

**ECOLOGIE, CROISSANCE ET REGENERATION  
TENEURS EN ACIDE ALGINIQUE DE *LAMINARIA DIGITATA*  
SUR LES COTES FRANÇAISES DE LA MANCHE**

par René PEREZ

---



**ECOLOGIE, CROISSANCE ET REGENERATION  
TENEURS EN ACIDE ALGINIQUE DE *LAMINARIA DIGITATA*  
SUR LES COTES FRANÇAISES DE LA MANCHE**

SOMMAIRE

|   |     |
|---|-----|
| INTRODUCTION .....  | 291 |
| CHAPITRE I. — CARTOGRAPHIE DES POPULATIONS DE LAMINAIRES DES COTES FRANÇAISES<br>DE LA MANCHE ORIENTALE .....                     | 293 |
| I. — Les photographies aériennes .....  | 293 |
| II. — Les dragages en mer et les excursions sur la côte .....   | 294 |
| III. — La cartographie .....  | 297 |
| CHAPITRE II. — ECOLOGIE ET CROISSANCE .....   | 297 |
| I. — Longévité du sporophyte de <i>Laminaria digitata</i> .....   | 297 |
| <i>Les marquages de thalles</i> .....   | 298 |
| <i>Les cultures expérimentales</i> .....  | 298 |
| <b>Conclusion</b> .....   | 299 |
| II. — Variations de la croissance au cours de la vie de <i>Laminaria digitata</i> dans la<br>zone infralittorale supérieure ..... | 300 |
| <i>Evolution de la longueur de la lame</i> .....  | 301 |
| <i>Evolution de la largeur de la lame</i> .....   | 302 |
| <i>Evolution du diamètre du stipe</i> .....   | 303 |
| <i>Evolution de la longueur du stipe</i> .....  | 305 |
| <b>Conclusion</b> .....   | 306 |
| III. — Etude biométrique d'une population de <i>Laminaria digitata</i> de l'étage infra-<br>littoral « profond » .....            | 306 |
| <i>Technique utilisée</i> .....   | 306 |
| <i>Analyse des histogrammes</i> .....   | 307 |
| <i>Moyennes mensuelles</i> .....  | 309 |
| <b>Conclusion</b> .....   | 311 |
| IV. — Etude de quelques facteurs physiques sur le développement de <i>Laminaria di-<br/>gitata</i> .....                          | 311 |
| <i>Technique</i> .....  | 311 |
| <i>Influence de la composition spectrale de la lumière</i> .....  | 312 |

|  |     |
|--|-----|
| <i>Influence de l'éclairement</i> .....  | 314 |
| <i>Influence de la température</i> .....   | 317 |
| <b>Conclusion</b> .....  | 318 |
| <b>V. — Phénomène de régénération</b> .....  | 318 |
| <i>Variation de la régénération au cours de l'année</i> .....  | 319 |
| <i>Variation de la régénération avec l'âge de Laminaria digitata</i> .....   | 321 |
| <b>Conclusion</b> .....  | 322 |
| <b>VI. — La récolte des laminaires et le repeuplement</b> .....  | 322 |
| <i>Mode opératoire</i> .....   | 324 |
| <i>Arrachage ou coupe sur le stipe</i> .....   | 324 |
| <i>Délai de repeuplement</i> .....   | 326 |
| <b>Conclusion</b> .....  | 326 |
| <b>VII. — Reproduction et fertilité</b> .....  | 326 |
| <b>Conclusion</b> .....  | 327 |
| CHAPITRE III. — ETUDES SUR L'ACIDE ALGINIQUE .....   | 329 |
| <b>I. — Nature, rôle, origine, propriétés de l'acide alginique</b> .....   | 329 |
| <i>Découverte de l'acide alginique</i> .....   | 329 |
| <i>Structure chimique</i> .....  | 329 |
| <i>Localisation dans la cellule</i> .....  | 330 |
| <i>Propriétés intéressantes de l'acide alginique</i> .....   | 331 |
| <b>II. — Variations de la teneur</b> .....   | 332 |
| <i>Mode opératoire</i> .....   | 332 |
| <i>Teneur en acide alginique tout au long d'un même échantillon</i> .....  | 333 |
| <i>Influence de l'âge sur la teneur en acide alginique</i> .....   | 333 |
| <i>Teneur en acide alginique en différents points de nos côtes de la Manche</i> .....  | 335 |
| <b>III. — Variation du degré de polymérisation</b> .....   | 336 |
| <i>Technique d'extraction et mesure de la viscosité</i> .....  | 337 |
| <i>Variations de la viscosité au cours de l'année</i> .....  | 338 |
| <i>Variations de la viscosité au cours de la vie de l'algue</i> .....  | 339 |
| <i>Variations de la viscosité en quelques points de nos côtes de la Manche</i> .....   | 339 |
| <b>IV. — Influence du mode de conservation des laminaires sur la teneur en acide alginique et sur la qualité de ce produit</b> ..... | 340 |
| <b>Conclusion</b> .....  | 341 |
| <b>CONCLUSION GENERALE</b> .....   | 341 |
| RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....  | 343 |

Nous voudrions dès ces premières lignes exprimer toute notre gratitude à Mme le Professeur P. GAYRAL pour les multiples conseils et encouragements qu'elle nous a prodigués ainsi que pour l'important équipement technique qu'elle a mis à notre disposition pendant notre séjour dans son laboratoire d'Algologie à la Faculté des Sciences de Caen.

Nous tenons à remercier aussi les Professeurs J. FURNESTIN et Cl. MAURIN dont les décisions ont toujours eu pour but de faciliter notre tâche, le Professeur P. BINET qui nous a fait bénéficier de sa grande expérience de physiologiste, le Professeur J. FELDMANN pour ses judicieuses remarques, le Professeur LUBET qui a bien voulu nous accueillir maintes fois au Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer et tous les collaborateurs et collaboratrices de Mme P. GAYRAL qui nous ont apporté une aide tant efficace qu'inconditionnelle.

### Données générales sur *Laminaria digitata*.

On rencontre, sur nos côtes de la Manche et de l'Atlantique, quatre espèces du genre *Laminaria*. Trois d'entre elles présentent une lame partiellement découpée en lanières; ce sont :

*L. hyperborea* (GUNN.) FOSLIE (syn. *L. cloustoni* EDM.) qui se caractérise par un stipe rugueux, épais, rigide, et par la perte chaque année de l'ancienne lame,

*L. ochroleuca* DE LA PYLAIE (syn. *L. pallida* BORNET, *L. lejolissii* SAUV.) facilement reconnaissable à la teinte jaune de la zone de croissance,

*L. digitata* (L.) LAMOUREUX (syn. *L. flexicaulis* LE JOLIS) ayant un stipe lisse et très flexible. Seule, l'espèce *L. saccharina* (L.) LAMOUREUX possède une lame entière et linéaire.

*Laminaria digitata* (L.) LAMOUREUX (fig. 1), connue aussi sous le nom de *Laminaria flexicaulis*, est une algue brune (phéophycée) dont le sporophyte se compose d'une large lame sombre partiellement découpée en lanières, portée par une partie plus étroite et presque cylindrique, le stipe, remarquablement lisse et flexible.

Originaires des mers froides, elle s'est adaptée à nos côtes de la Manche et de l'Atlantique. Certains auteurs (PRIMIO, 1955) prétendent même l'avoir récoltée jusqu'à la latitude de Vigo; d'autres (SEOANE-CAMBA, 1964) affirment qu'elle n'a jamais existé sur les côtes espagnoles. Bien qu'elle fut signalée, en 1890, par ARCHANGELI dans le détroit de Messine, sa présence en Méditerranée reste peu probable comme tendent à le prouver les récentes observations de FREDJ et GIERMANN faites à bord de la soucoupe plongeante SP 300.

L'algue recherche les côtes agitées au substratum rocheux. Elle vit généralement de la limite supérieure de l'étage infralittoral à des profondeurs de — 15 à — 25 m (d'après ERNST, 1955). Certaines populations du niveau élevé émergent au moment des basses mers de vive eau.

Le cycle de reproduction est parfaitement connu depuis les travaux de SAUVAGEAU (1918). Il se caractérise par l'alternance de deux générations: le gamétophyte composé d'un filament plus ou moins ramifié et le sporophyte qui est l'algue macroscopique. La reproduction commence par l'apparition à l'extrémité des lames de taches sombres plus ou moins bien délimitées, souvent confluentes, appelées sores. L'observation au microscope montre que ces sores sont principalement constitués par des milliers de petits sacs (ou sporocystes) remplis de granulations (ou spores).

Lorsque le sporocyste est mûr, il éclate, libérant les spores qui germent chacune en un filament microscopique plus ou moins ramifié appelé prothalle mâle ou femelle suivant la spore qui lui a donné naissance.

Les prothalles mâles produisent, au terme de leur évolution, des gamètes mâles qui, émis dans le milieu environnant, se déplacent à l'aide de deux flagelles. Les prothalles femelles forment des gamètes femelles immobiles. Les gamètes mâles et femelles copulent pour donner des zygotes; chaque zygote germe en une plantule qui, si elle n'est pas arrachée ou dévorée, devient le thalle macroscopique.

Au point de vue anatomique, la coupe transversale du stipe ou de la lame révèle la présence de trois zones cellulaires :

à l'extérieur, le méristoderme constitué de petites cellules fortement colorées par des pigments photosynthétiques et qui ont le rôle d'assurer l'assimilation chlorophyllienne,

à l'intérieur, formée par un enchevêtrement de filaments, la moelle,

entre les deux, le cortex différencié en cortex interne adossé à la moelle et en cortex externe s'appuyant sur le méristoderme.



FIG. 1. — Aspect général du sporophyte de *Laminaria digitata*. Il s'agit ici d'un échantillon âgé de 18 mois.

Les cellules du méristoderme et les cellules les plus internes du cortex contiennent des organites particuliers : les physodes que l'on groupe, depuis les travaux de CHADEFAUD, en trois catégories d'après la coloration qu'elles prennent au contact du bleu de crésyl, les physodes métachromatiques qui deviennent rouges, les orthochromatiques qui deviennent bleues, les achromatiques qui ne se colorent pas.

La lame contient, en outre, des canaux mucifères absents dans le stipe.

La croissance est assurée par une zone méristématique située entre la partie inférieure de la lame et la partie supérieure du stipe, (d'où son nom de zone stipofrontale); elle permet l'allongement apical du stipe et l'accroissement basal de la lame.

Paradoxalement, bien que *Laminaria digitata* soit très commune sur les rives de la Manche et, de surcroît, abondamment utilisée (30 000 t annuellement) par l'industrie française, la biologie de son sporophyte sur nos côtes n'a presque pas été étudiée; c'est ainsi que nos connaissances relatives à la position, à l'étendue, à l'importance des champs que constitue cette espèce se limitent le plus souvent aux indications obtenues des goémoniers; de même, les données concernant l'écologie et la croissance sont généralement soit empiriques, soit extrapolées imprudemment de constatations faites sous d'autres climats très différents de celui régnant dans notre pays, soit acquises après de trop brèves études alors que le sporophyte de *Laminaria digitata* vit, comme nous l'avons démontré, au moins cinq années. Quant aux variations de la teneur en acide alginique qui est pourtant la substance extraite de l'algue par l'industrie, les seuls renseignements proviennent de résultats épars obtenus par des méthodes trop souvent contestables.

Il ne fait pas de doute que les difficultés auxquelles se heurte aujourd'hui l'exploitation des laminaires résident principalement dans le manque d'informations biologiques précises.

C'est la raison pour laquelle nous avons entrepris, sous la haute direction de Mme le Professeur GAYRAL, des travaux sur la cartographie, l'écologie, la croissance et les teneurs en acide alginique des populations de *Laminaria digitata*. Le texte qui va suivre n'est qu'un résumé des études effectuées; l'exposé intégral de ces travaux constitue, en effet, un mémoire présenté le 12 octobre 1970 devant la Faculté des Sciences de Caen en vue de l'obtention du titre de Docteur es Sciences Naturelles (*Thèse d'Etat AO 4625*).

Nous distinguerons, dans ce résumé, trois grandes parties.

La première sera consacrée aux recherches visant à localiser les champs de laminaires et à en définir l'étendue, ce qui nous permettra de préciser l'importance des populations que consti-

tuent sur nos côtes *Laminaria digitata* et de situer, par la même occasion, les lieux où ont été faites la plupart des expériences.

La deuxième concernera les variations de l'écologie et la croissance tout au long de la vie de l'algue.

La troisième groupera les études relatives aux variations qualitatives et quantitatives du contenu en acide alginique des tissus de *Laminaria digitata*.

Ces trois parties ne sont pas sans rapport les unes avec les autres mais tendent à se compléter. En effet la plupart des études ont été effectuées à la suite de problèmes posés par l'étude précédente.

## CHAPITRE I

### CARTOGRAPHIE DES POPULATIONS DE LAMINAIRES

### DES COTES FRANÇAISES DE LA MANCHE ORIENTALE

Malgré les excellents travaux de JOUBIN (1909), DIZERBO (1952), DAVY DE VIRVILLE (1961), DRACH (1961), FLOC'H (1965), nos connaissances sur la localisation et l'étendue des champs de laminaires sont extrêmement limitées, surtout en ce qui concerne les peuplements qui n'émergent jamais. Ce fait est d'autant plus regrettable que beaucoup de ces champs pourraient fournir à l'industrie une matière première d'excellente qualité.

Nous nous efforçons depuis 1967 d'établir une cartographie aussi précise que possible des populations de *Laminaria digitata* des côtes françaises de la Manche. Les recherches effectuées jusqu'à présent n'ont portées que sur les rives de la Manche orientale comprises entre Grandcamp et Lion-sur-Mer. Elles ont eu cependant le mérite, d'une part, de permettre la mise au point de la méthode qui sera par la suite utilisée systématiquement, d'autre part, d'apporter des précisions sur l'importance souvent méconnue des peuplements de laminaires des côtes normandes.

Les moyens dont nous disposons se groupent en trois catégories : les photographies en couleur prises d'un avion du type « Jodel », les dragages en mer, les excursions sur la côte.

#### I. - Les photographies aériennes.

Lorsqu'on survole, par très beau temps et en absence de vent, le plateau continental au moment des basses mers, on distingue facilement à travers l'eau les taches sombres que forment sur le fond de la mer les groupements végétaux. On peut donc, à l'aide des photographies de ces taches, déterminer rapidement la position et le contour des champs d'algues.

Après une série de missions préliminaires pour rechercher la technique la plus efficace, nous avons adopté des émulsions Kodachrome II et Kodachrome X donnant des diapositives en couleur 24 × 36 mm, un objectif de 60 mm, une altitude d'au moins 900 m, un temps de pose de 1/125 de seconde, une ouverture de 9. Au moment de la prise de vue, l'objectif appliqué directement contre la paroi transparente de la verrière doit être tenu perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'avion et présenter une inclinaison de 40 à 45° par rapport à l'horizontale.

Les résultats des différentes photographies prises (fig. 2) ont été regroupés sur une carte 1/50 000 dont les cartes A des figures 3 et 4 sont une réduction. Les parties ombrées représentent l'association des différentes taches végétales repérées sur les clichés.

