Growth and differentiation of the Golgi apparatus in the red alga *Callithamnion roseum*. *J. Cell. Sci.*, 14 (3) : 633-655.
- HEBANT, C.R., R. HEBANT-MAURI & J. EARTHONNET, 1978. Evidence for division and polarity in apical cells of Bryophytes and Pteridophytes. *Planta*, 138 : 49-52.
- HOCQUETTE M. & LALOUX, L., 1960. La cellule tétraédrique de l'apex de la tige de *Polypodium vacciniifolium* Willd. n'est qu'une cellule épidermique. *C.R.Acad. Sc.*, 250 : 744-745.
- HOYLE, M.D., 1977. *Gracilaria epihippisoru* sp. nov. a new species from the Island of Hawaii. *Phycologia*, USA, 16, 3: 259-264.
- HOYLE, M.D., 1978a. Agar studies in two *Gracilaria* sp. (*G. bursapastoris* and *G. Coronopifolia*) from Hawaii. I - Yield and gel strength in the gametophyte and tetrasporophyte generations. *Bot. Mar.*, 21 : 347-352.
- HOYLE, M.D., 1978b. Agar studies in two *Gracilaria* sp. (*G. bursapastoris* and *G. Coronopifolia*) from Hawaii. II- Seasonal Aspects. *Bot. Mar.*, 21 : 347-352.
- HOYLE, M.D., 1978c. Reproductive phenology and growth rates in two species of *Gracilaria* from Hawaii. *J.Exp. Biol. Ecol.*, 35 : 273-283.
- HOYLE, M.D., 1978d. *Gracilaria abbottiana* sp. nov. a second intertidal species of *Gracilaria* from the Island of Oahu, Hawaii. *Phycologia*, USA, 17, 3 : 299-303.
- HUDSON, G., 1762. *Flora anglica*. London Ed., 1 : 470-474.
- ISAAC, W.E., 1956. The ecology of *Gracilaria confervoides* (L.) Grev. in South Africa, with special reference to its ecology in the Saldanha-Langabaan Lagoon. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 2 : 173-185.
- JAFFE, L., 1958. Tropistic responses of zygotes of Fucaceae to polarized light. *Exptl. Cell Research*, 15 : 282-299.
- JEAN, R.V., 1983. *Croissance végétale et Morphogenèse*. Ed. Mann, Paris 322 p.
- JENNEBORG, L.-H., 1977. *Eurychasma* infection of marine algae. Changes in algal morphology and taxonomical consequences. *Bot. Mar.*, 20 : 99-507.
- JOHNSON, C.K., 1982. ORTEP : A Fortran Thermal-Ellipsoid plot programm for crystal structure illustrations. Oak Ridge National Laboratory, Tennessee, Union Carbide Corporation, US Atomic Energy Commission.
- JOHNSON, E.M. & J.J. CAPOWSKI, 1983. A system for the three-dimensional reconstruction of biological structures. *Computers and Biomedical Research*, 16 : 79-87.
- JONES, W.E., 1956. Effect of spore coalescence in the early development of *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf.. *Nature*, Lond., 178 : 426-427.

- JONES, W.E., 1959a. The growth and fruiting of *Gracilaria verrucosa*. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 38 : 47-56.
- JONES, W.E., 1959b. Experiments on some effects of certain environmental factors on *Gracilaria verrucosa*. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 38 : 153-167.
- JORDAN A.J., & R.L. VADAS, 1972. Influence of environmental parameters on intraspecific variation in *Fucus vesiculosus*. Mar. Biol., 14 : 248-252.
- JUNGERS, V., 1933. Recherches sur les plasmodesmes chez les Végétaux; II- Les synapses des Algues Rouges. Cellule, 42 : 77-28.
- JUSSIEU A.L., 1789. Genera Plantarum secundum ordines naturalis disposita. Paris.
- KABBARA, O., 1978. Recherches sur la structure et le fonctionnement de l'apex végétatif dans le genre *Cystoseira* (Phéophycées, Fucales). Thèse Doc. 3° cycle, Univ. Paris VI.
- KATAOKA, H., 1975. Phototropism in *Vaucheria geminator*. II - The mechanism of bonding and branching. Plant Cell Physiology, 16 : 439-448.
- KATSAROS, C., GALATIS, B. & K. MITRAKOS, 1983. Fine structural studies on the interphase and dividing apical cells of *Sphacelaria tribuloides* (Phaeophyta). J. Phycol., 19 : 16-30.
- KATSAROS C. & B. GALATIS, 1985. Ultrastructure Studies in Thallus Development in *Dictyota dichotoma* (Phéophycées, Dictyotales). Br. Phycol. J., 20 : 263- 276.
- KHAILOV, K.M., V.I. KHOLODOV, Y.K. FORSOV & A.V. PRASUKIN, 1978. Thalli of *Fucus vesiculosus* in ontogenesis : changes in morpho-physiological parameters. Bot. Mar., 21 : 289-311.
- KILLIAN, K., 1914. Ueber die Entwicklung einiger Florideen. Z. Bot., 6 : 209-279.
- KIM, D.H., 1970. Economically important seaweeds in Chile. I - *Gracilaria*. Bot. Mar., 13 : 1400..
- KIM, C.S. & H.J. HUMM, 1965. The red alga *Gracilaria foliifera*, with special reference to the cell wall polysaccharides. Bull. Mar. Sci., 15 : 1036-1050.
- KLEMME, P., 1893. Ueber *Caulerpa prolifera*. Ein Beitrag zur Erforschung der Form- und Reichtkräfte in Pflanzen. Flora, 77 : 460-486.
- KLING, R., 1972. Morphogenèse des Lomentaria (Champiacées, Rhodyméniales). D.E.A. Univ. Lille-I, 39p.
- KLING, R & M. BODARD, 1974. Les néoformations chez les Algues rouges. Soc. Phycol. Fr., 19 : 31- 35.
- KLING, R., 1977. Mise en évidence d'une activité prolifératrice polarisée du thalle de *Gracilaria verrucosa*. Bull. Soc. Bot. N. Fr., 30, 3 : 41-50.
- KLING R., 1978 A propos de la culture in vitro de *Gracilaria verrucosa* (Huds.)

- Papenf. (Rhodophycées, Gigartinales). Rev. Algol., 14 : 77-79.
- KLING, R & M. BODARD, 1986. La Construction du thalle de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Rhodophyceae, Gigartinales) : édification de la fronde; essai d'interprétation phylogénétique. Cryptogamie, Algologie, 7 (3) : 231-246.
- KOMIYAMA, T. & M. SASAMOTO, 1957. Studies on the propagation of *Gracilaria verrucosa*. I-On the settling of the spores and development of the early stage. Ariakekai Kenkyu Hokoku, 4 : 25-34.
- KONRAD-HAWKINS E., 1964. Developmental studies on regenerates of *Callithamnion roseum* Harvey. I- The development of a typical regenerate. Protoplasma, 58 : 42-59.
- KRAFT, C.T., 1977. Transfer of the New Zealand red alga *Tylopus proliferus* (Gracilariaceae, Gigartinales) to the genus *Gracilaria*. New Zeel. J. Bot., 15, 2 : 495-502.
- KRAFT, C.T., 1978. Studies of marine algae in lesser known families of the Gigartinales. III - The Mychodeaceae and Mychodeophyllaceae. Austral. J. Bot., 26, 4 : 515-610.
- KRISNAMURTHY, V., R. VENKATARAJU & R. VENUGOPAL, 1969. An aberrant life-history in *Gracilaria edulis* and *G. corticata*. Curr. Sci. India, 38, 14 : 343-344.
- KUGRENS, P. & J.A. WEST, 1972. Ultrastructure of tetrasporogenesis in the parasitic red alga *Levringiella Gardneri*. J. Phycol., 8 : 370-383.
- KUGRENS, P. & J.A. WEST, 1973. The ultrastructure of carpospores differentiation in the parasitic red alga *Levringiella Gardneri*. Phycologia, 12 (3/4) : 163-173.
- KUGRENS, P. & J.A. WEST, 1974. The ultrastructure of carposporogenesis in the marine hemi-parasitic red alga *Erythrocytis saccata*. J. Phycol., 10, 2 : 139-147.
- KYLIN, 1930. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Florideen. Lunds Univ. Arssk., Avd. 2, Bd 26, 6 : 103 p.
- KYLIN, H., 1956. Die Gattungen der Rhodophyceen. CwK Gleerups Förlag Lund, 673 p.
- LA CLAIRE, J.W. & J.A. WEST, 1978. Light and electron microscopic studies of growth and reproduction in *Cutleria* (Phaeophyta). I - Gametogenesis in the female plant of *C. hancockii*. Protoplasma, 97 : 93-110.
- LAMOUREUX, J.V., 1813. Essai sur les genres de la famille des Thallasiophytes non articulés. Museum Hist. Nat., Paris, 20.
- LARPENT, J.P., 1968. Rôle de la polarité cellulaire et des corrélations intercellulaires dans la différenciation des rhizoïdes du *Draparnaldia mutabilis* (Roth) Börg.. C. R. Acad. Sci., Paris, 267, D : 1713-1716.

- LARPENT, J.P., M. AUVITY, G. BORROD, J.P. BRET, G. DUPONT, M. FEVRE & T. TRAYNARD, 1971. Croissance, ramification et différenciation cellulaire du thalle des Champignons. Soc. Bot. Fr., Mémoires : 5-18.
- LARPENT, J.P. & R. JACQUES, 1972. Croissance, chlorophylles et phytochrome chez le *Draparnaldia mutabilis* (Roth) Cederger, cultivé en radiations monochromatiques. C. R. Acad., Sci., Paris, 274, D, : 1297-1299.
- LARPENT, J.P., 1972. Action de quelques radiations monochromatiques sur la croissance du thalle d'une Rhodophycée (*Acrochaetium*). C. R. Acad. Sci., Paris, D : 2988-2990.
- LARPENT-GOURGAUD, M. & J.P. LARPENT, 1973. Lumière et morphogénèse du thalle de l'*Acrochaetium* sp. (Rhodophytes). *Experientia*, 29 : 1160.
- LARPENT-GOURGAUD, M. & M.P. AUMAITRE, 1977. Intercellular exchanges and morphogenesis of protonema of *Ceratodon purpureus* (Hedw.). *Z. Pflanzenphysiol.*, 83 : 467-472.
- LARPENT, J.P., M. LARPENT-GOURGAUD, M. DUCHER & R. JACQUES, 1978. Photomorphogenesis of a red alga (*Acrochaetium*). *Zeitsch. Pflanzenphysiol.*, 88, 4 : 363-367.
- LECOCQ, F.M., J.N. HALLET & R. REBERTEAU, 1980. Contenu en DNA nucléaire et cycles cellulaires dans le méristème apical du *Fucus spiralis*. *Can. J. Bot.*, 59 : 1405-1412.
- LEFEBVRE, Cl., 1985. Comportement en cultures expérimentales des deux générations diploïdes du *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss : Le carposporophyte à carpospores et le tétrasporophyte immature. Thèse 3^e cycle, Univ. Sci. et Tech. Lille Flandres Artois, 108 p..
- LEFEBVRE, Cl., C. DESTOMBE & J. GODIN, 1987. Le fonctionnement du carposporophyte de *Gracilaria verrucosa* et ses répercussions sur la stratégie de reproduction. *Cryptogamie, Algologie*, 8 (2) : 113-126.
- LEGRAND, B. & G. PRENSIER, 1976. Organisation spatiale des myonèmes chez le Spirostome (Cilié hétérotriche). *Protistologica*, 12 (1) : 183-191.
- LE GUYADER, H., Th. MOULIN, Cl. VALLET & A. BOUHOUE, 1978. Fondements épistémologiques de la modélisation par formes quadratiques et relateurs arithmétiques. In : *Elaboration et justification des modèles*. Ed. Maloine, Paris : 161-179.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1966a. Remarques sur la morphologie des Cérarniacées : la notion de Brachycladome. *C.R. Acad., Sci., Paris*, 262 : 64-67.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1966b. Sur le développement expérimental des pleuridies chez quelques *Antithamnion* (Rhodophycées, cérarniales). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 263 : 242-245.

- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1967. Croissance de *Neomonospora pedicellata* (Smith) G. Feldmann et Meslin (céramiacée) et son intérêt morphologique. *Bull. Soc. Bot.*, 114, (7-8) : 281-285.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1969. La formation des anastomoses chez *Pleonosporium borrieri* (Smith) Nägeli ex. Hauck et *Bornetia secundiflora* (J.Ag.) Thuret. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 268 : 276-278.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1971a. Recherches sur les Céramiacées et sur quelques aspects de leur morphogénèse. *Bull. Soc. Sci., Bretagne*, 46, 1-2: 99-112.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1971b. Recherche sur les Céramiacées (Rhodophycées, Céramiales) et leur Morphogénèse. II - Les modalités de la croissance et les remaniements cellulaires. *Rev. gén. bot.*, 78 : 201- 256.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1971c. Recherche sur les Céramiacées (Rhodophycées, Céramiales) et leur Morphogénèse. III - Observations et recherches expérimentales sur la polarité cellulaire et la hiérarchisation des éléments de la fronde. *Rev. gén. bot.*, 78 : 407-491.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1971d. Manifestation d'une dominance apicale chez les algues à structure cladomienne du genre *Antithamnion* (Rhodophycées, Céramiales). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 272, : 2301 - 2304.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1971e. A propos de la croissance et de la différenciation des filaments pleuridiens chez trois Céramiacées (Rhodophycées, Céramiales) à structure cladomienne et à pleuridies typiques : l'*Antithamnion plumula* (Ellis) Thur. in Le Jol., l'*Antithamnion sarniense* (Lyle) G. Feldmann et l'*Antithamnion glanduliferum* Kylin. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 272 : 2437-2440.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1974a. Corrélations au sein des cladomes uniaxiaux typiques chez les Céramiacées. *Rev. cytol. biol. vég.*, 37, 3-4 : 289-298.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1974b. Dominance apicale et développement des cladomes latéraux chez une algue à structure cladomienne typique: l'*Antithamnion plumula* (Ellis) Thur. in Le Jol. (Rhodophycée, Céramiale). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 278 : 1841-1844.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1975. A propos des corrélations morphogènes contrôlant l'initiation des ramifications latérales chez les algues à structure cladomienne typique. *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, 20 : 1-6.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1983. Régénérations chez les Algues. *Rev. gén. bot.*, 90 : 81-116.
- L'HARDY-HALOS, M. -Th., 1985. Thalle. In : *Encyclopedia Universalis*. 2° Ed. 15 : 1043-1047.
- L'HARDY-HALOS, M.-Th., J.P. LARPENT, J. GAILLARD & L. et M. PELLEGRINI, 1984. Morphogénèse chez les Algues. *Rev. cytol. biol. vég.*, 7 : 311-32.

- LICHTLE, G. & G. GIRAUD, 1969. Etude ultrastructurale de la zone apicale du thalle du *Polysiphonia elongata* (Rhodophycée, Floridée). Evolution des plastes. *J. microscopie*, 8 : 867-874.
- LICHTLE C., 1973. Ultrastructure du plaste de deux Rhodophycées : *Rhodochorton purpureum* (Lightf.) Rosenv. et *Rhodothamniella floridula*. *C. R. Acad. Sci., Paris, D*, 277 (18) : 1865- 1868.
- LINDENMAYER, A., 1968. Mathematical models for cellular interactions in development. I - Filaments with one-side input. *J. theor. Biol.* : 280-299.
- LINNE, C.V., 1753. *Species plantarum*. Stockholm, 1° Ed., 2 : p.1629.
- LINTHILHAC, P.M., 1974. Differentiation, organogenesis and the tectonics of cell wall orientation . III - Theoretical considerations of cell wall mechanics. *Amer. J. Bot.*, 61, 3 : 230-237.
- LISSNER, R. & Apple computer, 1983. *Appleworks*.
- LOBBAN, C.S. & M.J. WYNNE, 1981. *The Biology of Seaweeds*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, 17, 786 p.
- LOISEAU, J.E., 1969. *La Phyllotaxie*. Masson, Paris, 223 p.
- LUCK, H., 1975. Elementary behavioural Rules on a Foundation for Morphogenesis. *J. Theor. Biol.*, 54 : 23-24.
- LUNING, K. & M.J. DRING, 1973. The influence of light quality on the development of the brown algae *Petalonia* and *Scytosiphon*. *Br. phycol. J.*, 8 : 333- 338.
- LUNING, K., 1980. Control of algal life history by day length and temperature. In : PRICE J. H., D. E. G., IRVINE & W.T. FARNHAM. *The Shore Environment : Method and Eco-Systems.*, Academic Press, London, New York : 915-945.
- MAGNE, F., 1964. Recherches caryologiques chez les Floridées. *Cah. biol. mar.*, suppl., V (5) : 467-664.
- MAGNE, 1972. Le cycle de développement des Rhodophycées et son évolution. *Soc. Bot. Fr, Mém.* : 247-268.
- MARESQUELLE H. -J., 1980. La Morphogenèse dans l'impasse? Réflexions d'un cécidologue. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 127, Actual. bot., 1 : 9-16.
- MATHIESON A. C. & R.L. BURNS, 1975. Ecological studies of economic red algae. V - Growth and reproduction of natural and harvested population of *Chondrus crispus* (Stackhouse) in New Hampshire. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 17 : 137-156.
- MATTHEWS , R.A., L.V. EVANS & M.E. CALLOW, 1976. Isolation and characterization of Golgi apparatus from eggs of *Fucus*. *J. Phycol.*, 12 (4) : 435-438.
- MAUREEN, E., M.E. CALLOW & L.V. EVANS, 1974. Studies on the shipfouling alga *Enteromorpha*. III - Cytochemistry and autoradiography of adhesive production. *Protoplasma*, 80, (1-3) : 15-27.

- MAUREL, D., 1981. Utilisation de coupes s eries  paisses en microscopie  lectronique   transmission   haute tension pour la reconstitution tridimensionnelle de microorganismes parasites intracellulaires de v g taux. *Bull.Soc. bot. Fr., Actual. bot.*, 128 (1) : 27-50.
- MAYHOUE, H., 1975. Nouvelles observations sur le cycle de d veloppement du *Calosiphonia vermicularis* (J.Ag.) Sch. (Rhodophyc es, Gigartinales). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 280 : 2441-2443.
- MAZLIAK, P., 1982. Physiologie v g tale. II - Croissance et D veloppement. Hermann, Coll. M thodes, Paris, 465 p..
- McCULLY, M., 1966. Histological studies on the genus *Fucus* : I - Light microscopy of the vegetative plant. *Protoplasma*, 62 : 287-305.
- McDONALD, K., 1972. The ultrastructure of mitosis in the marine red alga *Membranoptera platyphylla*. *J. Phycol.*, 8 : 156-166.
- McLACHLAN, J. & EDELSTEIN, T., 1977. Life-history and culture of *Gracilaria foliifera* from South Devon. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 57 : 577-586.
- McLACHLAN, J. & J.P. VAN DER MEER, 1977. Chromosomes numbers of *Gracilaria foliifera* and *G. sp.* and attempted hybridizations. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57, 4 : 1137-1141.
- McLACHLAN, J., 1979. *Gracilaria tikvahiae* sp. nov. from the northwestern Atlantic. *Phycologia, USA*, 18, 1 : 19-23.
- MEINESZ, A., 1980. Contribution   l' tude des Caulerpales (Chlorophytes). Avec une mention particuli re aux esp ces de la M diterran e occidentale. Th se Doc. Etat, Univ. Nice, 262 p..
- MELCHIONNA, M. & F. DE MASI, 1977. The fine structure of the vegetative cells of *Erythrocytis montagnei* a symbiotic red alga. *Cytobios*, 10 : 113-119.
- MENARD, F., V. GIANINAZZI-PEARSON & S. CAENS, 1985. Les Mycorhizes. INRAP -SED, 55, 63 p..
- MICALEF, H., 1975. Donn es compl mentaires sur les caract res cytomorphologiques et cytochimiques de la zone golgienne des cellules v g tales de l'*Ulva lactuca*. *C. R. Acad. Sc., Paris, D*, 281 (12) : 775-778.
- MICHANEK, G. 1979. Phytogeographic Provinces and Seaweeds distribution. *Bot. Mar.*, 22 : 375-391.
- MICHAUX-FERRIERE, N., 1973. Culture et comportement in vitro du m rist me apical adulte du *Pteris cretica*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 277, 20 : 2149-2152.
- MOSS, B., 1965. Apical dominance in *Fucus vesiculosus*. *New Phytol.*, 64 : 387-392.