Nous avons ainsi pu préciser que la ceinture algale recouvre la presque totalité du plateau du Calvados jusqu'à une profondeur de 7 à 8 m, sur une bande de 2 à 3 km de large, entrecoupée de rares zones dénudées. Au-delà d'Arromanches, le peuplement végétal se réduit en un fin cordon qui s'estompe avant Port-en-Bessin. De Ste-Honorine-des-Pertes à Vierville-sur-Mer, on ne distingue aucune trace de colonies algales. Le cordon végétal réapparaît après la pointe de la Percée et s'élargit peu à peu à mesure qu'on se rapproche de Grandcamp.



FIG. 2. — Photographie prise à 900 m d'altitude dans la baie de Morlaix : les taches sombres visibles sur le fond de l'eau laissent clairement deviner la disposition et l'étendue des champs d'algues dans cette zone.

L'avantage des photographies aériennes est de permettre une évaluation précise et rapide de l'étendue et des contours des champs d'algues mais il n'est pas possible de dire, d'après les clichés, quelles sont les espèces qui composent les populations. Pour obtenir cette dernière information, nous avons eu recours aux dragages grâce auxquels nous avons fait des prélèvements jusqu'à dix mètres de profondeur et aux excursions sur la côte au moment des basses mers à fort coefficient, au cours desquelles nous avons examiné des échantillons composant la limite supérieure des grands peuplements.

## II. - Les dragages en mer et les excursions sur la côte.

Les dragages et les excursions dans la zone intertidale ont révélé que les seules algues qui constituent de denses populations sont *Laminaria digitata*, *L. saccharina* et *Halydris siliquosa*. Les signes tracés sur les cartes B des figures 3 et 4 indiquent les lieux où nous sommes sûrs que ces algues existent séparément ou associées. *Ascophyllum nodosum* n'est présente qu'en de rares

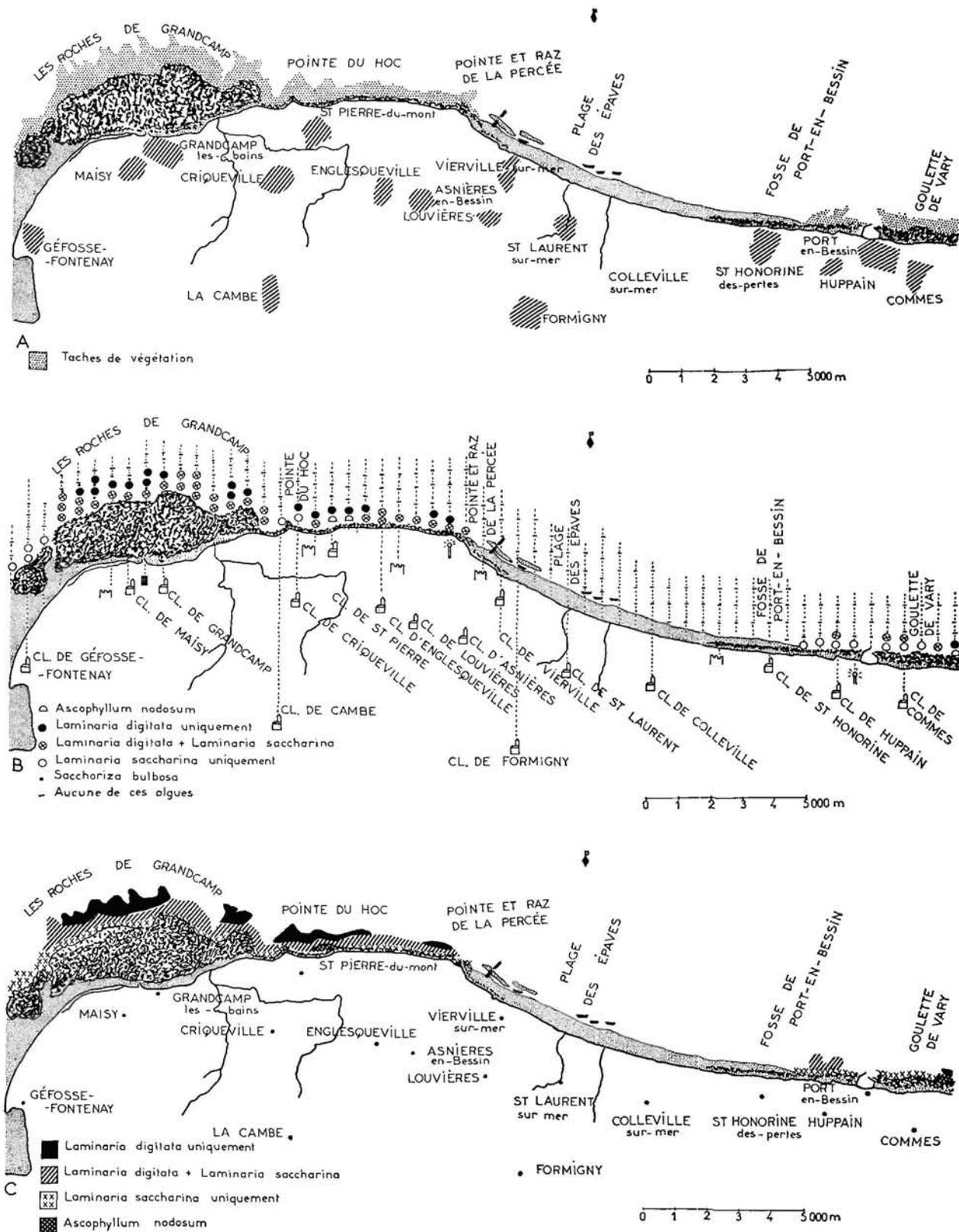


FIG. 3. — Cartographie des grands champs d'algues de Lion-sur-Mer à Manvieux. A) résultats des photographies aériennes. B) résultats des dragages ; C) localisation des principaux peuplements.

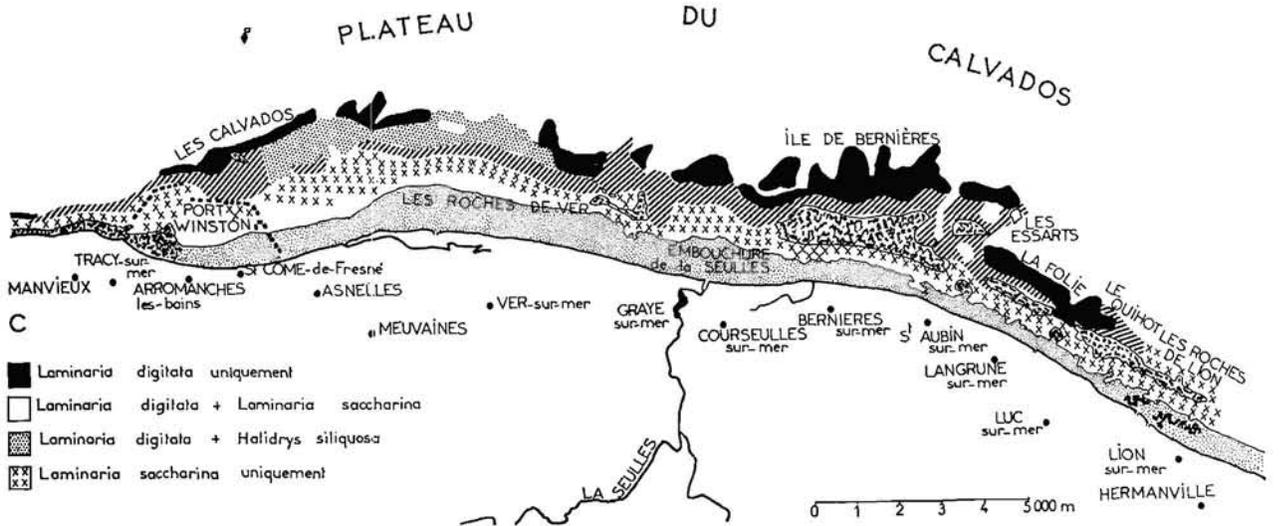
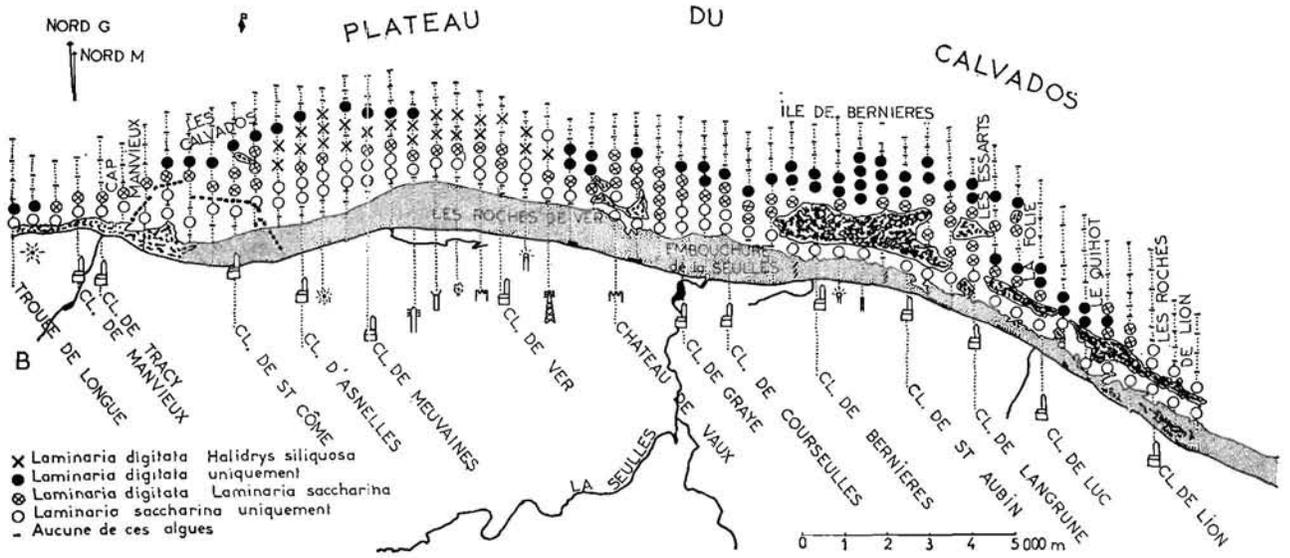
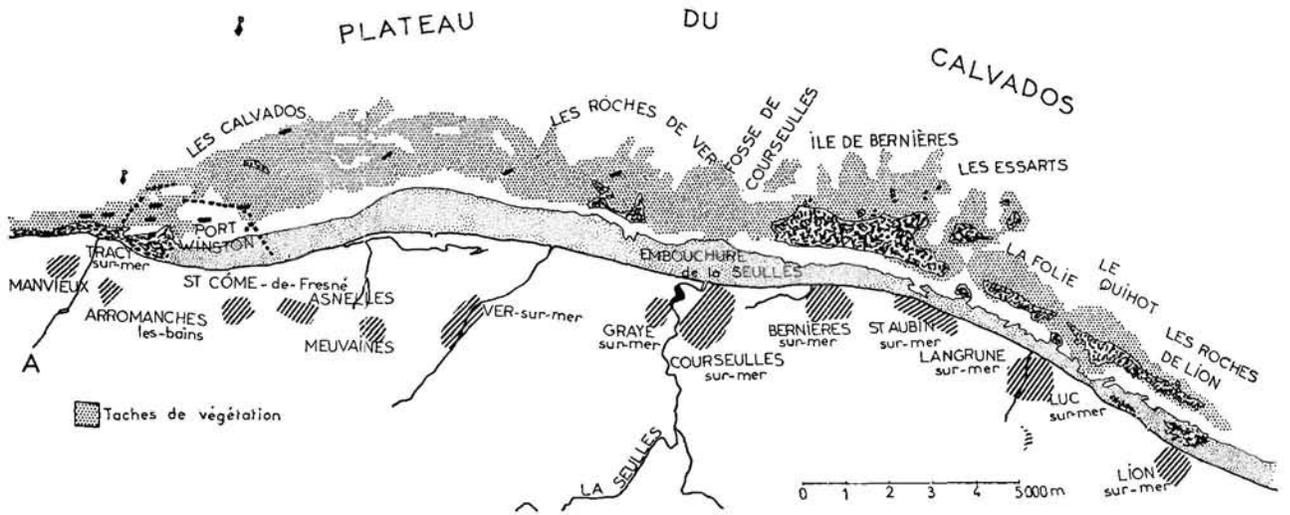


FIG. 4. — Cartographie des grands champs d'algues de Manviéux à Grandcamp. A) résultats des photographies aériennes ; B) résultats des dragages ; C) localisation des principaux peuplements.

points au large de Manvieux et de St-Pierre-du-Mont. Bien que *Saccoriza bulbosa* ait été trouvée sur le flanc nord-ouest des Roches de Grandcamp, il ne semble pas que cette espèce soit abondante au point de constituer des groupements homogènes. *Laminaria hyperborea* et *L. ochroleuca* n'ont jamais été récoltées.

### III. - La cartographie.

Si nous groupons les données obtenues au moyen de photographies aériennes, des dragages et des examens dans la zone intertidale, nous pouvons alors dessiner les cartes C (fig. 3 et 4) indiquant la répartition des grandes algues qui peuplent les côtes françaises de la Manche orientale.

Les champs homogènes de *Laminaria digitata* sont représentés sur ces cartes par des taches noires. On peut constater qu'ils sont nombreux et étendus. Nous évaluons à plus de 35 km<sup>2</sup> la superficie couverte sur les côtes par cette espèce, et, d'après nos mesures de densité et nos calculs du poids moyen défini mensuellement sur 200 échantillons, à 100 000 tonnes la quantité de tissu frais annuellement disponible.

Nous avons pu montrer que, contrairement à ce que certaines études trop brèves ont laissé croire, les colonies de *Laminaria digitata* qui peuplent les côtes du Calvados constituent un stock de matière première non négligeable tant par la qualité que par la quantité. Elles ne seraient peut-être pas suffisantes pour animer une industrie comparable à celle qui existe sur les côtes bretonnes mais elles pourraient néanmoins constituer un appoint intéressant.

Nous espérons parvenir à établir une cartographie identique pour les rives occidentales de la Manche; toute la zone côtière comprise entre Cherbourg et Perros-Guirec a été successivement photographiée et des dragages y ont été commencés.

La plupart des études sur l'écologie et la croissance des thalles, occupant la limite supérieure de l'étage infralittoral ont eu lieu dans la population homogène couvrant la pointe ouest du rocher de « Quihot »; celles relatives aux algues situées par 4 m de fond ont porté sur le peuplement de *Laminaria digitata* vivant au large de Ver-sur-Mer à environ 2 milles de la côte.

## CHAPITRE II

### ÉCOLOGIE ET CROISSANCE

#### I. - Longévité du sporophyte de *Laminaria digitata*.

L'étude de l'écologie et de l'activité méristématique chez *Laminaria digitata* a été une de nos principales préoccupations. Elle est basée sur des observations et des expériences faites aussi bien sur le terrain qu'au laboratoire pendant plus de cinq années.

Nous avons ainsi pu, d'une part vérifier, discuter, corriger même parfois, certaines hypothèses, d'autre part mettre en évidence un certain nombre de données nouvelles.

L'une des précisions apportées concerne la longévité sur nos côtes du sporophyte de *Laminaria digitata*.

Si l'on a relativement bien défini la durée de vie de *Laminaria hyperborea*, *L. saccharina* et de *L. ochroleuca*, on restait, en effet, dans le doute en ce qui concerne *Laminaria digitata*. Pour LE JOLIS (1885), *L. digitata* serait bisannuelle et pour SAUVAGEAU (1916), HAMEL (1938), FRISTCH (1945), COSSON (1967), elle vivrait au moins 3 ans. D'après FREUNDLER et MENAGER (1920), elle

pourrait atteindre 4 ans et selon HALLSSON (communication personnelle, 1967), elle dépasserait 6 ans.

Nous avons d'abord analysé les méthodes (coupes transversales et longitudinales du stipe; interprétations des données biométriques) qui ont amené les chercheurs précités aux différentes conclusions et montré qu'elles sont imprécises et discutables en raison même des caractéristiques biologiques de *Laminaria digitata*.

Nous nous sommes alors référé à une technique plus sûre, les marquages de thalles.

### Les marquages des thalles.

La première série de marquage a été effectuée au cours des basses mers de vive eau de juillet 1965, dans la pointe sud-ouest du rocher de « Quihot »; 275 échantillons ont été munis chacun d'une bague en plastique à laquelle était reliée, par un fil en nylon, une plaque de rhodoïd portant un numéro gravé (fig. 5). Ces jeunes thalles mesuraient de 20 à 30 cm de longueur. De ce lot, il restait :

97 thalles en juillet 1966, ce qui représente une perte de 64 %,

37 en juillet 1967 soit une perte de 62 % dans l'année et de 86 % par rapport au nombre initial,

18 en juillet 1968 soit une disparition de 50 % au cours de la troisième année et de 95 % depuis 1965.

Douze thalles survécurent jusqu'en avril 1969. Les deux derniers furent rencontrés pour la dernière fois en mai 1969 ; ils avaient donc porté la bague pendant 46 mois c'est-à-dire presque 4 ans.

D'autres marquages, 400 au total, furent réalisés en janvier 1966 dans la partie nord-ouest du rocher de « Quihot ». Ils étaient destinés à permettre une étude relative à la variation de la teneur en acide alginique en fonction de l'âge des thalles. Cependant, il est intéressant de signaler que le dernier échantillon de cette série disparut à la fin d'août 1969, soit 44 mois après la pose de la bague.

Nous avons donc pu observer une survie de *Laminaria digitata* de près de 4 ans. Cependant, les algues marquées le furent alors qu'elles mesuraient déjà 30 cm de haut. La question se posait de savoir quel était leur âge alors, autrement dit, quel est le délai qui s'écoule entre le développement de la spore, la germination du zygote et le moment où l'algue atteint 30 cm de longueur ? Seules les cultures expérimentales ont pu apporter une réponse.

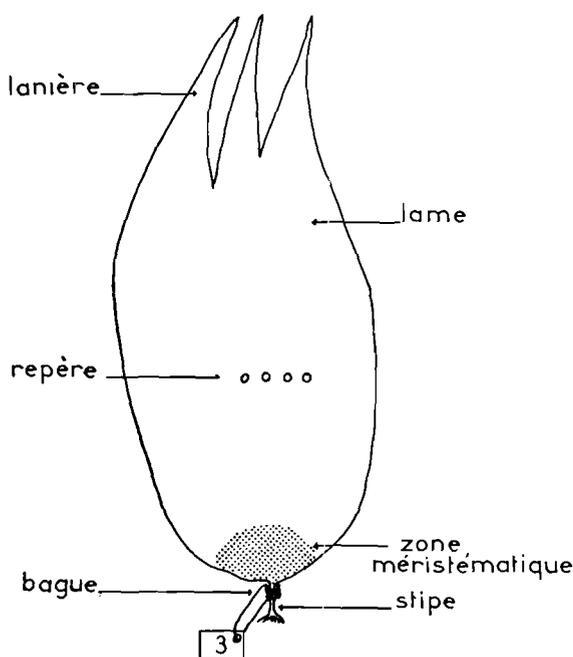


FIG. 5. — Schéma montrant la technique de marquage utilisée et la disposition du repère qui permet de déterminer l'allongement réel de la lame.

### Cultures expérimentales.

Nous avons tout d'abord entrepris ces cultures à partir de spores au laboratoire dans des solutions nutritives (milieu Erdschreiber et milieu de Provasoli) et en eau de mer courante. Par la suite et après quelques tâtonnements, l'opération s'est faite directement dans le milieu naturel, suivant une technique qui consiste à placer des lames portant des spores en germination sur un support en ciment fixé au substratum rocheux. Le tableau 1 résume les résultats obtenus; il apparaît clairement qu'entre le moment où la spore est émise et le moment où l'algue mesure 30 cm de long, il s'écoule un délai de quinze mois. Si l'on admet que le délai séparant l'émission de

la spore de la germination du zygote est en moyenne de 3 mois, on peut considérer qu'un sporophyte de 30 cm de long est déjà âgé d'un an. Comme on le verra plus loin, ce délai varie avec les conditions de milieu.

| Stades de développement      | Temps nécessaire pour atteindre chaque stade<br>(compté à partir du moment où les spores sont émises) |                        |                            |
|------------------------------|---|------------------------|----------------------------|
|                              | Cultures au laboratoire   |                        | Cultures en milieu naturel |
|                              | dans la solution nutritive  | en eau de mer courante |                            |
| émission des spores .....    | 0   | 0                      | 0                          |
| germination des spores ..... | 1 mois  | 1 mois                 | ?                          |
| copulation des gamètes ..... | 2,5 mois  | 2,5 mois               | ?                          |
| germination du zygote .....  | 3,5 mois  | 3,5 mois               | ?                          |
| plantule de                  |   |                        |                            |
| 1 mm .....                   | 7 mois  | 4 à 5 mois             | 5 mois                     |
| 2,5 mm .....                 | 8 mois  | 5 à 6 mois             |                            |
| 4 à 5 mm .....               | 9 mois  |                        | 8 mois                     |
| 5 à 6 mm .....               | —   | 7 mois                 |                            |
| 1 cm .....                   | —   | 12 mois                | 9 mois                     |
| 3 cm .....                   | —   | 15 mois                |                            |
| 4 cm .....                   | —   |                        | 10 mois                    |
| 7 cm .....                   | —   | 24 mois                |                            |
| 20 cm .....                  | —   |                        | 13 mois                    |
| 30 cm .....                  | —   |                        | 15 mois                    |

TABL. 1. — Tableau résumant les résultats des expériences de cultures faites au laboratoire et dans le milieu naturel.

### Conclusions.

Ainsi, les thalles bagués en juillet 1965, qui mesuraient à cette date de 20 à 30 cm de haut, avaient 1 an ou presque; en avril 1969, les derniers survivants étaient donc âgés de 5 ans (1 an avant le marquage plus 4 ans après la pose de la bague).

Nos observations montrent donc que les facteurs intrinsèques donnent aux sporophytes de nos côtes une possibilité de vie de 5 années <sup>(1)</sup>. Cette longévité est supérieure à celle avancée par la plupart des auteurs sans doute parce que les techniques utilisées ne leur avaient pas permis d'évaluer la durée relativement longue de l'état microscopique et parce que les études biométriques n'avaient fait intervenir que des échantillons de plus de 20 cm de longueur. En outre, le grand nombre de thalles qui disparaissent au cours des premières années est tel que les frondes franchissant le cap de la quatrième année (2 à 5 %) sont souvent passées inaperçues.

Mais, si dans nos régions, la durée de vie absolue se situe autour de 5 ans, il n'est pas exclu qu'elle puisse, en des lieux plus favorables où l'activité méristématique est plus prononcée, dépasser cette valeur; cela semble être le cas en Islande où HALLSSON signale une longévité de 6 ans.

Il apparaît déjà, dans cette dernière remarque l'indice d'un rapport entre l'âge de l'algue et l'activité méristématique. C'est ce rapport que nous allons analyser.

(1) Nous convenons d'appeler thalles de 1, 2, 3, 4 et 5 ans ceux vivant respectivement leur première, deuxième, troisième, quatrième et cinquième année.

## II. - Variations de la croissance au cours de la vie de *Laminaria digitata* dans la zone infralittorale supérieure.

Ce sujet a déjà fait l'objet de nombreuses publications mais tous les travaux dont nous avons eu connaissance ne portent que sur une courte période ou résultent d'observations discontinues. En général, la croissance est étudiée sur une seule année et les auteurs supposent qu'elle doit être identique l'année suivante.

SUNDENE (1961) a, le premier, soupçonné une variation de l'activité méristématique avec l'âge des thalles, mais il n'a considéré que l'évolution de la longueur de la lame. Or, cette évolution dépend non seulement de l'activité méristématique mais aussi de l'usure apicale. En outre, cet

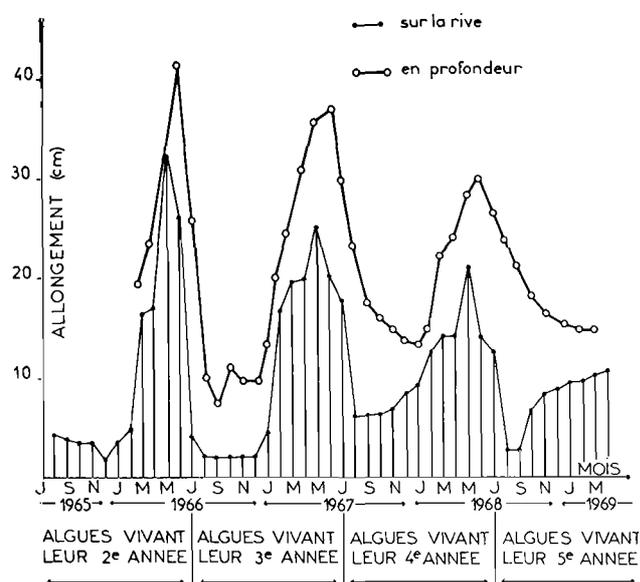


FIG. 6. — Courbes schématisant la variation de l'allongement réel de la lame au cours de la vie d'un thalle, d'une part dans la zone infralittorale supérieure, d'autre part en « profondeur ».

auteur n'a utilisé que des sporophytes provenant de cultures; cependant, il semble bien que les plantules perdent, après un trop long séjour dans les solutions nutritives, une partie de leurs possibilités naturelles.

L'originalité de notre travail réside dans le fait qu'il a été mené directement sur le terrain, à partir de thalles nés dans le milieu marin. Nous avons employé pour cela les 275 échantillons bagués en juillet 1965 sur la pointe sud-ouest du rocher de « Quihot ». Ces algues, rappelons-le, mesuraient alors de 20 à 30 cm de longueur; douze d'entre elles vécurent jusqu'en avril 1969. Nous avons ainsi pu suivre, mois par mois, pendant presque 4 années consécutives, les variations de la croissance en longueur et en largeur de la lame ainsi que l'évolution de l'accroissement en longueur et en diamètre du stipe.

Il a été démontré précédemment que les plantules étaient déjà âgées d'un an au moment du marquage. La croissance étudiée ne concerne donc pas la première année mais uniquement la deuxième, la troisième, la quatrième et la cinquième.

### 1. Evolution de la longueur de la lame.

La longueur de la lame dépend de deux actions opposées; ce sont, d'une part, la croissance basale due à l'activité de la zone stipofrontale, d'autre part, la détérioration qui affecte les extrémités distales.

**a) La croissance.**

La seule confrontation de 2 longueurs successives n'aurait pas donné la production tissulaire exacte. Pour déterminer celle-ci, nous avons dû placer sur la lame un repère sous forme de perforations à 10 cm du haut du stipe (fig. 5). Il nous a paru important de respecter cette distance car, d'après les travaux de COSSON (1965), la croissance de *Laminaria digitata* sur nos côtes s'effectue uniquement dans la zone comprise entre le haut du stipe et un niveau situé au plus à 10 cm de ce dernier. Le repère porté à la limite supérieure de cette zone permettait ainsi d'évaluer la valeur de la croissance réelle. La perforation fut refaite chaque mois à la même hauteur.

Les allongements mensuels (calculés sur l'ensemble des thalles bagués) sont rapportés par le graphique de la figure 6. De la juxtaposition des résultats, on peut tirer deux conclusions principales.

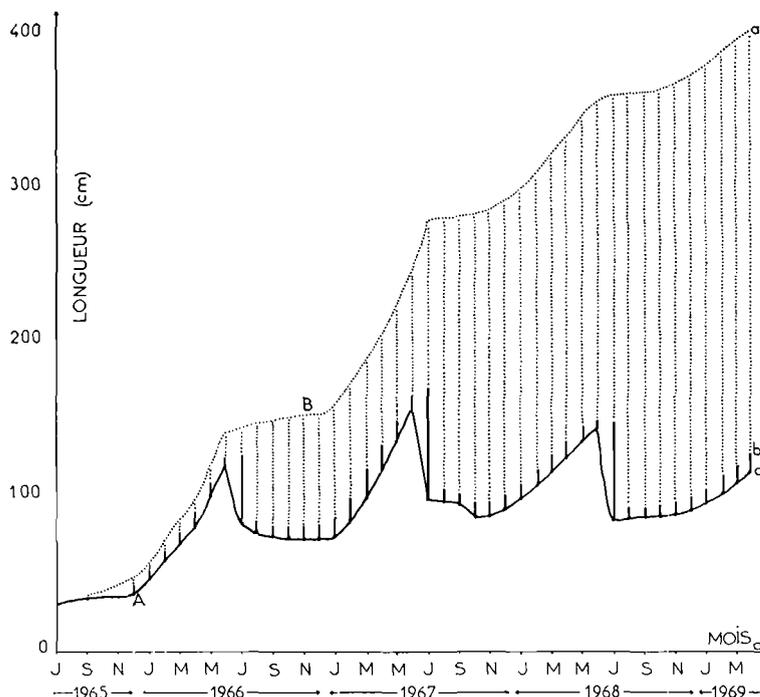


FIG. 7. — Croissance en longueur de la lame. La courbe A représente l'évolution réelle de la longueur de la lame ; la courbe B l'évolution de cette longueur s'il n'y avait pas d'usure apicale ; la distance *ab*, la somme des pertes apicales des mois précédents ; *bc*, la perte du mois présent.

Il n'y a qu'une période de croissance par an, généralement entre décembre et janvier.

La deuxième année apparaît caractérisée par une très forte croissance mensuelle limitée à une très courte période, la troisième par une croissance mensuelle moins importante mais sur une plus longue période, la quatrième par une croissance mensuelle encore moins élevée au cours d'une période encore plus étendue, la cinquième par une croissance très modeste s'exerçant durant une très longue phase. En quelque sorte, à mesure que l'algue vieillit, la période de croissance devient de plus en plus étendue tandis que l'activité méristématique s'atténue progressivement.