- MOSS, B., 1966. Polarity and apical dominance in *Fucus vesiculosus*. *Br. Phycol. Bull.*, 3 : 31-35.
- MOSS, B., 1967. The culture of fertile tissue in *Fucus vesiculosus*. *Br. phycol. Bull.*, 3 : 209-212.
- MOSS, B., 1971. Meristems and morphogenesis in *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Cotters). *Br. phycol. J.*, 6 : 187-193.
- MURRAY, S.M. & P.S. DIXON, 1973. The effect of light intensity and light period on the development of Thallus form in the marine red alga *Pleonosporium squarrulosum* (Harvey) Abbott (Rhodophyta, Ceramiales). I - Apical cell division - Main axis. *J.exp. mar. Biol. Ecol.*, 13 : 15-27.
- NAKASHIIMA, H., 1975. Diurnal change of light dependent uridine incorporation into RNA in a long-day duckweed *Lemna gibba*. *Plant. cell. physiol.*, 16 : 27-39.
- NEUSHUL, M., J. SCOTT, A.L. DAHL & D. OLSEN, 1967. Growth and development of *Sciadophycus stellatus* Dawson. *Bull. Calif. Acad. Sci.*, 66 : 195-200.
- NIELSEN, R., 1972. A study of the shell boring marine algae around the Danish Island Laeso. *Bot. Tidsskr.*, 67 : 245-269.
- NOLL, F., 1887. Ueber Membran Wachstum und einige physiologische Erscheinungen bei Siphonen. *Bot. Zeit.*, 30 : 473-482.
- NOLL, F., 1888. Ueber Einfluss der Lage auf die morphologische Anbildung einiger Siphonen. *Arb. bot. Inst. Würzburg*, 3 : 466-476.
- NONOMURA, A.M. & J.A. WEST, 1980. Ultrastructure of the parasite *Janczewskia morimotoi* and its host *Laurencia nipponica* (Ceramiales, Rhodophyceae). *J. Ultrastr. Res.*, 73 : 183-198.
- NORRIS, R.E., 1971. Development of the foliose thallus of *Weeksia fryeana* (Rhodophyceae). *Phycologia*, 10 : 205-213.
- NORTON, T.A. & E.M. BURROWS, 1969. The environmental control of seasonal behaviour in *Saccorhiza polyschides*. *Proc. Int. Seaweeds Symp.*, 6 : 287-296.
- NORTON, T.A., A.C. MATHIESON & D. NEUSHUL, 1981. Morphology and environment. In LOBBAN, C.S. & M.J. WYNNE. *The Biology of Seaweeds*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, 17, 786 p..
- OGATA, E., T. MATSUI & H. NAKAMURA, 1972. The life cycle of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyceae, Gigartinales) in vitro. *Phycologia*, 11 : 75-80.
- OKUDA, T., & M. NEUSHUL, 1981. Sedimentation studies of red algal spores. *J. Phycol.*, 17 : 113-118.
- OLIVEIRA, J. C., 1968. Recherches sur le développement et les organes reproducteurs des *Gracilaria* de la Manche. *Thèse Doc. 3° cycle, Fac. Sc., Paris*, 49 p.

- OLIVEIRA, L., D.C. WALKER & T. BISALPUTRA, 1980. Ultrastructural, cytochemical and enzymatic studies on the adhesive "plaques" of the brown algae *Laminaria saccharina* and *Nereocystis luetkeana*. *Protoplasma*, 104 (1-2) : 1-15.
- OZA, R. & V. KRISHNAMURTY, 1967. Carpospore germination and early stages of development in *Gracilaria verrucosa*. *Phykos*, 6, 1-2 : 84-86.
- OZA, R.M., 1971. Effect of IAA on the growth of fragments of *Gracilaria corticata*. *J. Ag. Seaweeds Res. Util.*, 1 : 48-49.
- OZA, R.M., 1975. Studies on indian *Gracilaria*. I - Carpospores and tetraspores germination and early stages of development in *Gracilaria corticata*. *J. Ag. Bot. mar., Allem.*, 18, 4 : 199-201.
- PAINE, R.T., C.J. SCOLUM & O.O. DUGGINS, 1979. Growth and longevity in the crustose red alga *Petrocelis middendorffii*. *Mar. biol.*, 51 : 185-192.
- PEARLMUTTER, N. & R.L. VADAS, 1978. Regeneration of thallus fragments of *Rhodochorton purpureum*. *Phycologia*, 17, 2 : 186-190.
- PELLEGRINI, L. 1978. Ultrastructure et Différenciation des cellules du méristème végétatif de la *Cystoseira stricta*. Thèse Doc. Etat, Fac. Sci. Aix-Marseille-II, 2 vol., 191 p., 81 pl.
- PELLEGRINI, L., 1979. On the origin and development of vacuoles in promeristematic cells of *Cystoseira stricta* Sauvageau (Phaeophyta, Fucales). *Protoplasma*, 101 : 89-102.
- PELLEGRINI, M., 1981. Application de la technique des coupes sériées à l'étude des variations morphologiques qualitatives et quantitatives des organites cellulaires de l'*Euglena gracilis* Z. *Bull. Soc. bot. Fr., Actual. bot.*, 128 (1) : 43-45.
- PELLEGRINI, M. & L. PELLEGRINI, 1983. Particularités ultrastructurales des cellules végétatives de l'*Alsidium helminthocorton* (Rhodophycées, Rhodomélacées). *Ann. Sci. Nat., Bot., Paris*, 5 : 211-227.
- PERASSO, R., 1973. Effets de l'énucléation sur la transcription mitochondriale chez une amibe. *Exptl. Cell. Res.*, 81 : 15-25.
- PERRONE, C. & G.P. FELICINI, 1972. Sur les bourgeons adventifs de *Petroglossum nicaeense* (Duby) Schotter (Rhodophycée, Gigartinale) en culture. *Phycologia*, 11, 1 : 87-97.
- PERRONE, C. & G.P. FELICINI, 1974. Dominance apicale et morphogenèse chez *Petroglossum nicaeense*. *Phycologia, USA*, 13, 3 : 187-194.
- PERRONE, C. & G.P. FELICINI, 1976. Les bourgeons adventifs de *Gigartina acicularis* (Wulf.) Lamour. (Rhodophyta, Gigartinales) en culture. *Phycologia*, 15 : 45-50.
- PERRONE-PESOLA, C. & G.P. FELICINI, 1981. Polarité dans la fronde de *Schottera nicaeensis* (Phyllophorales). *Phycologia*, 20 : 142-146.
- PETERSON, R.D., 1972. Effects of light intensity on the morphology and productivity of *Caulerpa racemosa* (Forsskal) J. Agardh. *Micronesia*, 8 : 63-86.

- PEYRIERE, M., 1969. Infrastructure cytoplasmique du tétrasporocyste de *Griffithsia flosculosa* (Rhodophycées, Céramiacées) pendant la prophase méiotique. C. R. Acad. Sci., Paris, 270 : 2332-2334.
- PEYRIERE, M., 1970. Evolution de l'appareil de Golgi au cours de la tétrasporogénèse de *Griffithsia flosculosa* (Rhodophycées). C. R. Acad. Sci., Paris, 270 : 2071-2074.
- PEYRIERE, M., 1972. Etude cytologique de la Céramiacée *Griffithsia flosculosa* et de quelques autres Floridées. Thèse Doc. Etat, Univ. Paris XI, 133 p.
- PEYRIERE, M., 1975. A propos des relations dictyosomes-mitochondries observées chez les Rhodophycées Floridées. C. R. Acad. Sci., Paris, 281 : 1578-1582.
- PEYRIERE, M., 1976. Etude infrastructurale du plastidome de deux Rhodophycées parasites *Harveyella mirabilis* (Reinsch.) Schmitz et Reinke et *Holmsella pachyderma* (Reinsch.) Sturch. C. R. Acad. Sci., Paris, 283 : 1169-1171.
- PEYRIERE, M., 1977. Ultrastructure d'*Harveyella mirabilis* (Cryptonémiale, Rhodophycée) parasite de *Rhodomela confervoides* (Céramiaciale, Rhodophycée) : origine des synapses secondaires entre cellules de l'hôte et du parasite et entre cellules du parasite. C. R. Acad. Sci., Paris, 285 : 965-968.
- PEYRIERE, M., 1981. Jonctions cellulaires et synapses des Rhodophycées Floridées, étude de deux Choréocolacées parasites, *Harveyella mirabilis* et *Holmsella pachyderma*. Cryptogamie : Algologie, II (2) : 85-104.
- PHILLIPS, R.W., 1925. On the origin of the cystocarp in the genus *Gracilaria*. Ann. Bot., 39 : 787-803.
- PICKETT-HEAPS, J.D., 1975. Green Algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera. Sinauer, Sunderland, Mass, 606 p.
- PLANTEFOL, L., 1948. La théorie des Hélices foliaires multiples. Masson, Paris.
- POLLOCK, E.G. & R.Z. CASSEL, 1977. An intracrystal component of *Fucus* sperm mitochondria. J. Ultrastr. Res., 58 : 172-177.
- PRINCE, J.C. & J.M. KINGSBURY, 1973. The Ecology of *Chondrus crispus* at Plymouth, Massachusetts. I - ontogeny, vegetative anatomy reproduction and life cycle. Amer. J. Bot., 60 : 956-963.
- PRUDHOMME-VANREINE, W.F. & W. STAR, 1981. Transmission electron microscopy of apical cells of *Sphacelaria* sp. (Sphacelariales). Blumea, 27, 2 : 523-546.
- PUESCHEL, C.M., 1979. Ultrastructure of tetrasporogenesis in *Palmaria palmata*. J. Phycol., 15 : 409-424.
- QUATRANO, R.S., 1978. Development of cell polarity. Ann. Rev. Plant. Physiol., 29 : 487-510.
- QUATRANO, R.S., 1968. Rhizoid formation in *Fucus* zygotes : dependence on protein and ribonucleic acid synthesis. Science (Washington), 162 : 468-470.

- RAMM-ANDERSON, S.M. & R. WETHERBEE, 1982. Structure and development of the carposporophyte of *Nemalion helminthoides* (Nemalionales, Rhodophyta). *J. Phycol.*, 18 : 133-141.
- RAMUS, J., 1969. The development sequence of the marine red alga *Pseudogloioiphloea* in culture. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 52 : 1-42.
- RAMUS, J., 1972. The production of extracellular polysaccharides by the unicellular alga *Porphyridium aerugineum*. *J. Phycol.*, 8 : 97-111.
- ROSENVINGE, L.K., 1884. Bidrag til siphonia's Morfologie. *Bot. Tidsskr.*, 14, 153.
- ROSENVINGE, L.K., 1888. Sur la formation des pores secondaires chez les *Polysiphonia*. *Bot. Tidsskr.*, 17 : p. 119.
- ROSENVINGE, L.K., 1889. Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes. *Rev. gén. Bot.*, 1 : 53-62; 123-135.
- ROSENVINGE, L.K., 1917. The Marine Algae of Denmark. Contribution to their natural history. II - Cryptonemiales. *Mém. Acad. Roy. Sci. et Lettres de Danemark, Copenhagen, 7° sér., Sect. Sc., VII (2)*.
- ROUND, F.E., 1967. *Biologie der Algen. Eine Einführung.* G.Thieme Verlag, Stuttgart, 315 p.
- ROUX, J., 1968. Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes; le concept de rameau plagiotrope. Thèse Doc. Etat, Fac. Sci. Orsay, Paris, 255 p.
- RUENESS, J., 1978. A note on development and reproduction in *Gigartina stellata* (Rhodophyceae, Gigartinales) from Norway. *Br. Phycol. J.*, 13 : 87-90.
- SAGA, H., T. UCHIDA & Y. SAKAI, 1978. Clone *Laminaria* from single isolated cell. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 44 : 87
- SAGA, N., 1978. Notes on Fucales 8 - Regeneration from rhizoid-piece of *Pelvetia* germling to complete thallus. *Jap. J. Phycol.*, 26 : 1-4.
- SASAKA, S., 1957. Ecological studies on the agaroid algae in Hokkaido. II - On the germination of tetraspores of unattached *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. *Fac. Agric. Kyushu Univ.*, 15 : 235-243.
- SAUVAGEAU, C., 1892. Sur quelques Algues parasites. *J. Bot.*, 6 : 1-10; 36-44; 55-59; 76-80; 90-106; 124-131.
- SAWADA, T., 1958. Studies on the carpospores liberation in *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss. 3 - Carpospores liberation not accompanied with drying. *Sci. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, 16 : 387-396.
- SCHONBECK, M.W. & T.A. NORTON, 1979. The effects of diatoms on the growth of *Fucus spiralis* germlings in culture. *Bot. mar.*, 22 : 233-236.
- SCHROTER, K. 1978. Asymmetrical jelly secretion of zygotes of *Pelvetia* and *Fucus* : an early polarization event. *Planta*, 140 : 69-73.

- SCHUSSNIG, B., 1938. Vergleichende Morphologie der niederen Pflanzen. Berlin.
- SCHWARTZ, D., 1963. Méthodes Statistiques à l'usage des Médecins et des Biologistes. Ed. Flammarion Médecine-Sciences, Paris, 318 p.
- SCOTT, T.L. & P.S. DIXON, 1973. Ultrastructure of tetrasporogenesis in the marine red alga *Ptilota hypnoides* (Ceramiales). *J. Phycol.*, 9 (1) : 29-46.
- SEGAWA, S., E. OGATA & T. SAWADA, 1955. Studies on the carpospore liberation in *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss. I - Carpospores liberation accompanied with the half-drying. II - On the mechanism of carpospores liberation. *Sc. bull. Fac. Kyushu Univ.*, 15 : 235-254.
- SETCHELL, W.A., 1923. Parasitic Florideae-2. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, Berkeley, 10.
- SHANAB, S. & F. MAGNE, 1984. Influence de la lumière et de la pesanteur sur la morphogenèse du thalle de *Bachelotia antillarum* (Phéophycée, Ectocarpacée). *Cryptogamie : Algologie*, V, 4 : 155-166.
- SIEVERS, A., 1967. Elektronenmikroskopische Untersuchungen sur geotropischen Reaktion. II - Die Polare Organisation des normal wachsenden Rhizoids von *Chara foetida*. *Protoplasma*, 64 : 225-253.
- SIMONETTI, G., G. GIACCONE & S. PIGNATTI, 1970. The seaweed *Gracilaria confervoides* an important object for autoecologic and cultivation research in the northern Adriatic sea. *Helgol. Wiss. Meers.*, 20 : 89-96.
- SJOESTEDT, L.G., 1926. Floridean Studies. *Lunds Univ. Arssk., N.F.*, II, 22 : 1-95.
- SMITH, J., 1983. Fungal differentiation. A contemporary synthesis. *Mycology*, 4 : 1-624.
- SOSSOUNTZOV, L., 1976. Infrastructure comparée de l'apex de bourgeons en activité et de bourgeons au repos chez une fougère *Marsilea drummondii* A.Br. *La Cellule*, 71 : 275-307.
- SOUTH, G, R. HOOPER & L. IRVINE, 1972. The life history of *Turnerella pennyi*. *Br. Phycol. J.*, 7 : 221-233.
- SPURR, A. R., 1969. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.*, 26 : 31-43.
- STARR, R.C., 1978. The culture Collection of Algae at the University of Texas et Austin. *J. Phycol.*, 14 : 92-94.
- STUBLEFIELD, E., W. WRAY. 1971. Architecture of the Chinese Hamster Metaphase Chromosome. *Chromosoma (Berl.)*, 32 : 262- 294.
- SYLVESTER, A.W. & J. R. WAALAND, 1984. Sporeling dimorphism in the red alga *Gigartina exasperata* Harvey & Bailey. *Phycologia*, 23 : 427-432.
- TAKATORI, S & K. IMAHORI, 1971. Light reactions in the control of oospore germination of *Chara delicatula*. *Phycologia*, 10 : 221-228.

- TAYLOR, W.R., 1967. Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical Coast of the Americas. Ann. Arbor. Univ. Michigan Press. 870 p.
- TEKAIA, F. & M. BIDEL, 1985. Logistat. Analyse statistique des données. Sybex, Paris. 349 p.
- THIERY, J. P., 1967. Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. J. Microsc., 6 : 987-1017.
- THIMAN, K.V., 1973. Tropismes végétaux. In :Encyclopaedia Univ., Fr., Paris, 16 : 341-344.
- THOM, R., 1972. Stabilité structurale et morphogenèse . Benjamin, N. Y. Ed., Massachusett.
- THURET, G & Ed. BORNET, 1878. Recherches sur la fécondation des Fucacées et les anthéridies des Algues. Ann. Sci. nat. Bot., 4, 2 : 197-214.
- TOBLER, F., 1907. Zur Morphologie und Entwicklung von Verwachsungen in Algenhallus. Flora, 97 : 299-307.
- TRIPODI, G., 1971. The fine structure of the cystocarps in the red alga *Polysiphonia sertularioides* . J. Submicr. Cytol., 3 : 71-79.
- TRIPODI, G. & K. BETH, 1976. Unusual cell structures in tumor like formation of *Gracilaria* . Arch. Microbiol., 108 (2) : 167-174.
- TRIPODI, G. & F. DE MASI, 1977. The post-fertilization stages of red algae : the fine structure of the fusion cell of *Erythrocytis*. J. Submicr. Cytol., 9 (4) : 389-401.
- TSEKOS, I., 1981. Growth and differentiation of the Golgi apparatus and wall formation during carposporogenesis in the red alga *Gigartina teedii*. J. Cell. Sci., 52 : 71-84.
- TSEKOS, I., 1982. Plastids development and floridean starch grain formation during carposporogenesis in the red alga *Gigartina teedii*. Cryptogamie : Algologie III (2) : 91- 103.
- TSEKOS, I. & E. SCHNEPF, 1983. The ultrastructure of carposporogenesis in *Gigartina teedii* (Roth) Lamour. (Rhodophyceae, Gigartinales) auxiliary cell, cystocarpic plant. Flora, 173 : 81-96.
- TVETER, E. & C. MATHIESON, 1976. Sporeling coalescence in *Chondrus crispus* (Rhodophyceae). J. Phycol., 12 : 110-118.
- UTSUMI, K., 1982. Scanning electron Microscopy of Giemsa-stained Chromosoma and surface spread Chromosoma. Chromosoma, 86, 5 : 683-702.
- VAN DEN HOECK, C. & A.M. CORTEL-BREEMAN, 1970. Life history studies on Rhodophyceae. II - *Hallymenia floresia* (Clem.) J. Ag. Acta Bot. Neerl., 19 : 341-362.
- VAN DER MEER, J.P. & E.R. TODD, 1980. The life history of *Palmaria palmata* in culture. A new type for the Rhodophyta. Can. J. Bot. , 11 : 1250-1256.

- VAN DER VELDE, H.H. & A.M. HEMRIKA-WAGNER, 1978. The detection of phytochrome in the red alga *Acrocaetium daviesii*. *Plant Science Letters*, 11 : 145-149.
- VENABLE, J.M. & R. COGGESHALL, R., 1965. A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J. Cell. Biol.*, 25 : 407.
- VERNEY, D., Cl. VALLET, E. CALVINO & Th. MOULIN, 1973. Relateurs arithmétiques et systèmes ouverts. VII° Cong. Int. Cybern. Belgique : 159-172.
- VINDT-BALGUERIE, E., 1971. Organisation de l'apex du jeune sporophyte de *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman. *Le Botaniste*, 54 : 363-375.
- VON WETTSTEIN, D., 1965. Die Induktion und experimentelle Beeinflussung der Polarität bei Pflanzen. In : *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Ruhland W., Springer Verlag, Berlin, 15, 2 : 275-330.
- WAALAND, S. D., 1975. Evidence for a species-specific cell fusion hormone in red algae. *Protoplasma*, 86 : 253-263.
- WAALAND, S. D., W. NEHLSSEN & J.R. WAALAND, 1977. Phototropism in *Griffithsia pacifica*. *Plant cell Physiol.*, 18 (3) : 603-612.
- WEBER, W., 1969. Morphogenetische und Keimungsphysiologische Untersuchungen an einigen Meeresalgen unter besonderer Berücksichtigung der Polarität. *Bot. Mar.*, 12 : 135-178.
- WEST, J.A., 1972. The life history of *Petrocelis franciscana*. *Br. Phycol.*, J. : 299-308.
- WETHERBEE, R. & M.J. WYNNE, 1973. The fine structure of the nucleus and nuclear association of developing carposporangia in *Polysiphonia novae-anglica*. *J. Phycol.*, 9 (4) : 402-407.
- WETHERBEE, R., 1978a. The presence of tubular plasmalemmal structures during carposporogenesis in the red alga *Polysiphonia*. *Protoplasma*, 94 (3-4) : 341-345.
- WETHERBEE, R., 1978b. Differentiation and continuity of the Golgi apparatus during carposporogenesis in *Polysiphonia* (Rhodophyta). *Protoplasma*, 95 : 347-360.
- WILSON, H., 1910. *Gracilariophila* a new parasite on *Gracilaria confervoides*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, Berkeley, 4.
- WYNNE, M.J., 1969. Life history and systematic studies of some Pacific North American Phaeophyceae (brown algae). *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 50 : 1-88.
- YARISH, C., 1976. Polymorphism of selected marine Chaetophoraceae (Chlorophyta). *Br. Phycol.*, J., 11 : 29-38.
- YINAM, N. & I.R. PRICE, 1979. Systematic significance of spore size in the Forideophyceae. *Br. Phycol. J.*, 14, 3 : 285-303.
- YOUNG, D.N. & J.A. WEST, 1978. Fine structure and histochemistry of vesicle cells of the red alga *Antithamnion defectum* (Ceramiaceae). *J. Phycol.*, 15 : 49-57.

YOUNG, D.N., 1979. Ontogeny, histochemistry and fine structure of cellular inclusions in vegetative cells of *Antithamnion defectum*. *J. Phycol.*, 15, 1 : 42-48.