C'est au cours de la troisième année nettement marquée par une phase active déjà importante et un allongement mensuel encore élevé que la production annuelle est la plus grande.

Sur la figure 7, la courbe B indique quelle serait l'évolution de la longueur s'il n'y avait pas d'usure apicale.

**b) L'usure apicale.**

La lame se détruit par son extrémité à la suite de frottements contre le substratum et sous l'action des chocs dus à la houle et au ressac. Les traits verticaux au-dessus de la courbe A (fig. 7) permettent d'évaluer l'importance mensuelle de cette usure; relativement réduite de janvier à juin, elle devient chaque année plus élevée au cours du mois de juillet. Ce phénomène est consécutif à un changement d'état de l'algue qui, au début de l'été, libère brusquement ses spores. Les sporocystes, vidés de leur contenu, constituent alors des plages de tissus morts et l'extrémité de la lame, affaiblie par leur présence, se désagrège rapidement. Le même cas se répète en novembre et en décembre, mois pendant lesquels une nouvelle émission massive de spores a lieu.

**c) La longueur de la lame.**

Elle résulte des deux effets opposés analysés ci-dessus. La courbe A de la figure 7 en trace l'évolution pendant la vie de l'algue. On notera que cette dimension augmente de janvier à juin puis décroît de juillet à novembre.

C'est au cours de la troisième année que la laminaire acquiert sa plus grande longueur. Enfin, il apparaît clairement sur le graphique que le thalle n'atteint la taille suffisante pour être récolté (100 à 120 cm) qu'au terme de la période de forte croissance de la deuxième année, près de 1 an après le marquage, c'est-à-dire 24 mois après la germination du zygote.

**2. Evolution de la largeur de la lame.**

Nous avons mesuré la largeur de la lame à 3 cm du haut du stipe et perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'algue.

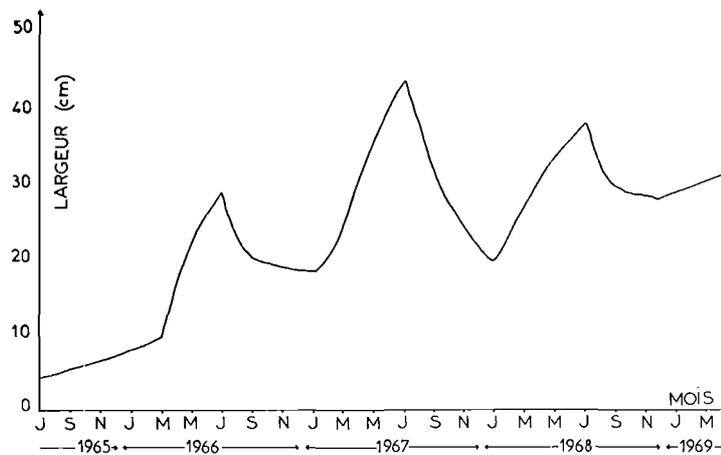


FIG. 8. — Evolution de la largeur de la lame au cours de la vie d'un thalle. La mesure a été faite à 3 cm du haut du stipe et perpendiculairement à ce dernier.

Comme pour la longueur, la période de croissance augmente (fig. 8) avec l'âge puisqu'elle est de 3 mois la deuxième année, 5 mois la troisième, 6 mois la quatrième et 8 mois la cinquième, alors que l'accroissement mensuel durant cette période s'abaisse régulièrement d'une année à la suivante.

C'est au cours de la troisième année que la fronde acquiert sa plus grande largeur.

On pourrait penser que l'activité méristématique s'atténuant, la largeur reste stable jusqu'à la prochaine reprise. Il n'en est rien. Entre deux périodes de production, elle diminue. COSSON, qui a déjà noté ce phénomène dans une étude statistique, a émis l'hypothèse d'un changement de forme de la lame. Après avoir chaque mois décalqué le contour de nombreux échantillons bagués, nous avons pu confirmer l'existence d'une évolution cyclique de la forme de la lame et déterminer les différentes phases de cette évolution (fig. 9).

*Phase 1* (janvier-mars). La croissance en longueur commence à se manifester; le développement en largeur est très réduit; la lame présente un contour fusiforme.

*Phase 2* (avril-juin). L'allongement de la fronde atteint son maximum; la croissance en largeur augmente sensiblement; la lame acquiert des dimensions de plus en plus grandes mais garde encore son aspect fusiforme.

*Phase 3* (juillet-août). La croissance en largeur se poursuit activement tandis que la croissance en longueur décline; il y a accumulation de tissus à la base et formation de 2 bourrelets latéraux; la lame devient cordiforme.

*Phase 4* (octobre-décembre). L'accroissement en largeur s'estompe; seule une légère croissance en longueur persiste; les tissus accumulés à la base migrent vers l'extrémité de la lame; cette dernière retrouve peu à peu son contour fusiforme.

La durée de chacune de ces phases dépend de l'âge de l'algue. La période à aspect fusiforme est plus étendue pour les jeunes thalles, celle à aspect cordiforme persiste plus longtemps chez les frondes âgées.

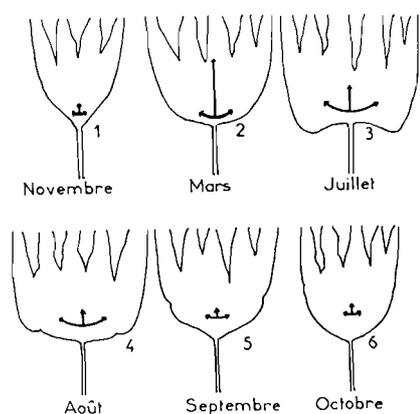


FIG. 9. — La succession des schémas montrent clairement comment évolue la forme de la base de la lame au cours de l'année.

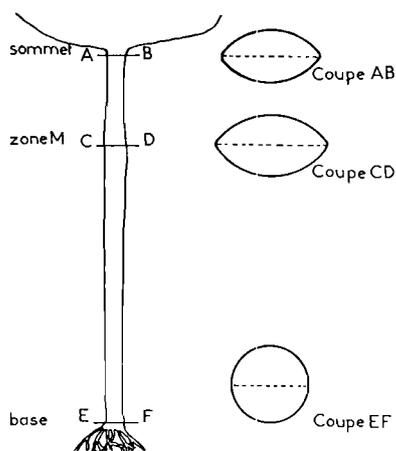


FIG. 10. — Schémas montrant les différents points où ont été faites les mesures du diamètre du stipe.

La mise en évidence de ce phénomène remet en cause les affirmations de certains auteurs selon lesquels on pourrait distinguer dans l'espèce *Laminaria digitata* plusieurs variétés (*stenophylla*, *ensifolia*, *valida*) en se basant sur la forme de la lame. Il ne semble pas que ces variétés doivent être retenues. En effet, chaque algue passe successivement, au cours de l'année, par tous les stades allant de l'aspect cordiforme à celui fusiforme. Ces aspects sont plus ou moins marqués suivant l'âge des échantillons et les conditions de milieu.

### 3. Evolution du diamètre du stipe.

Le stipe des jeunes thalles est cylindrique, avec un diamètre mesurant de 1,5 à 2 mm; au bout de trois mois, il acquiert une forme conique car la base était devenue plus large que le sommet, et, huit mois après, une forme cylindroconique à la suite de l'accroissement considérable de la zone située aux deux tiers de sa longueur. La section, tout en restant circulaire près du crampon, montre à l'approche du sommet un contour de plus en plus elliptique avec un grand axe (D) et un petit axe (d); la valeur de D et de d variant suivant le point où était faite la mesure, nous avons déterminé ces paramètres à trois niveaux (fig. 10) :

à la base, immédiatement après le dernier haptère supérieur ;

aux deux tiers à partir du crampon : c'est souvent la zone (que nous appelons zone M) où le stipe atteint son épaisseur maximale ;

au sommet juste avant la jonction avec la lame.

Les courbes de la figure 11 montrent comment évolue au cours de la vie de l'algue chacun des paramètres considérés tandis que le graphique de la figure 12 rapporte des allongements mensuels qui conditionnent cette évolution.

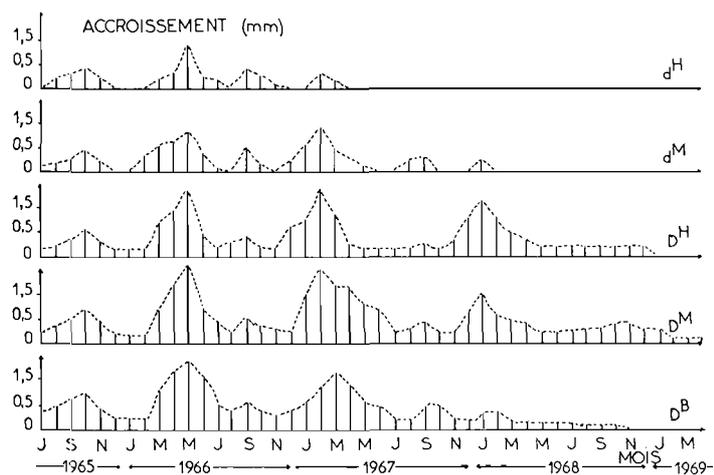


FIG. 11. — *Accroissements mensuels du diamètre du stipe aux différents points considérés au cours de la vie d'un thalle. (D<sup>H</sup> : grand axe mesuré au sommet du stipe ; D<sup>M</sup> : grand axe mesuré au niveau M ; D<sup>B</sup> : diamètre mesuré à la base ; d<sup>M</sup> : petit axe pris au niveau M ; d<sup>H</sup> : petit axe mesuré au sommet).*

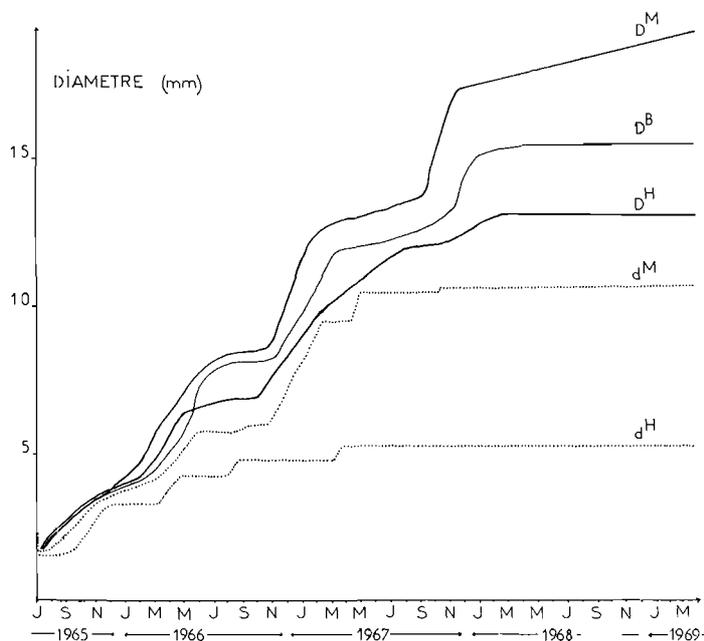


FIG. 12. — *Evolution générale du diamètre du stipe aux différents points considérés tout au long de la vie de Laminaria digitata.*

Nous avons constaté, principalement durant les deux premières années, l'existence de 2 périodes de croissance par an, l'une très importante de mars à juin, l'autre plus fugace de septembre à octobre.

C'est incontestablement le grand axe (D<sup>M</sup>) au niveau de la zone M qui présente le meilleur développement car son accroissement mensuel est presque toujours supérieur à celui noté ailleurs. Ses

périodes de croissance sont plus étendues et perceptibles même pendant la cinquième année. Pour les autres points de mesure, au contraire, les phases méristématiques disparaissent soit après la quatrième année (grand axe  $D^H$  au sommet et  $D^B$  à la base) soit après la troisième (petit axe  $d^M$  au niveau M et  $d^S$  au sommet).

Aussi,  $D^M$  apparaît-il finalement comme le seul élément qui, en raison de la régularité de sa croissance, puisse donner quelques indications sur l'âge des thalles. On a parfois essayé d'obtenir de semblables renseignements en mesurant le diamètre du stipe juste au-dessus du dernier haptère supérieur.

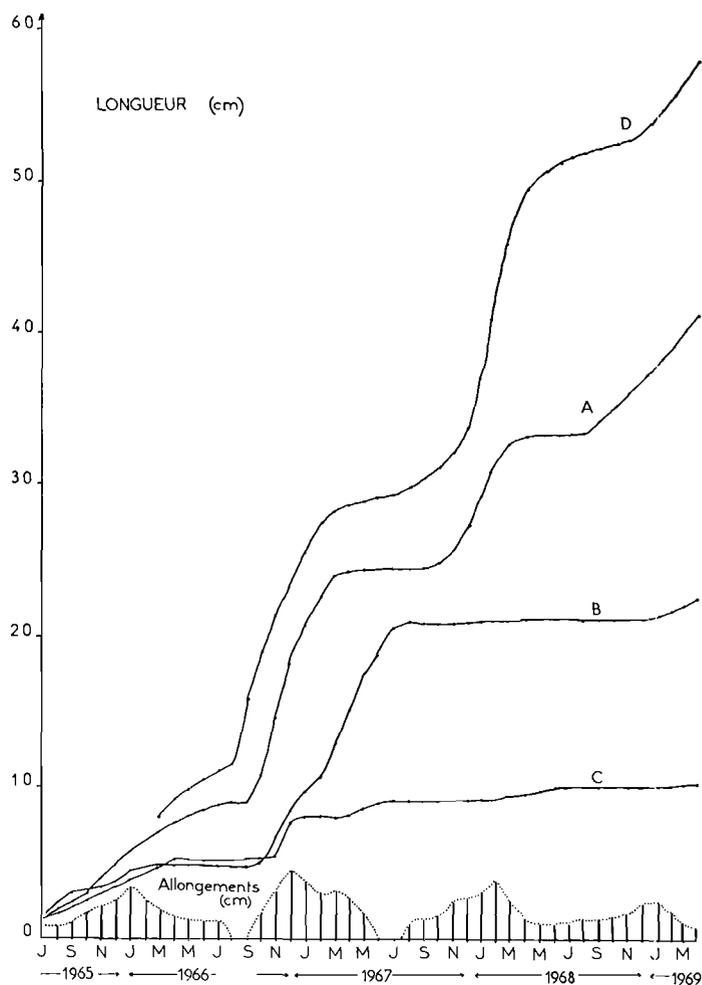


FIG. 13. — Evolution de la longueur du stipe au cours de la vie de *Laminaria digitata* à différents niveaux bathymétriques. Courbes B et C : thalles vivant à l'extrême limite de l'étage infralittoral ; courbe A : ceux vivant légèrement en dessous du niveau des plus basses mers ; courbe D : ceux vivant par 4 m de fond ; les allongements mensuels portés à la base du graphique se rapportent à la courbe A.

Il est alors difficile de différencier avec certitude les algues de 3 ans de celles âgées de 4 ans et impossible de distinguer les échantillons de 4 ans des frondes âgées de 5 ans en raison de la faible variation des dimensions basales au cours des deux dernières années.