ZIMMERMANN, W, 1927. Die georeaktionen der Pflanzen. *Ergeb. Biol.*, 2 : 116-256.

```
***  
*  
*****  
*  
***
```

ANNEXES

**ANNEXE-3 : INVENTAIRE DES GRACILARIA REPERTORIES SUR LA
MAPPEMONDE DE LA FIGURE.2**

Fichier:GRACILARIA

Fichier:GRACILARIA

Région espèce

source

50	<i>G. abbotiana</i> Hoyle	Bird et McLachlan (1982)
51	<i>G. andersonii</i> (Grun.) Kyl.	Abbott et Hollenberg (1976)
2	<i>G. arcuata</i> Zanard.	Bird et McLachlan (1982)
46	<i>G. armata</i> (C.Ag.) J.Ag.	Bird et McLachlan (1982)
52	<i>G. articulata</i> Chang et Xia	Bird et McLachlan (1982)
41	<i>G. beckeri</i> (J.Ag.) Papenf.	Kraft (1967)
99	<i>G. bicurvata</i> Okamura	Herbier Komirato Awa. (Museum Hist. Nat.Paris)
53	<i>G. blodgettii</i> Harv.	Bird et McLachlan (1982)
54	<i>G. bursa-pastoris</i> (Gmel.) Silva	Bird et McLachlan (1982)
55	<i>G. canaliculata</i> (Klutz.) Sond.	Bird et McLachlan (1982)
42	<i>G. capensis</i> Schmitz ex Mazza	Kraft (1967)
56	<i>G. cearensis</i> (Joly et Pinheiro) Joly et Pinheiro	Bird et McLachlan (1982)
21	<i>G. cerrosiana</i> Taylor	Taylor (1960)
25	<i>G. cervicornis</i> (Turn.) J.Ag.	Bird et McLachlan (1982)
34	<i>G. chorda</i> Holm.	Bird et McLachlan (1982)
48	<i>G. compressa</i> (C.Ag.) Greville	Newton (1931)
96	<i>G. corallicola</i> Zanard.	De Toni (1847)
101	<i>G. cornea</i> J.Ag.	Herbier Komirato Awa., Museum Hist. Nat. Paris
12	<i>G. coronopifolia</i> J.Ag.	Bird et McLachlan (1982)
49	<i>G. corticata</i> J.Ag.	Bird et McLachlan (1982)
57	<i>G. costarencis</i> (Daws.) Papenf.	Bird et McLachlan (1982)
58	<i>G. crassa</i> Harv.	Bird et McLachlan (1982)
59	<i>G. crassissima</i> Crouan et Crouan ex J.Ag.	Bird et McLachlan (1982)
14	<i>G. crispata</i> Setch. et Gardn.	Bird et McLachlan (1982)
16	<i>G. Crockeri</i> Dawson	Dawson (1949)
92	<i>G. cuneata</i> Areschoug	Taylor (1960)
22	<i>G. Cunninghamsi</i> Farlow	Dawson (1949)
60	<i>G. curtissiae</i> J.Ag.	Bird et McLachlan (1982)
26	<i>G. cylindrica</i> Borg.	Bird et McLachlan (1982)
32	<i>G. damaecornis</i> J.Ag.	Bird et McLachlan (1982)
102	<i>G. dawsonii</i> Hoyle	Hoyle (1984)
61	<i>G. debilis</i> (Forssk.) Borg.	Bird et McLachlan (1982)
103	<i>G. dendroides</i> Garciulo et al.	Garciulo et al. (1985)
30	<i>G. dentata</i> J.Ag.	Bodard (1966)
45	<i>G. denticulata</i> (Kutz.) Weber V.Bosse	Bird et McLachlan (1982)
35	<i>G. disputabilis</i> Bodard	Bodard (1966)
36	<i>G. domingensis</i> Sonder	Bird et McLachlan (1982)
95	<i>G. dotyi</i> Hoyle	Bird et McLachlan (1982)
47	<i>G. dura</i> (C.Ag.) J.Ag.	Nizamudin et al. (1978)
5	<i>G. ecuadoreanus</i> Taylor (Dawson)	Dawson (1949)
64	<i>G. edulis</i> (Gmel.) Silva	Bird et McLachlan (1982)
65	<i>G. epihippisor</i> a Hoyle	Bird et McLachlan (1982)
104	<i>G. euechemoides</i>	Yamamoto (1984)
27	<i>G. ferox</i> J.Ag.	Van den Hoeck (1969)
66	<i>G. firma</i> Chang et Xia	Bird et McLachlan (1982)
31	<i>G. foliifera</i> (Forssk.) Borg.	Bird et McLachlan (1982)
33	<i>G. foliifera</i> var.angustissima (Harvey) Taylor	Taylor (1967)



- 67 *G. gigas* Harv. Bird et McLachlan (1982)
68 *G. hainanensis* Chang et Xia Bird et McLachlan (1982)
23 *G. hancockii* Dawson Dawson (1949)
39 *G. henriquesiana* Hariot Bird et McLachlan (1982)
97 *G. heteroclada* (Mont.) J.Ag. J.G. Agardh (1876)
69 *G. incurvata* Okam. Bird et McLachlan (1982)
70 *G. indica* Umamaheswara Rao Bird et McLachlan (1982)
71 *G. kanyakumariensis* Umamaheswara Rao Bird et McLachlan (1982)
72 *G. lemneaformis* (Borys) Weber Bird et McLachlan (1982)
28 *G. mammilaris* (Mont.) Howe Bird et McLachlan (1982)
73 *G. mannarensis* Umamaheswara Rao Bird et McLachlan (1982)
8 *G. marcialana* Daws. Dawson (1949)
75 *G. megaspora* (Daws.) Papenf. Bird et McLachlan (1982)
1 *G. millardetii* (Mont.) J.AG. Bird et McLachlan (1982)
76 *G. minor* (Sond.) Durairatnam Bird et McLachlan (1982)
77 *G. obtusa* (Kutz.) De Toni Bird et McLachlan (1982)
29 *G. occidentalis* (Boerg.) Bodard (1966)
91 *G. ornata* Areschoug Taylor (1967)
10 *G. pachydermatica* Setch. et Gardn. Bird et McLachlan (1982)
94 *G. panamensis* Taylor Dawson (1949)
40 *G. pumila* Grev. Kraft (1967)
79 *G. punctata* (Okam.) Yam. Bird et McLachlan (1982)
80 *G. purpurascens* (Harv.) J.AG. Bird et McLachlan (1982)
100 *G. radicans* Hauck Herbarium Komirato Awa. (Museum Hist. Nat. Paris)
9 *G. ramisecundata* Daws. Bird et McLachlan (1982)
81 *G. rhodotricha* (Daws.) Papenf. Bird et McLachlan (1982)
6 *G. robusta* Setch. Bird et McLachlan (1982)
83 *G. rubra* Chang et Xia Bird et McLachlan (1982)
18 *G. rubrimembra* Dawson. Dawson (1949)
84 *G. salicornia* (C.Ag.) Daws. Bird et McLachlan (1982)
24 *G. sjoestedtii* Kyl. Bird et McLachlan (1982)
20 *G. Skottsbergii* Dawson Dawson (1949)
13 *G. spinigera* Daws. Bird et McLachlan (1982)
85 *G. sublittoralis* Yam. et Seg. Bird et McLachlan (1982)
11 *G. subsecundata* Setch. et Gardn. Bird et McLachlan (1982)
17 *G. symmetrica* Daws. Bird et McLachlan (1982)
86 *G. tenuistipitata* Chang. et Xia Bird et McLachlan (1982)
87 *G. tepocensis* (Daws.) Daws. Bird et McLachlan (1982)
4 *G. textorii* (Sur.) J.Ag. Bird et McLachlan (1982)
88 *G. tikvahiae* McLachlan Bird et McLachlan (1982)
98 *G. tridactylites* Cr. Bodard (1966)
43 *G. truncata* Kraft Kraft (1967)
7 *G. turgida* Daws. Bird et McLachlan (1982)
93 *G. usneoides* (Mertens) J.Ag. Taylor (1960)
15 *G. veleroae* Daws. Bird et McLachlan (1982)
90 *G. venezuelensis* Taylor Taylor (1960)
89 *G. vermiculophylla* (Ohmi) Papenf. Bird et McLachlan (1982)
3 *G. verrucosa* (Huds.) Papenf. Bird et McLachlan (1982)
19 *G. Vivesii* Howe Dawson (1949)

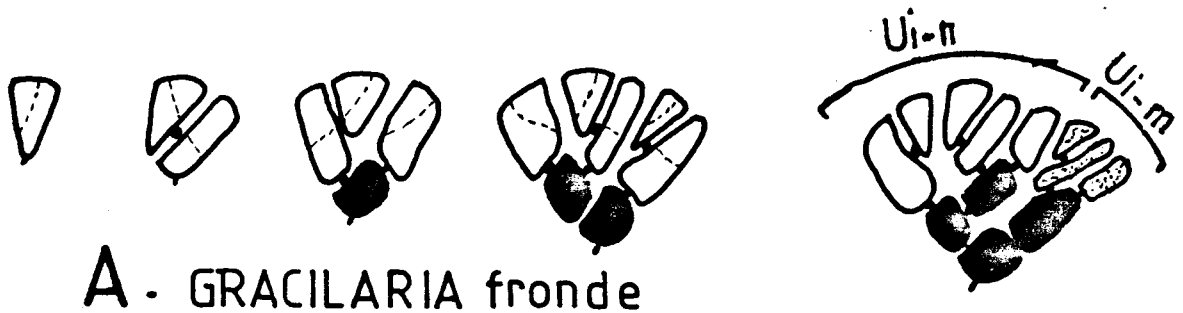
ANNEXE 4 : RELATION ENTRE LA MORPHOLOGIE DU THALLE ET LE MODE DE DIVISION DE LA (OU DES) INITIALE(S) APICALE(S).

GENRE espèce	ORDRE	MORPHOL.	AXE	DIU.APIC.
ACANTHOPHORA spicifera	céram.	MC	U	T
ACROTHAMNION pulchellum	céram.	FU	U	T
ACTINOTRICHIA fragilis	céram.	FU	U	T
AMPHIBETEMA indica	céram.	FM	U	O
ANTARCTOCOLAX Lambii	céram.	FM	U	T
ANTITHAMNION plumule	céram.	FU	U	T
APOGLOSSUM ruscifolium	déless.	LU	U	T
ASPARAGOPSIS hamifera	bonnemais.	MC	U	O
ASTEROCYSTIS namosa	bang.	FU	U	T
ATRACTOPHORA hypnoides	ném.	FU	U	T
BARTONIELLA crenata	déless.	LU	U	T
BATRACHOSPERMUM moniliforme	nemalion.	FU	U	T
BOHNEMAISSONIA sp.	bonnemais.	FM	U	O
ERYTHAMNION Seaforthii	céram.	FM	U	O
CALLIBLEPHARIS lobata	gigant.	ML	U	O
CALLITHAMNION tetragonum	céram.	FU	U	T
CALLOPHYLLIS obtusata	cryptosiph.	MC	U	O
CALOGLOSSA Leprieurii	déless.	LU	U	T
CATEVELLA obtusa	gigant.	MC	U	O
CERAMNUM Delongchenpei	céram.	FM	U	O
CHAMPIA parvula	rhodymén.	ML	M	O
CHIRACANTHIA anorea	céram.	FM	U	T
CHONDRIA dasyphylla	céram.	MC	U	T
CHONCROPHYLLUM monanthus	déless.	LU	U	T
CHONDRIUS crispus	gigant.	ML	M	O
CHYLOCLADIA verticillata	rhodymén.	MC	M	O
CLAUDEA multifida	déless.	LU	U	T
COMPSPONGON coeruleus	bonnemais.	FU	U	T
CORYNOSPORA pedicellata	céram.	FU	U	T
CRYPTOSIPHONIA Woodii	cryptosiph.	MC	U	O
CYSTOCLONIUM purpurascens	gigant.	MC	U	O
DAEYA pedicellata	céram.	FM	U	T
DASYPHYLLA cryptocarpa	céram.	FM	U	T
DELEBBERIA sanguineus	déless.	LU	U	T
DELEBBERIOSIS elegans	déless.	LU	U	T
DIAPSE pilota	céram.	FM	U	O
DICTYURUS purpurascens	céram.	FU	U	O
DUMONTIA incompressa	cryptosiph.	MC	U	O
ENDOCCLADIA mucicata	cryptosiph.	MC	U	O
ERYTHROPELTIS discigera	bang.	LU		T/O
ERYTHROTRICHIA ramosa	bang.	FU	U	O
EUSTILOTA eniculate	céram?	FM	U	O
EUTHORA cristata	cryptosiph.	MC	U	O
EUDONIA adiantiformis	céram.	FM	U	T
EUDONIA adiantiformis	céram.	LU	U	T
FALKENBERGIA Hillebrandii	Bonnemais.	FU	M	T
FALKLANDIELLA Harveyi	céram.	FU	U	T
FERNANDOSIPHONIA unilateralis	céram.	FM	U	T
FURCELLARIA fastigiata	gigant.	MC	U	O
GALAXAURA Diesingiana	némal.	MC	M	T
GELIDIUM cartilagineum	gélidial.	MC	U	T
GEOGIELLA confluens	céram.	FM	U	O
GLOIOSIPHONIA capillaris	cryptosiph.	FU	U	T
GRACILARIA verrucosa	gigant.	MC	U	O

GENRE espèce	ORDRE	MORPHOL.	AXE	DIV. APIC.
GRATELOUPIA filicina	cryptosiph.	MC	M	O
GRINNELLIA americana	déléés.	LU	U	T
HALARACHNION ligulatum	gigant.	MC	U	O
HERPOSIPHONIA tenella	cénam.	LU	U	O
HETEROSIPHONIA Wundermanni	cénam.	FM	U	O
HYPNEA musciformis	gigant.	MC	U	O
HYPOGLOSSUM Woodwardii	déléés.	LU	U	T
KYLINIA rhipidandra	bang.	FU	U	T
LAURENCIA pinnatifida	cénam.	MC	U	O
LEMANEA catenata	némal.	MC	U	T
LEVRINGIELLA microscopica	cénam.	FM	U	T
LOMENTARIA articulata	rhodymén.	MC	M	O
MELANOCOLAX velutina	cénam.	FM	U	T
MELANTHALIA abeclisse	gigant.	MC	U	O
MEMBRANOPTERA alata	déléés.	LU	U	T
MICROCOLAX botryocarpa	cénam.	FM	U	T
MICRORHINUS canosus	déléés.	LU	U	T
MYCHODEA terminalis	gigant.	ML	U	O
NACIARIA Wiggthii	némal.	MC	U	O
NEVALION multifidum	ném.	MC	M	T
NEOPTILOTA californica	cénam.	FM	U	T
NIENBURGIA Andersoniana	déléés.	LU	U	T
ODONTHALIA dentata	cénam.	ML	U	T
PACHYGLOSSUM marginiferum	déléés.	LU	U	T
PALMARIA palmata	rhodymén.	ML	M	O
PARENPUSSIA laciniata	déléés.	LU	U	T
PHAELOCARPUS alatus	gigant.	ML	U	O
PHITYMOPHORA imbricata	déléés.	LU	U	O
PICCONIELLA pectinata	cénam.	FM	U	O
PITHIOPSIS tasmanica	cénam.	MC	U	O
PLATOMA Bairdii	gigant.	LU	M	T
PLEONOSPORIUM vancouverianum	cénam.	FU	U	O
PLOCANIUM cartilagineum	gigant.	ML	U	T
PLUMARIA elegans	cénam.	FU	U	T
POLLEXPENIA pedicellata	cénam.	LU	U	O
POLYCORNYNE radiata	déléés.	LU	U	O
POLYNEURA Gmelini	déléés.	LU	U	T
POLYSIPHONIA elongata	cénam.	FM	U	O
PORPHYROPSIS coccinea	Bang.	FU	U	T
PTEROSIPHONIA parasitica	cénam.	LU	U	O
PTILOTA plumosa	cénam.	FM	U	O
RABDONIA clavigena	gigant.	MC	U	O
RHIZOGLOSSUM thysanorhinus	déléés.	LU	U	T
RHIZOPHYLLIS equanalis	cryptosiph.	ML	U	O
RHOCCALLIS elegans	cénam.	FM	U	O
RHOCCOMELA virgata	cénam.	FM	U	O
SCHIMMELMANNIA Schousboei	cryptosiph.	ML	U	O
SCHIZIMENIA pacifica	cénam.	ML	U	O
SCINAIA funicellata	ném.	MC	M	O
SPHAEROCODICUS conopseaefolius	gigant.	ML	U	T
SPIRIDIA filamentosa	cénam.	FU	U	T
STICHOTHAMNION cymatophilum	cénam.	FM	U	T
TYLOCOLAX microscopicus	cénam.	FM	U	O
WRANGELIA penicillata	cénam.	FM	U	O
WRIGHTIELLA Tumanowiczii	cénam.	FM	U	T

L'ENSEMBLE GRACILARIA-FRONDE, CRYPTOSIPHONIA-FRONDE ET GRATELOUPIA-FRONDE

($m/n = 1,62$)



A. GRACILARIA fronde



B. CRYPTOSIPHONIA et GRATELOUPIA-frondes

GRACILARIA - FRONDE ($m=5; n=3$): = CRYPTOSIPHONIA ET GRATELOUPIA-frondes

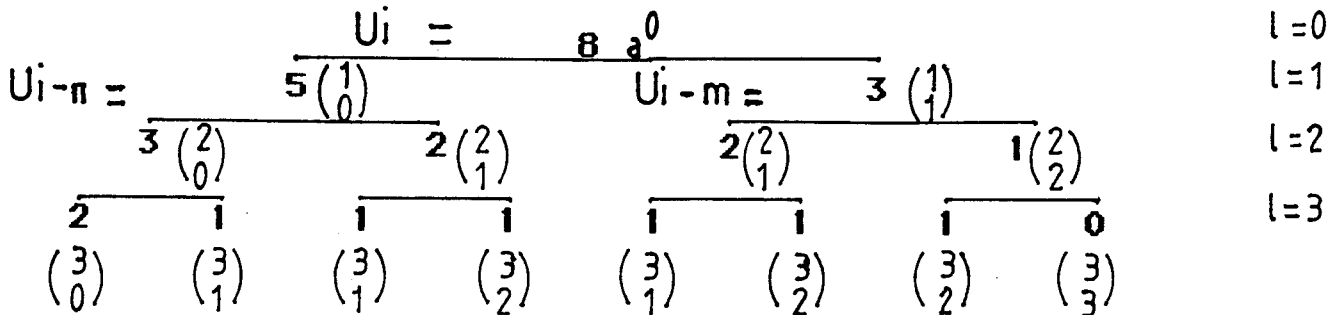


FIG.A, B. - Modalités de la ramification dans la fronde (en noir: cellules inactives).

FIG.C. - Termes successifs de la série U_i (cellules actives : voir texte).

ANNEXE 5.2

1) Détermination des termes successifs de la série:

$$U_i = U_{i-m} + U_{i-n}$$

$$U_i = \sum_{k=0}^{\ell} U_{i-(1-k)m-kn}$$

où $i = k_0, k_1, \dots, k_N$, à l'aide du coefficient binomial:

$$a^k = \binom{L}{k} = L! / k! \cdot (L-k)!$$

$$U_{k_0} = U_{i-(3)m-0} = U_{i-3m}$$

$$U_{k_1} = U_{i-(3-1)m-1n} = U_{i-2m-n}$$

$$U_{k_2} = U_{i-(3-2)m-2n} = U_{i-m-2n}$$

$$U_{k_3} = U_{i-0m-3n} = U_{i-3n}$$

soit $U_i = U_{i-3m} + U_{i-2m-n} + U_{i-m-2n} + U_{i-3n}$

2) Développement des termes successifs de la série U_i à partir des relations suivantes:

- a) $U_{i-n}/U_{i-m} = 1,62$
- b) $U_{i-2m-n}/U_{i-3n} = 1,62$
- c) $U_{i-m-2n}/U_{i-2m-n} = 1,62$
- d) $U_{i-3n}/U_{i-m-2n} = 1,62$
- e) $U_{i-m-n}/U_{i-2m} = 1,62$
- f) $U_{i-2n}/U_{i-n-m} = 1,62$

et

- (1) $U_i = U_{i-m} + U_{i-n}$
- (2) $U_{i-m} = U_{i-2m} + U_{i-m-n}$
- (3) $U_{i-2m} = U_{i-3m} + U_{i-2m-n}$
- (4) $U_{i-m-n} = U_{i-2m-n} + U_{i-2m-2n}$
- (5) $U_{i-n} = U_{i-n-m} + U_{i-2n}$
- (6) $U_{i-n-m} = U_{i-n-2m} + U_{i-m-2n}$
- (7) $U_{i-2n} = U_{i-2m-n} + U_{i-3n}$

3) CALCUL (SUBSTITUTIONS)

- 1 - $U_{i-m} = U_{i-2m} + 1,62 \cdot U_{i-2n}$ (e)
- 1' - $U_{i-m} = 2,62 \cdot U_{i-2m}$
- 2 - $U_{i-2m} = U_{i-3m} + 1,62 \cdot U_{i-3n}$ (b)
- 2' - $= 2,62 \cdot U_{i-3m}$
- 3 - $U_{i-m-n} = 1,62 \cdot U_{i-2m}$ (e)
- 3' - $= 1,62 \cdot U_{i-3m} + U_{i-m-2n}$ (b)
- 4 - $1,62 \cdot U_{i-2m} = U_{i-2m-n} + U_{i-m-2n}$
- 5 - $U_{i-m-2n} = 1,62 \cdot U_{i-2m} - 1,62 \cdot U_{i-3m}$
- 5' - $= 2,62 \cdot U_{i-3m} - 1,62 \cdot U_{i-3n}$