Les nombreuses erreurs commises sur la détermination de la longévité de l'espèce résultent de l'utilisation abusive du moyen évoqué ci-dessus.

#### 4. Evolution de la longueur du stipe.

La longueur du stipe est la distance comprise entre le dernier haptère supérieur et la base de la lame ; elle varie de 1 à 1,5 cm chez les thalles bagués en juillet 1965. Les mesures mensuelles ont permis de construire 2 types de courbes (fig. 13).

Pour les thalles dont le crampon baigne toujours dans l'eau, même au moment des marées les plus basses, on obtient généralement une courbe évolutive correspondant à la courbe A où l'on peut distinguer l'existence, comme pour la lame, d'une seule période de croissance par an plus étendue et moins active (graphique allongement) à mesure que l'algue vieillit.

Pour les frondes vivant à des horizons plus élevés, nous avons obtenu des tracés tels que les courbes B et C révélant que les périodes de croissance des trois dernières années sont soit fortement atténuées soit totalement absentes.

Le développement en longueur du stipe semble donc dépendre de la position bathymétrique de l'algue. Il subit incontestablement une inhibition d'autant plus importante que le thalle est situé plus près de la limite extrême de l'étage infralittoral. Nous verrons plus loin qu'en réalité ce fait n'est qu'un cas particulier d'un phénomène plus général.

#### Conclusion.

L'étude de l'activité méristématique au cours de la vie de *Laminaria digitata* a permis de constater que la croissance est loin d'être identique d'une année à l'autre ; elle varie sensiblement suivant l'âge de l'algue. Dans presque tous les cas, à mesure que le thalle vieillit, la production tissulaire est de moins en moins intense mais de plus en plus étendue dans le temps.

L'accroissement maximum de tous les paramètres analysés a lieu pendant la période de croissance de la troisième année. C'est au terme de cette période, c'est-à-dire 20 mois après le marquage soit 32 à 34 mois après la germination du zygote, que la lame acquiert ses plus grandes dimensions.

Entre le moment où germe le zygote et celui où le thalle atteint la taille minimale pour l'exploitation (120 cm de longueur) il s'écoule environ un délai de 22 mois. Si l'on veut récolter des lames de très grandes dimensions, il faut attendre la fin de la période de croissance de la troisième année, soit environ 34 mois.

Tous ces résultats ont été obtenus sur la population du rocher de « Quihot » qui vit dans des conditions particulières puisqu'elle occupe l'horizon supérieur de l'étage infralittoral et émerge au cours des marées basses de vive eau. Ils ne pouvaient donc permettre de tirer des conclusions d'ordre général qu'à condition d'être confirmés par des recherches faites à des niveaux différents. C'est la raison pour laquelle nous avons décidé de reprendre cette étude en utilisant une population localisée plus profondément et n'émergeant jamais.

### III. - Etude biométrique d'une population de *Laminaria digitata* de l'étage infralittoral « profond ».

La colonie choisie pour ces observations se situe par 4 m de fond au large de Ver-sur-Mer. Les plongeurs sous-marins qui acceptèrent de travailler avec nous appliquèrent, dans un premier temps, la technique de marquages classique. Mais, les difficultés furent telles qu'il fallut limiter à deux le nombre de paramètres considérés ; il s'agit de l'allongement de la lame et de la longueur du stipe.

Les quelques valeurs notées (fig. 6 et 13) laissent supposer que les algues vivant à 4 m de fond se développent plus rapidement que les algues de rive, quoique la variation annuelle de l'activité méristématique soit semblable à celle observée à la surface.

Cependant, le nombre de paramètres analysés et de thalles marqués était insuffisant, de plus, les relevés n'avaient pu être faits par les plongeurs avec la précision nécessaire. C'est pourquoi nous avons décidé de suivre l'évolution de cette population non plus par marquage, mais grâce à une étude biométrique identique à celle menée par COSSON sur les *Laminaria digitata* de l'îlot de Quihot.

#### Technique utilisée.

Cette étude biométrique fut réalisée de mars 1966 à mars 1967. Au cours de la première semaine de chaque mois, les plongeurs sous-marins récoltèrent, dans une surface donnée, tous les thalles de

*Laminaria digitata* visibles à l'œil nu. Leur technique d'opération consistait à poser sur le fond un cadre de fer de 1 m de côté et à arracher toutes les algues situées à l'intérieur du carré ; la même opération était renouvelée jusqu'à ce que 200 à 300 thalles aient été ramassés. Cette méthode permet une grande objectivité, en fixant l'attention sur une aire restreinte, elle assure la récolte des petits thalles qui, sans cela, auraient été négligés.

Immédiatement après le ramassage, les algues sont apportées au laboratoire où elles sont mesurées et pesées.

Après chaque sortie, il a été possible de construire un histogramme pour chaque paramètre considéré : longueur, largeur et poids de la lame ; longueur, diamètre et poids du stipe. Les valeurs de ce paramètre sont portées en abscisses et la fréquence des mesures pour chacune de ces valeurs en ordonnées. Ceci a permis de connaître, chaque mois, la structuration de la population par rapport au paramètre visé.

Il a été possible, d'autre part, de déterminer les moyennes mensuelles de dimension et de poids, la dispersion autour de ces moyennes et leur variation annuelle.

### Analyse des histogrammes.

Une série de 13 histogrammes fut donc dessinée au cours de l'année pour chaque paramètre. Ces séries présentent toutes des caractères communs, l'analyse de celle concernant la longueur de la lame suffira à mettre en évidence ces caractères.

Beaucoup de lames, en particulier les plus âgées, ne peuvent être étalées dans un même plan car elles sont soumises à des tensions intenses résultant sans doute d'inégalités de croissance. De ce fait, les possibilités d'erreurs sur la mesure de leur longueur sont élevées ; aussi avons-nous dû prendre un intervalle de classe de 5 cm, ce qui est important <sup>(1)</sup>. Les 13 histogrammes obtenus dans ces conditions composent la figure 14, essayons de l'analyser.

On constate tout d'abord que le graphique de mars 1966, montrant 4 sommets, traduit l'existence de 4 classes modales.

La première de ces classes, que nous appellerons pour des raisons de commodités classe A, se situe entre 1 et 5 cm. Elle est constituée de très jeunes lames de couleur claire, souvent entières.

La classe B, dont le point modal oscille autour de 27 cm, est caractérisée par des lames plus sombres, découpées en 2 ou 3 lanières.

La classe C a une fréquence maximale de 45 à 50 cm. Elle représente un groupe de lames qui diffèrent des précédentes par leur largeur, leur coloration plus sombre, leurs nombreuses lanières et la présence de quelques sores à leurs extrémités distales.

Enfin, la classe D qui correspond au point modal de 70 cm est celle des lames de couleur brun-sombre, épaisses, d'une relative rigidité, portées généralement par un très long stipe. Ces lames sont découpées en nombreuses lanières et souvent chargées de sores très étendus.

Au cours des mois de mars, avril et mai, on note un déplacement de tous les sommets vers la droite, ce qui traduit l'augmentation de la valeur modale de chaque groupe. La production tissulaire l'emporte sur les pertes apicales. Durant le mois de mars, c'est surtout la valeur modale du quatrième groupe qui croît puisque le sommet, qui la représente dans l'histogramme établi au cours de la première semaine d'avril, indique qu'elle passe de 70 à 110 cm. En mai, les quatre sommets continuent leur progression tout en restant à la même distance les uns des autres. L'évolution des 4 classes est donc à peu près identique ; l'accroissement moyen varie de 15 à 20 cm.

Au début de juin, le déplacement vers la droite s'accroît. A et B subissent une augmentation sensible de 40 cm en moyenne, la valeur de la longueur passant de 30 à 70 cm pour la première et de 70 à 105 cm pour la seconde.

Sur les histogrammes de juin, juillet et août, on constate que les mouvements des sommets changent de sens, dès le mois de juin pour la classe D, à partir de juillet pour C. Les lames de A et B ne subissent, par contre, que peu de modifications. La diminution rapide de la longueur modale de C

---

(1) Pour que l'histogramme ait une signification, il faut que l'intervalle de classe soit compris entre l'erreur maximale possible et le double de cette erreur.

(de 115 à 100 cm) et de D (de 160 à 130 cm), indiquée par le déplacement vers la gauche de leur sommet correspondant, s'explique, comme à la surface, par un changement d'état de la lame qui

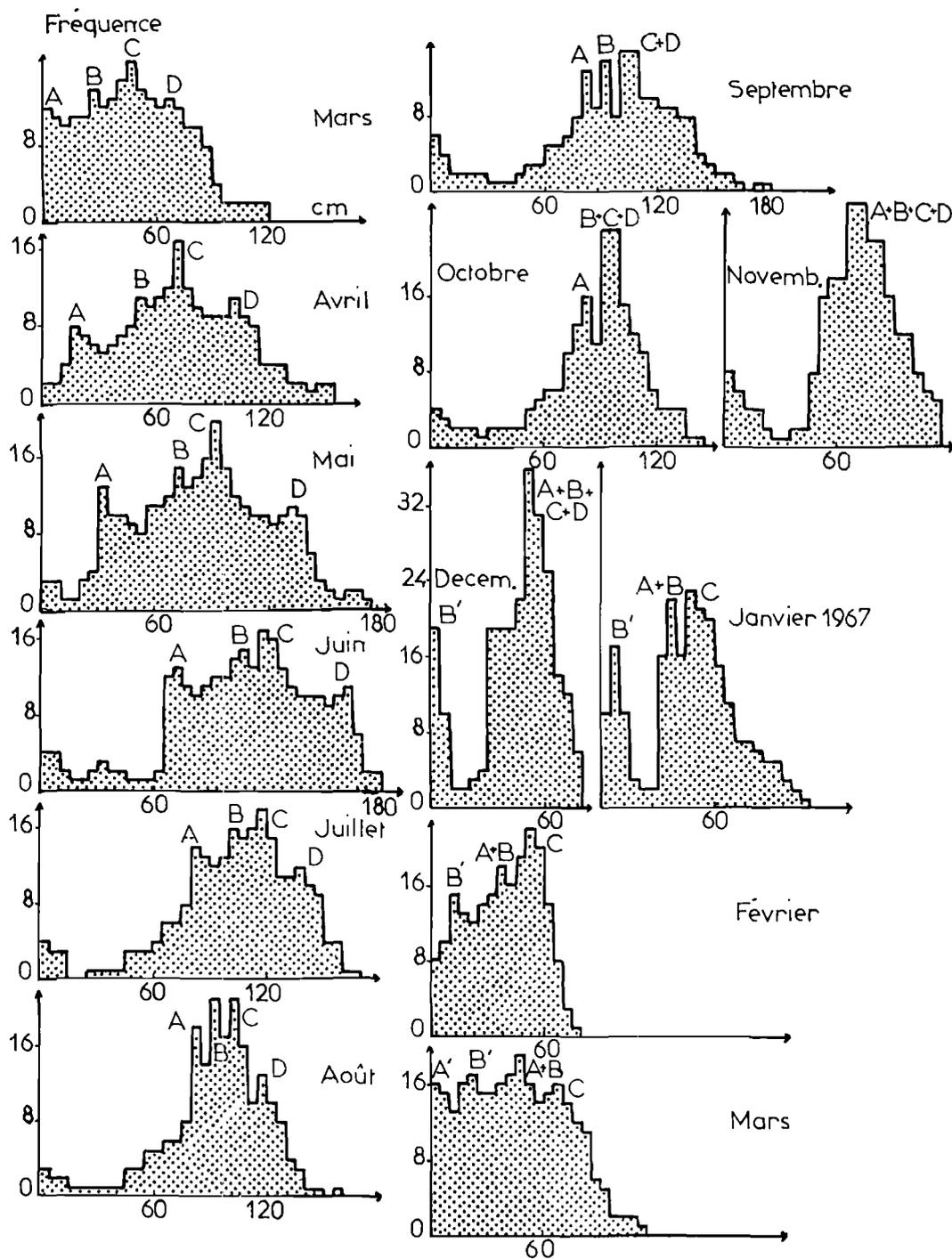


FIG. 14. — Histogrammes concernant la longueur de la lame.

émet ses éléments reproducteurs en juin-juillet. Les sores vides constituent alors des plages de tissus morts qui se désagrègent rapidement sous l'effet des vagues, accélérant ainsi la réduction des lanières.

De septembre à novembre, les histogrammes confirment que la diminution de longueur de C et de D se poursuit et que le phénomène commence à affecter les deux autres classes. La réduction étant plus importante pour D que pour C, le quatrième sommet de l'histogramme se déplace plus vite que le troisième et finalement se confond avec lui. Ceci explique le fait que le graphique de septembre ne présente que 3 sommets ; celui d'octobre n'en a que deux car les lames de C et de D ont été soumises à une telle destruction apicale que la longueur a été réduite à celle des lames de la classe B.

En novembre, tous les groupes ont une lame dont la longueur moyenne dépasse 70 cm. Elle n'est plus que de 50 cm en décembre ; la présence d'une frange blanchâtre à l'extrémité des lanières permet de supposer qu'il y a eu une nouvelle émission massive de spores comme cela se produit au même moment à la surface et que la réduction brusque de la longueur résulte, comme en juillet, de ce phénomène.

L'histogramme de décembre révèle, en outre, la présence d'un sommet B, indiquant l'apparition dans la population de très jeunes thalles constituant une classe dont la valeur modale varie entre 1 et 5 cm. Ces nouvelles algues proviennent de la germination des spores émises en juillet 1965, c'est-à-dire 14 à 16 mois plus tôt.

En janvier, on compte à nouveau 3 sommets. Le premier B' se situe à 10 cm, le second X est le point modal d'une classe qui groupe les lames portées par des stipes courts et trapus et qui appartient aux classes A et B, le troisième comprend les lames qui constituaient C ; quant à D, il semble avoir disparu.

En février, la séparation des trois modes est encore plus nette, celui de B' est à 20 cm ; celui de X (fusion de A et B) à 35 cm, celui de C à 60 cm.

Enfin, le graphique dessiné en mars 1967 porte sur sa marge gauche un nouveau mode caractérisant un groupe de lames de petites dimensions (classe A') qui résultent de la germination des spores libérées en masse pendant le mois de décembre 1965.

L'histogramme obtenu en mars 1967 est presque identique à celui de 1966 avec quatre sommets situés à des positions identiques. La classe A', formée par les algues apparues en février-mars, remplace la classe A. La classe B', constituée par les thalles apparus en novembre-décembre remplace B. La classe X, représentant les classes A et B fusionnées remplace C ; C a pris la place de D.

Ces quatre sommets traduisent la présence dans la population de 4 classes modales bien distinctes. Les deux premières sont celles des algues devenant visibles dans l'année donc âgées presque d'un an et commençant leur deuxième année (1). La troisième est celle des thalles commençant leur troisième année. La dernière représente les frondes déjà âgées de 3 ans qui débutent leur quatrième année.

On ne voit pas apparaître sur ce graphique la présence d'algues de 5 ans, alors que les marquages nous ont permis d'en affirmer l'existence ; c'est sans doute parce que la proportion de *Laminaria digitata* terminant leur quatrième année est trop peu élevée pour influencer le tracé de l'histogramme.

On retrouve les mêmes caractéristiques quel que soit le paramètre considéré avec cependant quelques légères différences.

Pour la longueur du stipe, les 2 classes A et B ne fusionnent pas au cours des années suivantes si bien qu'on distingue 2 classes pour la deuxième année, 2 classes pour la troisième année et 2 classes pour la quatrième, soit constamment six sommets sur les histogrammes.

Les graphiques concernant la largeur de la lame présentent à partir de juin-juillet et jusqu'en octobre des contours en dents de scie, ce qui rend toute interprétation difficile. Nous pensons que ce phénomène résulte du fait qu'il y a, à cette période, un changement de forme de la lame se produisant à des intensités différentes et plus ou moins tard selon les algues.

En comparant ces histogrammes à ceux obtenus par COSSON pour les peuplements de la zone infralittorale supérieure, il est facile de constater que l'existence de classes modales nettement différenciées semble être un caractère propre à la population de « profondeur » puisque ces dernières n'apparaissent pas dans les graphiques établis à la même période pour la colonie du rocher de Quihot.

---

(1) Entre la germination du zygote et le moment où l'algue atteint une taille macroscopique, il s'écoule de dix à douze mois.

**Moyennes mensuelles.**

Comme le montrent les différentes courbes de la figure 15, l'évolution des moyennes mensuelles au cours de l'année et la dispersion autour de la moyenne correspondent aux résultats établis à la surface. La moyenne augmente régulièrement de mars à août, passe par un maximum en septembre-

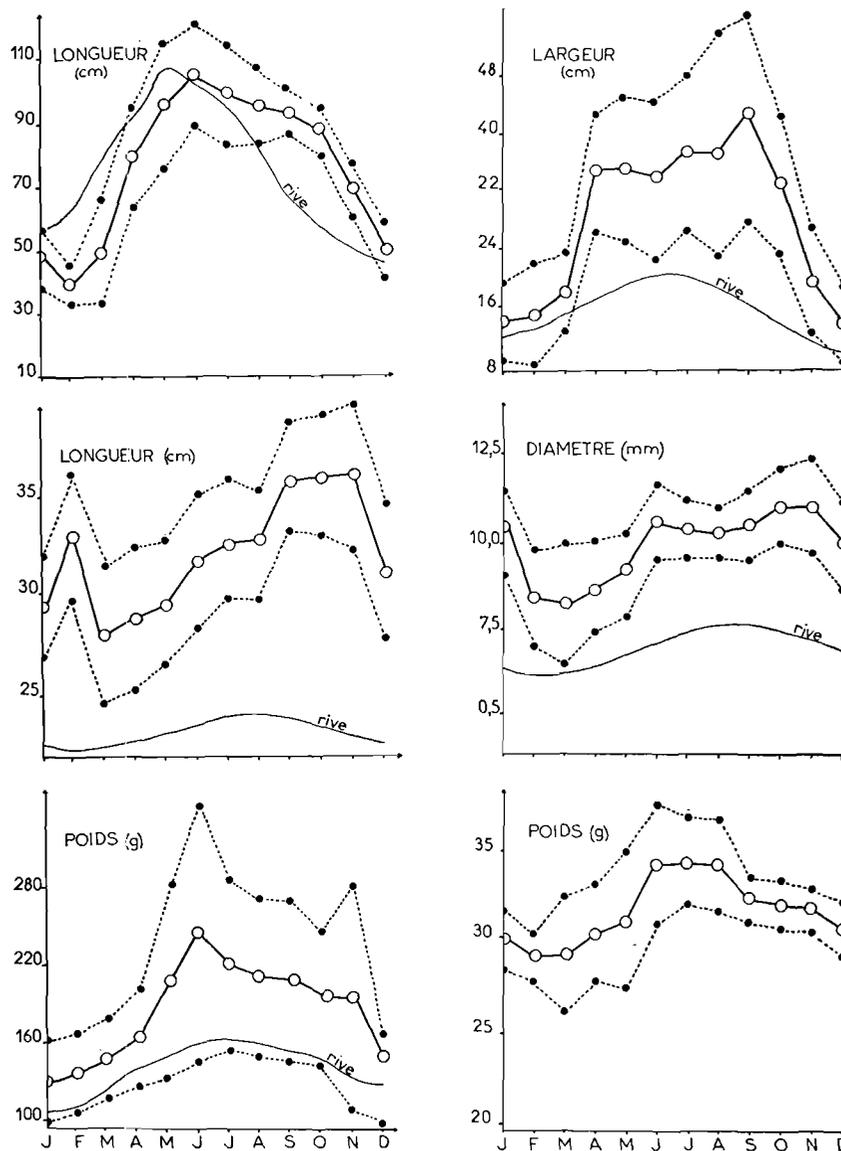


FIG. 15. — Variation de la moyenne mensuelle au cours de l'année dans une population vivant par 4 m de fond. Les paramètres considérés sont : longueur et largeur de la lame, longueur et diamètre du stipe, poids de la lame et poids du stipe (courbe en trait plein : variation de la moyenne, pointillé : variation de l'écart à la moyenne, marquée « rive » : variation de la moyenne établie par COSSON sur la population de rive de l'îlot de Quihot).

octobre lorsque la plupart des jeunes algues ont acquis des dimensions appréciables, s'abaisse en décembre et janvier au moment où apparaît la première vague de jeunes algues, remonte légèrement en février car de nombreuses plantules mal fixées sont arrachées, enfin, passe par un nouveau minimum en mars-avril avec l'arrivée de la deuxième vague de petites laminaires.

Mais, dans presque tous les cas, cette moyenne dépasse nettement celle enregistrée sur la rive, de 3 fois en ce qui concerne la longueur du stipe, de plus de 2 fois en ce qui concerne la largeur de la lame et le poids des thalles.

#### **Conclusion.**

L'étude de la population vivant par 4 m de fond au large de Ver-sur-Mer a confirmé un certain nombre d'observations faites sur les *Laminaria digitata* de « rive » à savoir l'existence d'une seule période de croissance entre décembre et juin, la variation de l'activité méristématique selon l'âge des thalles puisque la croissance est différente suivant les classes d'âges, la diminution brusque de la longueur en juillet au moment de la première émission massive de spores, l'existence de 2 grandes périodes d'émission des éléments reproducteurs et d'apparition de jeunes plantules.

En outre, nous avons mis en évidence deux caractères propres à la population de « profondeur » : la répartition en classes modales et l'importance des dimensions des thalles.

La répartition en classes modales s'explique par le fait que les facteurs physiques (éclairage, température) varient régulièrement en profondeur (contrairement à ce qui se passe à la surface) et créent un environnement relativement calme dans lequel toutes les *Laminaria digitata* de même âge ont un comportement identique différent de celui des algues plus âgées ou plus jeunes.

La seconde particularité des algues vivant sous 4 m d'eau réside dans leurs dimensions. Il ne fait pas de doute qu'elles se développent mieux que celles des populations de « rive », à la suite d'une croissance beaucoup plus active comme on peut le constater à partir des résultats de marquages et de l'examen des histogrammes ; elles représentent donc un stock de tissu frais considérablement élevé. Or, paradoxalement, alors qu'on surexploite les peuplements qui émergent périodiquement, on néglige totalement, parce qu'ils sont difficilement repérables et accessibles, ceux qui restent constamment immergés et qui pourtant pourraient aisément pallier la pénurie de matière première. On ne saurait donc trop encourager les goémoniers à mettre au point des techniques permettant d'atteindre les peuplements « profonds » et les législateurs à autoriser sans appréhension l'utilisation de ces techniques. Nous nous efforcerons, quant à nous, de faciliter la localisation des aires exploitables en établissant une cartographie aussi précise que possible.

Il faut aussi définir les causes qui provoquent les différences de croissance entre les algues de « rive » et celles de « profondeur ». La connaissance de celles-ci nous a paru capitale car, si l'on veut parvenir à effectuer des cultures de laminaires sur une grande échelle, il sera nécessaire de favoriser au maximum l'activité méristématique c'est-à-dire de neutraliser, en premier lieu, les facteurs physiques inhibant le développement de ces algues. Les cultures expérimentales que nous avons faites au laboratoire avaient pour but l'analyse de ces facteurs.

#### **IV. - Influence de quelques facteurs physiques sur le développement de *Laminaria digitata*.**

Les inégalités de croissance entre les algues de « rive » et les algues de « profondeur » ne sont certainement pas dues à des variations dans la composition ionique du milieu car, en raison du brassage constant par la houle, on retrouve à la surface comme à 4 m de fond, les mêmes sels minéraux aux mêmes concentrations.

Elles ne peuvent donc provenir que de l'influence des facteurs physiques qui s'appliquent de façon différente aux deux niveaux, à savoir les radiations infrarouges, rouges ou ultraviolettes, l'intensité de l'éclairage, la température.

Pour déterminer le rôle de ces facteurs, nous avons prévu d'expérimenter sur des thalles de 3 à 4 cm de haut, prélevés dans le milieu naturel et placés dans des aquariums où l'éclairage, la composition spectrale de la lumière et la température pouvaient être modifiés à volonté.

Ce procédé n'a pas donné de bons résultats car les jeunes frondes ont rapidement cessé de croître et se sont décolorées. Aussi, a-t-il fallu renoncer à ce projet initial et se limiter à l'étude de l'influence des facteurs précités sur des cultures faites en milieu artificiel à partir de spores.

#### **Technique.**

Nous avons utilisé dans ce but des enceintes à température réglable équipées de tubes fluorescents Philips type 57 référence TTL-BBL qui émettent des radiations très voisines de celles constituant

la lumière du jour ; suivant le nombre de sources lumineuses en service et la distance les séparant des cultures, on peut obtenir des éclairagements allant de 50 à 5 500 lux. La photopériode a été dans tous les cas maintenue pendant 14 h. Nous avons employé le milieu Erdschreiber comme solution nutritive. Chaque résultat numérique retenu est la moyenne de 50 mesures.

#### **Influence de la composition spectrale de la lumière.**

Etant donné la lenteur de la croissance dans la zone infralittorale supérieure où les radiations infrarouges, rouges et ultraviolettes sont présentes et l'importance du développement à 4 m de fond où ces lumières ne parviennent pratiquement pas, la question s'est posée de savoir si l'inhibition de

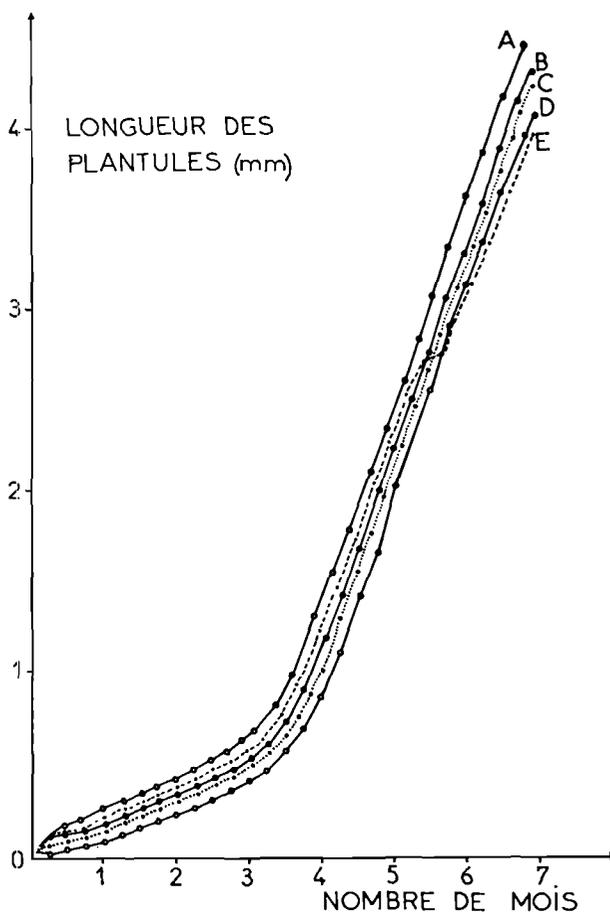


FIG. 16. — Courbes montrant l'évolution de la longueur des plantules de *Laminaria digitata* en fonction de l'âge pour des compositions spectrales différentes. Courbe A : en lumière bleue ; courbe B : lumière naturelle ; courbe C : lumières bleue et rouge ; courbe D : lumières bleue et ultraviolette ; courbe E : lumières bleue et infrarouge).

l'activité méristématique à la surface n'était pas précisément due à l'action de ces radiations. Pour y répondre, nous avons comparé l'évolution des cultures éclairées par la lumière bleue à celle obtenue lorsqu'on ajoute à la lumière bleue une des lumières infrarouge, rouge ou ultraviolette.

On observe les mêmes phénomènes dans les mêmes délais quel que soit le cas ; les seules différences résident dans l'aspect plus ou moins coloré des cellules, dans la production plus ou moins active d'ocystes et, sans doute pour cette dernière raison, dans la densité plus ou moins élevée de sporophytes.