ANNEXE 5.3

$$\begin{array}{ll}
 6 - U_{i-m-2n} & = U_{i-3n} \\
 7 - 1,62.U_{i-2n} & = U_{i-2n-n} (e) + U_{i-3n} \\
 8 - U_{i-2n-n} & = 1,62.U_{i-2n} - U_{i-3n} \\
 9 - U_{i-2n} & = 2,62.U_{i-3n} \\
 10 - U_{i-2n-n} & = 1,62 \times 2,62.U_{i-3n} - U_{i-3n} \\
 10' - & = 3,24.U_{i-3n} \\
 11 - U_{i-3n} & = U_{i-2n} - U_{i-2n-n} \\
 11' - & = U_{i-2n} - U_{i-3n} \\
 12 - U_{i-n} & = U_{i-n-n} \\
 13 - U_{i-n} & = U_{i-n}/1,62 \\
 14 - U_{i-n}/1,62 & = 2,62.U_{i-2n}/1,62 \\
 15 - 2,62.U_{i-2n}/1,62 & = 2,62 \times 2,62.U_{i-3n}/1,62 \\
 16 - U_{i-n-n} & = 1,62U_{i-2n} \\
 17 - 1,62.U_{i-2n} & = 1,62 \times 2,62.U_{i-3n} \\
 18 - U_{i-2n} & = 2,62 \times 2,62/1,62.U_{i-n} - 1,62 \times 2,62.U_{i-n} \\
 18' - U_{i-2n} & = 4,24.U_{i-n} - 4,24.U_{i-n} = 0 \\
 19 - U_{i-3n} & = U_{i-3n}
 \end{array}$$

Portons en U_i les valeurs trouvées en 6, 10' et 19, il vient:

$$U_i = 1.U_{i-3n} + 9,72.U_{i-3n} + 3.U_{i-3n} + U_{i-3n}$$

soit $U_i = 14,72.U_{i-3n}$

or $U_i = 8$

d'où $U_{i-3n} = 8/14,72$
 $= 0,54$

4) Formons le TABLEAU des valeurs en vue du calcul des X^2 :

$$U_i \text{ théorique} = 0,54 \overset{\exists}{0} + 5,28 \overset{\exists}{1} + 1,63 \overset{\exists}{2} + 0,54 \overset{\exists}{3}$$

$$U_i \text{ observé} = 2 \overset{\exists}{0} + 3 \overset{\exists}{1} + 3 \overset{\exists}{2} + 1 \overset{\exists}{3}$$

ou encore en explicitant :

$$U_i \text{ observé} = 2.U_{i-3n} + 3.U_{i-2n-n} + 3.U_{i-n-2n} + 1.U_{i-3n}$$

4) AJUSTEMENT (TEST DE CHI-DEUX)

Pour le calcul on utilise la correction de YATES (SCHWARTZ, 1963):

$$X^2 = (\text{observé} - \text{calculé} - 1/2)^2 / \text{calculé}$$

il vient:

$$\begin{aligned}
 X^2 &= 0,92/0,54 + 7,728/5,25 + 0,757/1,63 + 1,082/0,54 \\
 &= 5,691
 \end{aligned}$$

On lit dans la Table: P_0 os pour un ddl=3 > 7,815

On conclue que la différence n'est pas significative et que la série observée s'ajuste à la série théorique des L-systèmes.

L'ENSEMBLE GRACILARIA-BASE,
POLLEXFENIA-FRONDE ET
PETROCELIS-FRONDE:

$(m/n = 1)$

FIG.A :

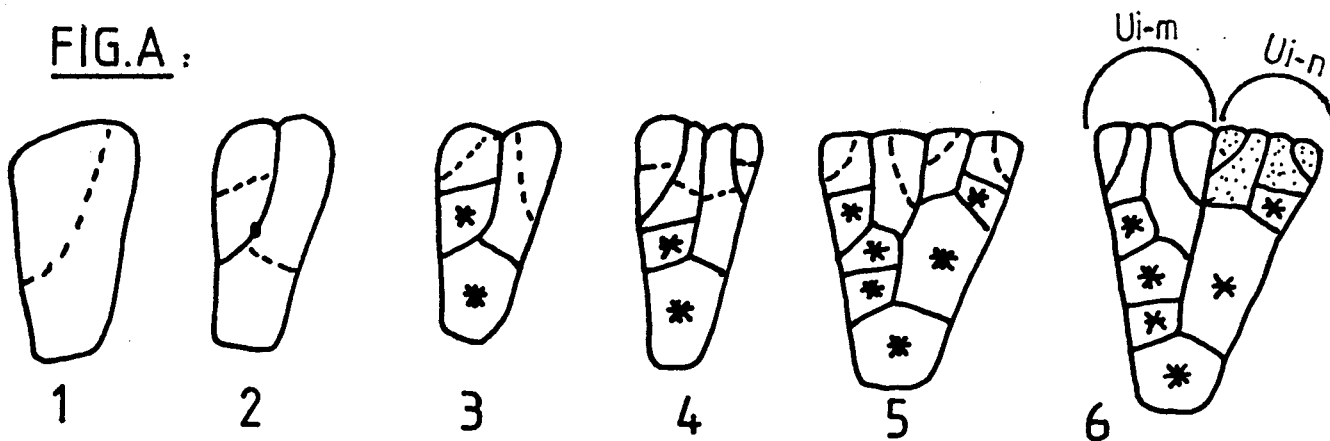


FIG.B :

GRACILARIA - BASE ($m = 4; n = 4$): = POLLEXFENIA ET PETROCELIS-FRONDE

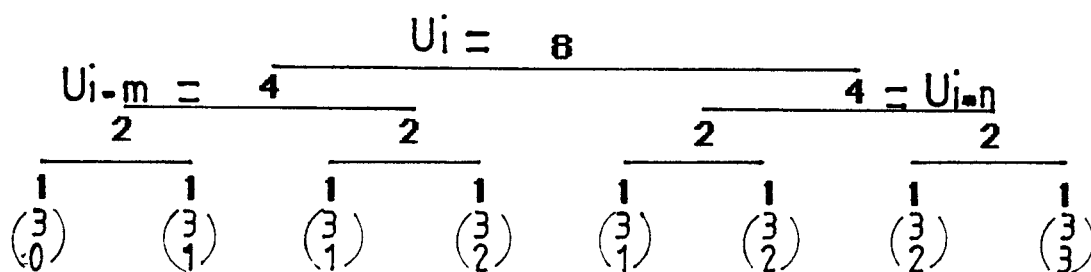


FIG.A. - Modalités de la ramification dans l'ensemble GRACILARIA-BASE,
POLLEXFENIA-FRONDE et PETROCELIS-FRONDE (1 à 6 : stades successifs des
partitions cellulaires; * : cellules inactives).

FIG.B. - Termes successifs de la série U_i (cellules actives) : voir le
texte.

ANNEXE 5.5

$$(1) U_i = U_{i-3n} + U_{i-2n-n} + U_{i-n-2n} + U_{i-3n}$$

En suivant le même algorithme que précédemment il vient:

- (2) $U_{i-3n} = 0,25.U_{i-n}$
- (3) $U_{i-2n-n} = 0,25.U_{i-n}$
- (4) $U_{i-n-2n} = 0,25.U_{i-n}$
- (5) $U_{i-3n} = 0,25.U_{i-n}$

Formons le TABLEAU des valeurs en vue du calcul des X^2 :

$$U_i \text{ théorique} = 1 \overset{\exists}{0} + 3 \overset{\exists}{1} + 3 \overset{\exists}{2} + 1 \overset{\exists}{3}$$

$$U_i \text{ observé} = 1 \overset{\exists}{0} + 3 \overset{\exists}{1} + 3 \overset{\exists}{2} + 1 \overset{\exists}{3}$$

ou encore en explicitant :

$$U_i \text{ observé} = 1.U_{i-3n} + 3.U_{i-2n-n} + 3.U_{i-n-2n} + 1.U_{i-3n}$$

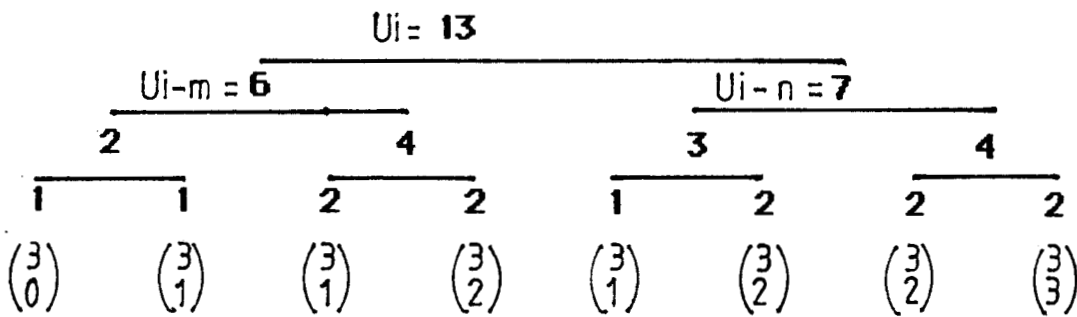
4) AJUSTEMENT :

la répartition observée est ajustée à la distribution théorique.