Les courbes de la figure 16 retraçant l'évolution de la longueur des plantules au cours des semaines indiquent clairement que la croissance s'effectue aussi de la même façon quelle que soit la combi-

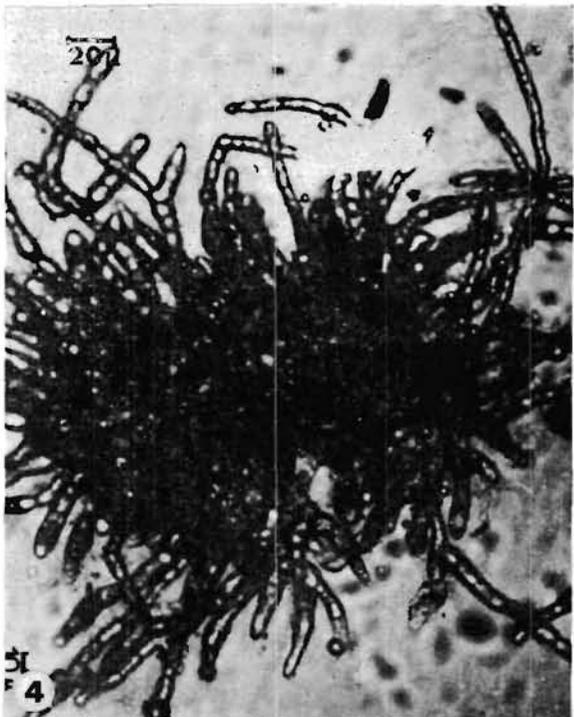
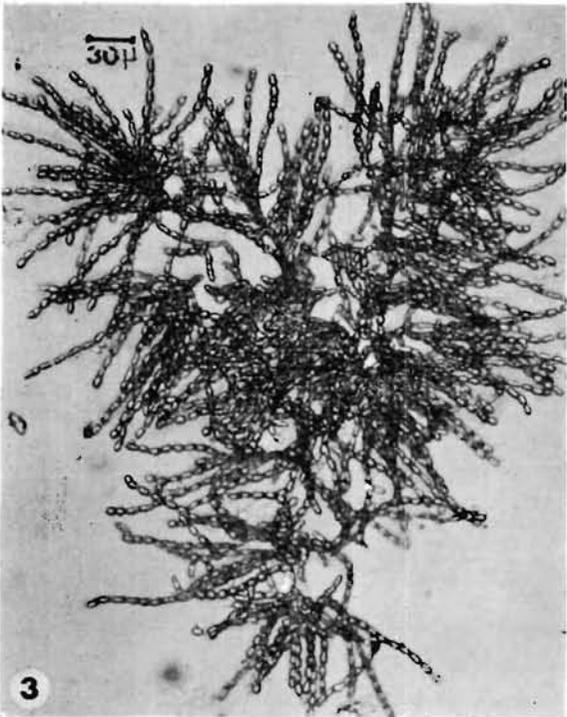
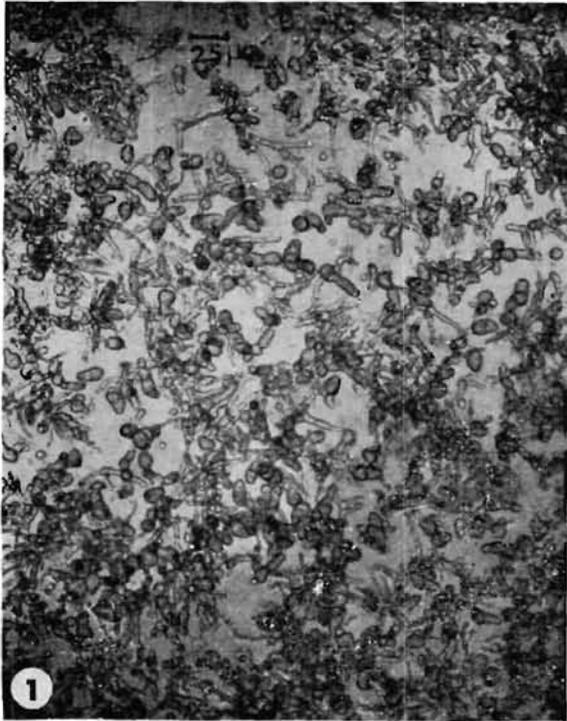


FIG. 17. — Développement des spores en lumière bleue. Photos 1 et 2, la plupart des spores germent 20 jours après l'ensemencement si ce dernier a lieu entre juillet et décembre : 3 et 4, aspect des prothalles (mâle sur la 3 et femelle sur la 4) 43 jours après l'ensemencement.

naison spectrale utilisée (bleu + rouge ; bleu + infrarouge ; bleu + ultraviolet). Nous n'avons pu mettre en évidence le moindre signe qui aurait permis de dire que l'activité méristématique est freinée par les radiations infrarouges, rouges ou ultraviolettes.

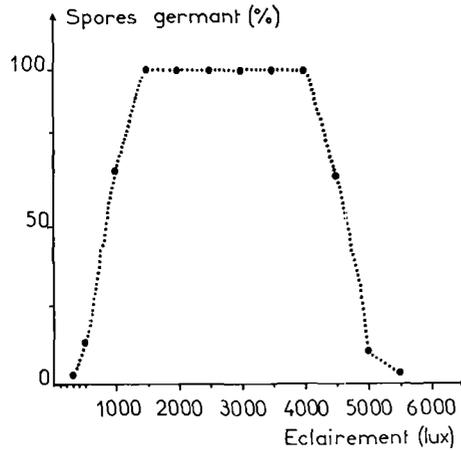


FIG. 18. — Schéma indiquant la variation du pourcentage de spores germant en fonction de l'intensité lumineuse.

Fig. 18. — Schéma indiquant la variation du pourcentage de spores germant en fonction de l'intensité lumineuse. Nous avons observé l'influence de ce dernier sur la germination des spores, le développement des prothalles et la croissance des plantules.

Certes, dans la nature, où elles sont appliquées à des doses plus fortes et en présence d'autres facteurs, elles ont peut-être une action différente de celle révélée par nos cultures ; aussi, faut-il considérer les résultats précédents avec beaucoup de prudence.

### Influence de l'éclaircissement.

Il est bien connu que l'éclaircissement joue un rôle capital dans la biologie de tout végétal chlorophyllien, donc dans celle de *Laminaria digitata*. Quel est exactement ce rôle ? Aucune étude précise n'a jamais été faite à ce sujet. Or, ce facteur nous intéresse tout particulièrement dans le cadre de cette recherche puisqu'il présente selon la profondeur des valeurs très différentes.

#### a) Germination des spores (fig. 17, ph. 1 et 2).

Le pourcentage de germination est nul au-dessous de 200 lux, très faible jusqu'à 500 lux, mais

La méthode suivie pour tenter d'apporter quelques précisions a été très simple. Nous avonsensemencé 65 boîtes de Pétri réparties en 13 groupes, soumis chacun à un éclaircissement particulier (5 500, 5 000, 4 500, 4 000, 3 500, 3 000, 2 500, 2 000, 1 500, 1 000, 500, 300, 200, 100 lux)

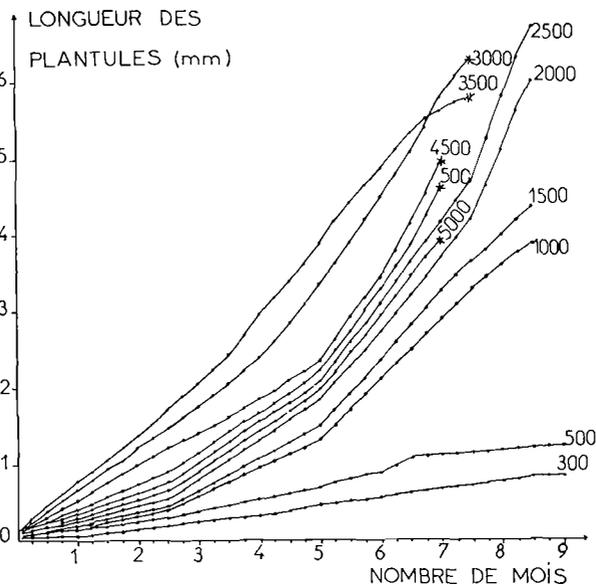


FIG. 20. — Système de courbes établissant pour des éclaircissements différents (portés sur chaque courbe) l'évolution de la longueur des plantules au cours du temps (les étoiles indiquent la mort des plantules).

il augmente rapidement ensuite pour atteindre le maximum entre 1 500 et 4 000 lux. Il diminue de nouveau à partir de 4 500 lux et s'estompe après 5 500 lux (fig. 18).

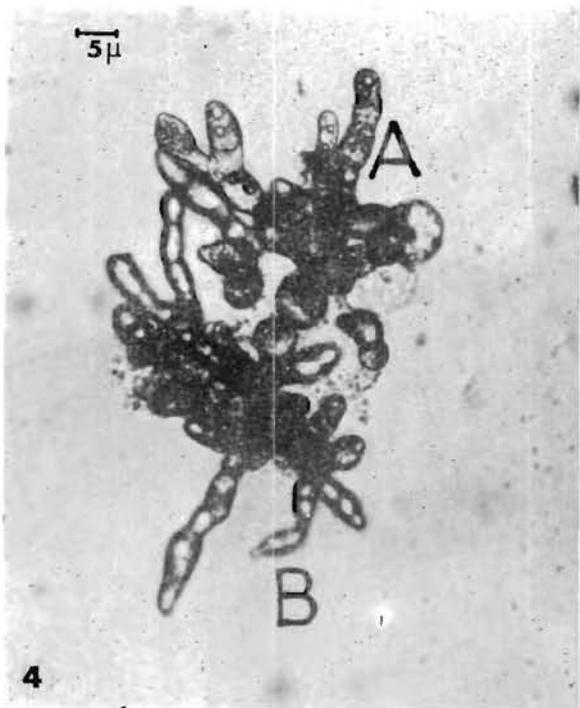
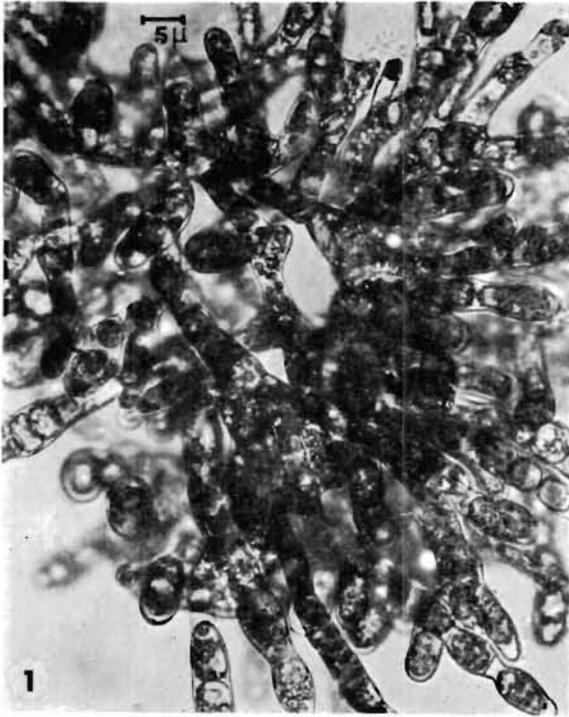


FIG. 19. — Influence de l'intensité lumineuse sur la phase gamétophytique. Photo 1) aspect d'un prothalle femelle se développant sous 500 lux ; photos 2 et 3) fertilité maximale des prothalles pour un éclairage de 2 500 lux ; photo 4) prothalle mâle et prothalle femelle se développant sous une intensité lumineuse de 4 500 lux.

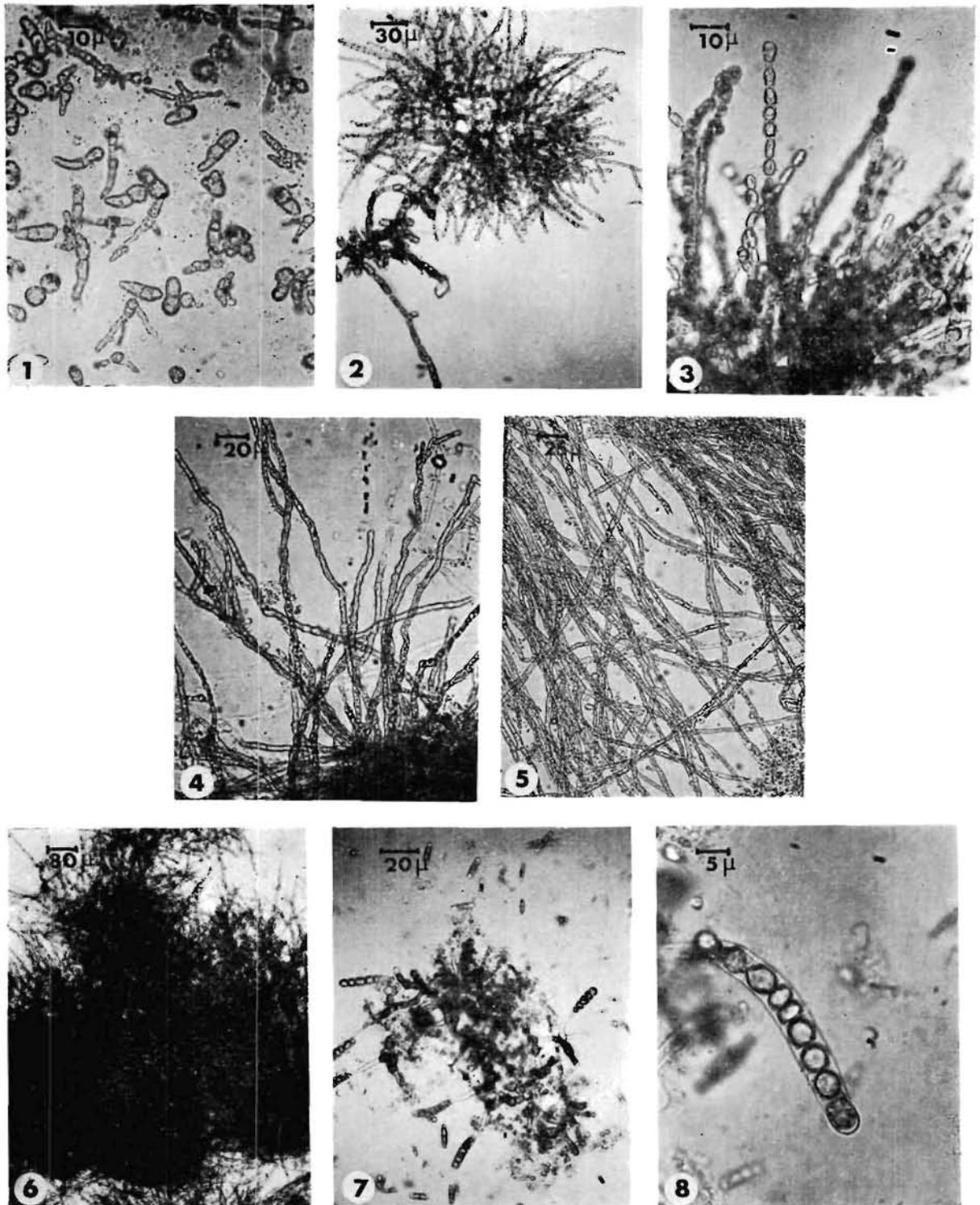


FIG. 21. — *Influence de la température sur les cultures.* Photo 1) spores germant lentement à 9° C ; 2) aspect des prothalles mâles et femelles à 12° C ; 3) formation des spermatocystes très nombreux et en série à 12° C ; 4, 5 et 6) aspect des prothalles respectivement à 15, 20 et 22° C ; 7 et 8) plantules obtenues à 20° C.

L'éclairage joue donc un rôle non seulement dans la formation des gamétophytes mais aussi dans l'acquisition de leur maturité sexuelle.

**c) Croissance des plantules.**

Les courbes de la figure 20 montrent combien le développement des plantules dépend aussi de l'éclairage. Dans un premier temps, la croissance la plus rapide a été enregistrée sous 3 500 lux.

Il semble que les intensités lumineuses inférieures à 200 lux ne suffisent pas à provoquer la levée de dormance des spores ; mais ces dernières conservent leur pouvoir germinatif puisqu'elles se développent normalement (fig. 17, ph. 3 et 4) lorsqu'on les place sous des éclairagements supérieurs. Par contre, les éléments reproducteurs qui ne germent pas à 5 000 lux se décolorent et meurent rapidement. Or, des intensités de cet ordre sont fréquentes dans la partie supérieure de l'étage infralittoral.

**b) Constitution des prothalles.**

Pour des éclairagements faibles, les parties végétales des gamétophytes se développent très lentement (fig. 19, ph 1) mais, à mesure que l'intensité lumineuse augmente, leur croissance devient plus rapide tandis que l'apparition des cystes est plus précoce (fig. 19, ph. 2 et 3) ; on obtient ainsi à 4 500 lux, dans un délai de 4 à 5 jours, des prothalles constitués de 4 à 6 cellules dont toutes se transforment très rapidement en gamétocystes (fig. 19, ph. 4).