L'ENSEMBLE NIENBURGIA-FRONDE :
($m/n = 1, 17$)



NIENBURGIA sp. (Déléssériacée) ($m=7; n=6$) :



(1) $U_i = U_{i-3n} + U_{i-2n-n} + U_{i-n-2n} + U_{i-3n}$

En suivant le même algorithme que précédemment il vient:

- (2) $U_{i-2n-n} = 2,14 \cdot U_{i-3n}$
- (3) $U_{i-n-2n} = 1 \cdot U_{i-3n}$
- (4) $U_{i-3n} = 1 \cdot U_{i-3n}$
- (5) $U_i = 13$
- (6) $U_{i-3n} = 13/11,28 = 1,14$

Formons le TABLEAU des valeurs en vue du calcul des X^2 :

$$U_i \text{ théorique} = 1,15 \overset{\exists}{\underset{0}{}} + 7,32 \overset{\exists}{\underset{1}{}} + 3,46 \overset{\exists}{\underset{2}{}} + 1,15 \overset{\exists}{\underset{3}{}}$$

$$U_i \text{ observé} = 1 \overset{\exists}{\underset{0}{}} + 4 \overset{\exists}{\underset{1}{}} + 6 \overset{\exists}{\underset{2}{}} + 2 \overset{\exists}{\underset{3}{}}$$

ANNEXE 5.7

ou encore en explicitant :

$$U_i \text{ observé} = 1.U_{i-3n} + 4.U_{i-2n-n} + 6.U_{i-n-2n} + 2.U_{i-3n}$$

4) AJUSTEMENT (TEST DE CHI-DEUX)

Pour le calcul on utilise la correction de YATES (SCHWARTZ, 1963):

$$X^2 = (\text{observé} - \text{calculé} - 1/2)^2 / \text{calculé}$$

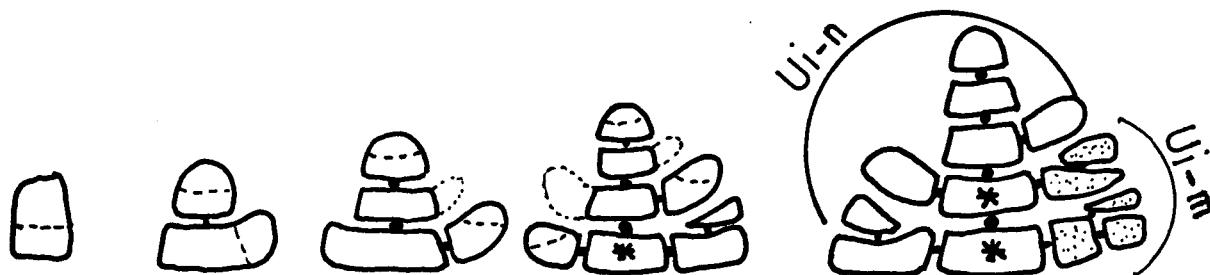
il vient:

$$X^2 = 0,42/1,45 + 13,99/7,32 + 4,16/6 + 0,12/2 = 3,03$$

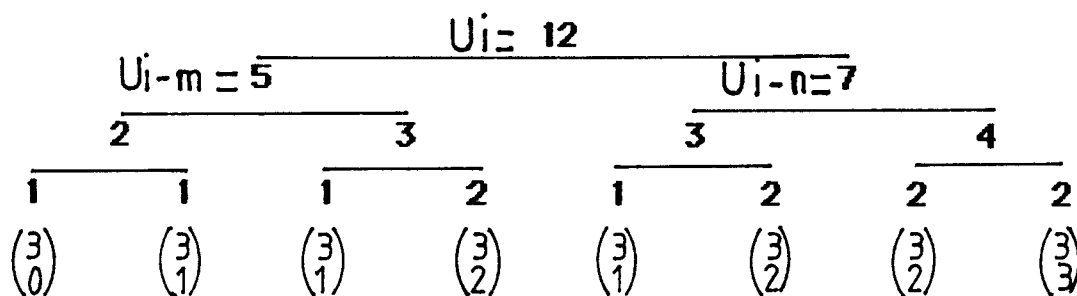
On lit dans la Table: P_0 pour un ddl=3 > 7,815

On conclue que la différence n'est pas significative et que la série observée s'ajuste à la série théorique des L-systèmes.

L'ENSEMBLE GELIDIUM-FRONDE :
 < m/n = 1,40 >



GELIDIUM sp. (Gélidiacée) (m=7 ; n=5):



ANNEXE 5.9

L'ENSEMBLE GELIDIUM-FRONDE :

$$\langle m/n = 1,40 \rangle$$

$$(1) U_i = U_{i-3n} + U_{i-2n} + U_{i-n} + U_{i-3n}$$

En suivant le même algorithme que précédemment il vient:

$$(2) U_{i-2n} = 2,36 \cdot U_{i-3n}$$

$$(3) U_{i-n} = 1 \cdot U_{i-3n}$$

$$(4) U_{i-3n} = 1 \cdot U_{i-3n}$$

$$(5) U_i = 12$$

$$(6) U_{i-3n} = 12/12,04 = 1$$

Formons le TABLEAU des valeurs en vue du calcul des X^2 :

$$U_i \text{ théorique} = 1^3_0 + 7,08^3_1 + 3^3_2 + 1^3_3$$

$$U_i \text{ observé} = 1^3_0 + 3^3_1 + 6^3_2 + 2^3_3$$

ou encore en explicitant :

$$U_i \text{ observé} = 1 \cdot U_{i-3n} + 3 \cdot U_{i-2n} + 6 \cdot U_{i-n} + 2 \cdot U_{i-3n}$$

4) AJUSTEMENT (TEST DE CHI-DEUX)

Pour le calcul on utilise la correction de YATES (SCHWARTZ, 1963):

$$X^2 = (\text{observé} - \text{calculé} - 1/2)^2 / \text{calculé}$$

il vient:

$$X^2 = 0,25/1 + 20,52/7,08 + 6,35/6 + 0,26/2 = 3,30$$

On lit dans la Table:

$$P_{0,05} \text{ pour un ddl}=3 > 7,815$$

CONCLUSION AU TEST: la différence n'est pas significative:

la série U_i observée s'ajuste donc à la série U_i théorique des L-systèmes.

ANNEXE 6

CALCUL DE LA DIVERGENCE D

1) CALCUL DES CONVERGENTS DE LA FRACTION CONTINUE $m/n = 4/3$

$$m/n = 4/3 = 1,33$$

$$a_0 = 1 \qquad r_0 = 0,33$$

$$1/r_0 = a_1 + r_1 = 3,0303\dots$$

$$a_1 = 3 \qquad r_1 = 0,030$$

$$1/r_1 = a_2 + r_2 = 33,000$$

$$a_2 = 33 \qquad r_2 = 0$$

On calcule les convergents principaux p_k/q_k , à partir des relations suivantes:

- (1) $p_0 = a_0 = 1$
- (1') $q_0 = 1$
- (3) $p_1 = a_0 \times a_1 + 1$
- (3') $q_1 = a_1$
- (4) $p_k = a_k \times p_{k-1} + p_{k-2}$
- (4') $q_k = a_k \times q_{k-1} + q_{k-2}$

On rassemble les valeurs dans le tableau ci-dessous:

k	0	1	2
a	1	3	33
p _k	1	4	133
q _k	1	1	34
p _k /q _k	1/1	4/1	133/34



Le convergent p_k/q_k tel que $m q - n p = \pm 1$ pour $d < 1/2$ est:

$$p/q = 1/1 \text{ puisque } m = 4 \text{ et } n = 3$$

la valeur k de la relation $cm + sn = k$ est déterminée sur la FIG.41, c'est le nombre d'initiales rencontrées sur la spirale génétique pour passer, sur une orthostique donnée, d'une initiale à celle qui lui est juste supérieure: $k = 7$.

L'équation $cm + sn = k$, s'écrit alors : $4c + 3s = 7$

La seule et unique solution satisfaisant à cette relation est :

$$c = 1$$

$$s = 1$$

Portons ces valeurs dans l'équation de $d = cp + sq / cm + sn$

Il vient $d = cp + sq / cm + sn = 1+1 / 7 = 2/7$ soit en valeur angulaire :

$$d = 102, 86^\circ$$

TITRE:

LA MORPHOGENESE DE *GRACILARIA verrucosa* (Huds.) Papenfuss (Rhodophycée, Gigartinales) : Acquisition des morphoses ontogéniques, expression des potentialités morphogénétiques, caractères cytomorphologiques de la différenciation végétative.

RESUME:

La Construction du thalle de *GRACILARIA verrucosa* (Huds. Papenfuss) est marquée par une succession de morphoses ontogéniques (stade spore, stades plantule-I et -II, thalle adulte), qui se singularisent chacune par des particularités architecturales, morphométriques et cytomorphométriques propres.

Le stade unicellulaire de la spore, est marqué par la présence d'enclaves cytoplasmiques particulières, qui abritent les précurseurs des composés pariétaux (vésicules fibreuses, VF), les mucilages adhésifs (vésicules à pelote focale, UPF) et les substances de réserve (floramidon, substances azotées).

La morphogenèse du stade plantule-I, s'opère par redondance d'un motif architectural simple : la bifurcation pseudodichotome ou pseudodichotomie, qui, sous l'action des facteurs du milieu (température, lumière et substrat), élabore une plantule sphérique ou discoidale bombée, qui est interprétée comme un NEMATOTHALLE et dans lequel se différencient les systèmes rampant (HYPOTHALLE) et dressé (PERITHALLE). La croissance de ce double système est assurée par l'ensemble des cellules marginales du thalle.

La morphogenèse du stade plantule-II et de la fronde épigée adulte est marquée par l'installation, au sein d'une pseudodichotomie, d'une PRESEANCE agissant en faveur du développement privilégié d'une des deux cellules (cellule a) apicales de la bifurcation. Ce changement d'état, introduit des propriétés morphogénétiques nouvelles, qui se manifestent par (1) l'initiation grâce à l'activité segmentogène de l'initiale a, d'une structure métacladomienne (absence de système pleuridien) et par (2) l'établissement d'une règle phyllotaxique descriptible par la paire de parastiques visibles ($m = 4$; $n = 3$) et par le calcul de la divergence d ($d = 2/7 = 102,85^\circ$).

L'analyse morphométrique (taille, angle de cloisonnement) d'une part, l'ajustement aux L-systèmes, des arbres de microramification du disque basal et de la fronde, basé sur le développement de la série $U_i = U_{i-m} + U_{i-n}$ d'autre part, suggèrent un comportement en hystérésis, lors des transitions morphologiques successives. Le calcul du rapport m/n des productions microraméales chez *GRACILARIA* et chez d'autres RHODOPHYCEES, suggère l'existence de trois variantes autour du thème de la pseudodichotomie : la variante multiaxiale "Pegsonnelia", la variante uniaxiale et monopodiale "Gracilaria", la variante "Dictyurus".

Les transitions morphologiques au cours de l'ontogenèse de *GRACILARIA*, s'accompagnent à l'échelle cytologique, de transitions quantitatives et qualitatives (disparition ou variation du nombre des organites). Le parallélisme entre la fonction morphogénétique d'une cellule et son aspect cytomorphologique est ainsi établi.

Les potentialités régénératrices polarisées et phototropique de la fronde du thalle adulte sont montrées par des manipulations chirurgicales simples.

Les similitudes architecturale et morphogénétique, mais également l'originalité de fonctionnement du point végétatif de la fronde de *GRACILARIA*, comparée à celui d'autres algues, particulièrement les FUCALES, mais aussi à celui des CORMOPHYTES (BRYOPHYTES e PTERIDOPHYTES), sont montrées.

La position phylogénétique de *GRACILARIA*, dans le groupe des thalles massifs ressortissant au THEME CLADOMIEN est recherchée. Cette algue réalise incontestablement un progrès par rapport aux autres algues du groupe, à la fois par simplification (suppression du système pleuridien) et par spécialisation des fonctions initiatrice et edificatrice du METACLADOMOTHALLE.

Mots-clés : *GRACILARIA*, Rhodophycées, Gigartinales, morphogenèse, cytomorphologie.