Mais, pour toutes les intensités supérieures à 3 000 lux, on constate que, lorsque les sporophytes atteignent 4 à 5 mm de haut, il y a un arrêt de l'allongement et une décoloration de la zone stipifondale provoquant la mort de l'algue. Le seul moyen pour éviter ce phénomène consiste à placer les cultures sous un éclairage inférieur ou égal à 2 500 lux ; nous avons pu ainsi obtenir des thalles de 7 cm de haut.

D'après ces résultats, on comprend la nocivité que peut avoir, aussi bien sur le cycle reproducteur que sur l'activité méristématique, les fortes intensités qui frappent en été la zone infralittorale supérieure, particulièrement au moment des basses mers de vive eau. Les plantules qui naissent à 4 m de profondeur bénéficient d'un taux de lumière qui reste loin des valeurs défavorables et se rapproche du taux optimum, ce qui doit permettre une croissance supérieure à celle qui se produit sur la rive.

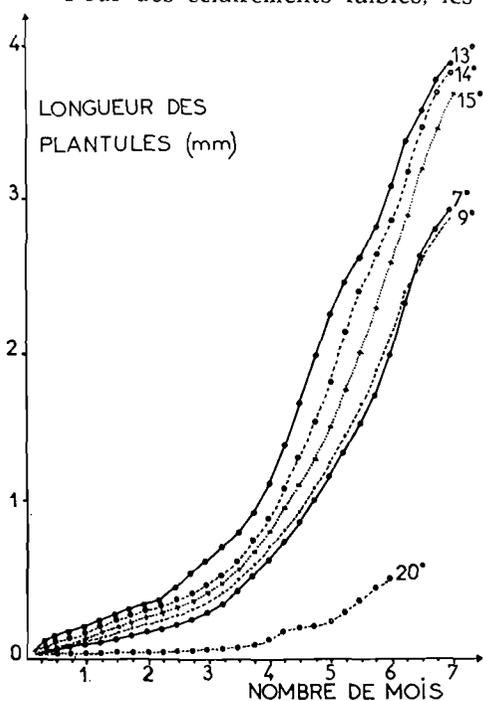


FIG. 22. — Croissance des plantules à des températures différentes en fonction de l'âge.

**Influence de la température.**

La température constitue le deuxième facteur dont l'intensité évolue différemment selon le niveau considéré. Nous avons recherché si l'inégalité dans les conditions thermiques n'avait pas aussi une part de responsabilité dans les différences de développement entre les populations de « rive » et de « profondeur ».

Dans ce but, un certain nombre de boîtes de Pétri ensemencées de spores furent soumises aux températures suivantes : 7, 9, 11, 13, 15, 20, 22°C.

**a) Développement des prothalles.**

Contrairement à ce qui a été observé pour l'éclairage, à mesure que la température s'élève les parties végétatives des gamétophytes deviennent plus denses aux dépens de la fertilité qui, après être passée par un maximum à 13°, décroît régulièrement. Ainsi, à 22°, avons-nous obtenu des prothalles extrêmement touffus et étendus mais totalement stériles (fig. 21, ph. 2 à 6).

### **b) Croissance des plantules.**

L'évolution de la longueur des plantules a été aussi suivie à chacune des températures indiquées ci-dessus. La figure 22 résume pour une meilleure synthèse les résultats obtenus.

La croissance la plus rapide a lieu entre 11° et 13°C ; elle s'atténue à mesure qu'on s'éloigne de ces valeurs jusqu'à devenir très faible à 20°C. Dans ce dernier cas, après quelques divisions, les cellules prennent une forme arrondie et des parois épaisses puis se décolorent peu à peu. Aucune plantule n'a, à 20°C dépassé 400  $\mu$  de longueur (fig. 21, ph. 7 et 8).

Il est donc permis de penser que les algues de la partie supérieure de l'étage infralittoral, qui supportent généralement des températures supérieures à 20° en été et inférieures à 7°C en hiver, traversent, au cours des premiers stades de leur développement, des périodes où l'activité méristématique se trouve perturbée alors que les laminaires vivant par 4 m de profondeur bénéficient la plupart du temps de températures voisinant 11°.

### **Conclusion.**

La température et l'éclairement au niveau des laminaires de « rive » sont généralement éloignés des taux optimums définis ici. Ils doivent donc incontestablement être la cause de retards ou d'altérations dans la germination des spores, le développement des prothalles et la croissance des plantules.

Cependant, nous ne généraliserons pas les causes qui provoquent des différences de taille entre les populations de « rive » et celles de « profondeur » car il n'est pas certain que l'influence des facteurs étudiés sur les plantules soit identique à celle qu'ont ces mêmes facteurs sur les thalles adultes ; le fait que la sensibilité de l'algue varie avec l'âge justifie cette prudence. Le seul moyen pour définir l'action de ces facteurs sur les plantes adultes consiste à les tester directement sur ces dernières ; nous espérons pouvoir faire dans un proche avenir des recherches dans ce sens, car c'est uniquement dans la mesure où nous connaissons le rôle exact de tous les facteurs physiques sur tout le cycle biologique qu'il sera possible d'envisager sérieusement la culture des laminaires.

Mais, puisque pour l'instant nous n'avons pas la possibilité de créer artificiellement des champs de laminaires, nous devons veiller à préserver ceux existant naturellement. Il faut donc rechercher et analyser les moyens de récolte qui permettent une reconstitution rapide des zones dénudées ; il faut tester avant l'utilisation, sur une grande échelle, toute nouvelle technique afin de connaître à l'avance l'effet sur le repeuplement ; il faut enfin évaluer avec exactitude la fertilité de *Laminaria digitata* pour définir les limites au-delà desquelles l'exploitation provoquerait un appauvrissement irréversible des peuplements.

## **V. - Phénomène de régénération.**

Dans le cadre de cette étude sur l'activité méristématique chez *Laminaria digitata*, nous nous sommes intéressés aussi à une croissance particulière, celle qui préside à la reconstitution de la lame si cette dernière est sectionnée sans que soit lésée la zone stipofrondale : c'est le phénomène de régénération.

L'explication de ce phénomène est, en théorie, assez simple ; la zone méristématique qui assure le développement du sporophyte se situe entre la partie inférieure de la lame et la partie supérieure du stipe, elle permet donc la croissance apicale de ce dernier et la croissance basale de la lame. Si on coupe le thalle sur le stipe, comme le font les goémoniers, la zone méristématique disparaît avec la partie sectionnée et aucune régénération n'est possible. Mais si l'on sectionne l'algue en prenant soin de ne pas léser la zone de croissance, la régénération se produit.

Certes, ce phénomène est connu depuis longtemps mais les études le concernant sont peu nombreuses et souvent trop imprécises. C'est à COSSON que l'on doit le travail le plus approfondi à ce sujet. Cet auteur a en effet suivi, pendant une année, l'évolution de quelques thalles de *Laminaria digitata* sectionnés à des niveaux différents et montré clairement que :

pour que la régénération soit possible, il faut couper la lame au maximum à 5 cm au-dessus de haut du stipe ; en-deçà de cette distance, la régénération n'a pas lieu :

la vitesse de régénération ne dépend pas de la hauteur à laquelle est pratiquée la section du moment qu'elle est au-delà de la limite des 5 cm. Donc, pour prélever le maximum de tissu, tout en permettant la régénération, il est avantageux de couper l'algue le plus près possible de la limite des 5 cm puisque, dans ces conditions, la reconstitution de la lame s'effectue aussi bien que si l'on fait la section à un niveau plus élevé.

Compte tenu de ces conclusions, il nous a paru intéressant de déterminer d'une part, quelle est quantitativement la valeur de cette régénération, d'autre part, comment elle varie en fonction de la période de l'année à laquelle est effectuée la section et en fonction de l'âge des thalles.

#### Variation de la régénération au cours de l'année.

Pour étudier cette question, nous avons choisi chaque mois, d'août 1965 à août 1966, six algues adultes âgées de 3 ans, dont la lame a été sectionnée à 5 cm du sommet du stipe et perpendiculairement à ce dernier. Chaque thalle fut muni d'une bague blanche en plastique à laquelle était reliée, par un fil en nylon, une plaque de rhodoïd portant la date de l'opération (fig. 23).

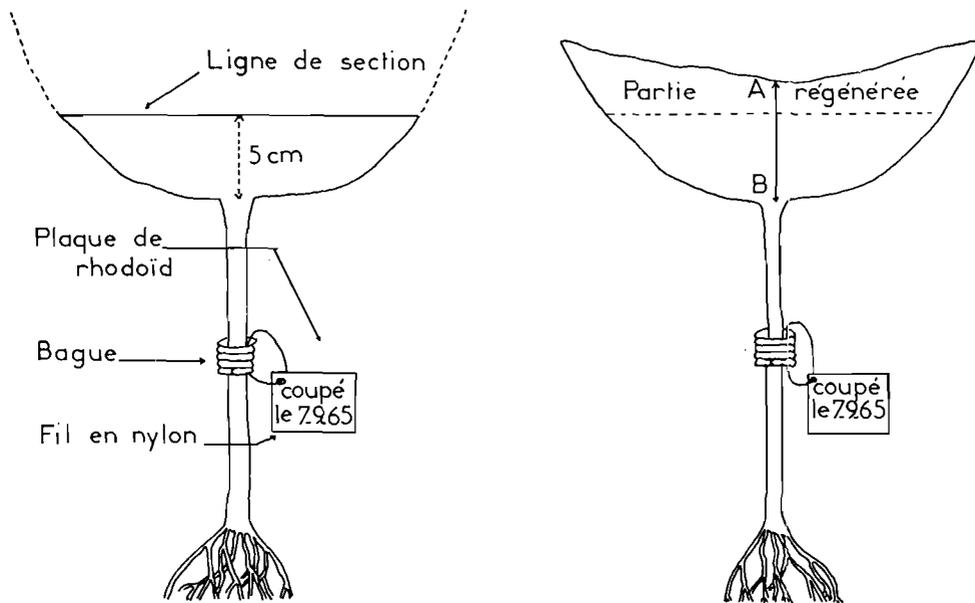


FIG. 23. — Niveau de coupe sur une algue marquée et aspect de cette algue trois mois après.

Pendant les deux premiers mois qui suivent la coupe, l'allongement mensuel est lent mais légèrement plus important pour les zones marginales que pour la zone centrale si bien que la ligne de section, d'abord rectiligne devient rapidement concave. Cependant, malgré ces différences de croissance, les lames restent entières et ne se découpent en lanières qu'après le quatrième mois. Les stipes parvenant à les maintenir au-dessus du sol, elles ne frottent pas contre les substrats, ce qui limite l'usure apicale.

Nous avons mesuré chaque mois, jusqu'en mars 1967, la longueur de chacune des algues marquées en considérant la distance séparant le haut du stipe du milieu de la ligne de section (distance A B, fig. 23). Par la suite, il a été facile de calculer la moyenne des longueurs des lames coupées à la même période (exemple : moyenne des longueurs mesurées au mois de juin pour les algues coupées en mars).

En portant en abscisses les mois et en ordonnées les valeurs notées pour ces mois, on peut tracer la courbe montrant l'évolution de la longueur moyenne des lames au cours du temps selon le mois où a été faite la coupe. Les courbes ainsi obtenues composent la figure 24, d'où nous avons tiré trois conclusions principales.

La vitesse de régénération varie considérablement selon le moment auquel est pratiquée la coupe. Elle permet, en effet, une reconstitution complète de la lame en moins de 5 mois lorsque la coupe a

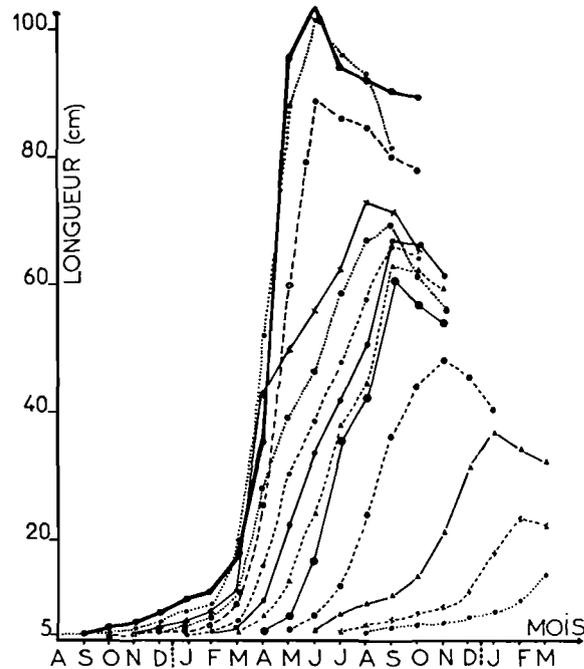


FIG. 24. — Evolution de la longueur moyenne des lames des algues sectionnées suivant la période à laquelle a été faite la coupe.

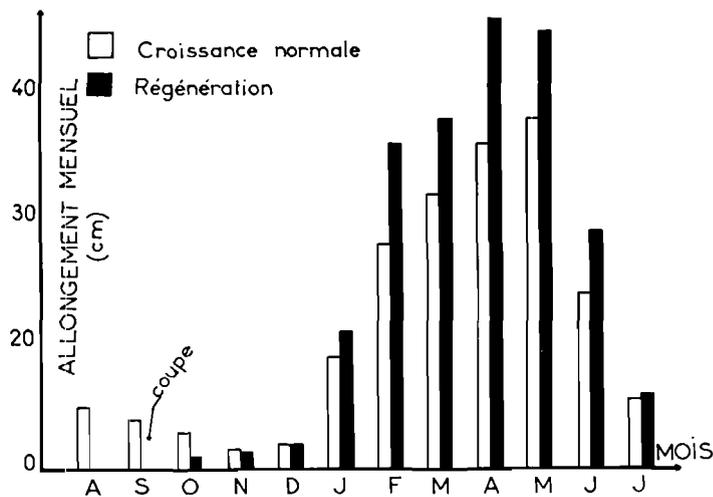


FIG. 25. — Comparaison des allongements mensuels d'une algue en cours de régénération avec ceux d'une algue de même âge vivant à un niveau identique et ayant une croissance normale.

été faite pendant la période de forte croissance ; mais il faut presque 10 mois, si la coupe a eu lieu au début de la phase de faible croissance, pour obtenir le même résultat.

La croissance des algues en régénération est nettement supérieure à celle des algues normales : le graphique de la figure 25, qui permet de comparer les allongements mensuels d'une lame de 3 ans

sectionnée en septembre (rectangles noirs) à ceux affectant pendant la même période un thalle intact de même âge (rectangles blancs), en apporte la confirmation. Le fait de couper la lame lève, semble-t-il, une inhibition pesant sur la zone de croissance et favorise la production de tissu.

La régénération ne diminue en rien les potentialités reproductrices de l'espèce puisqu'une lame régénérée porte de nombreux sporocystes exactement comme une lame normale de même âge.

Aussi, partant d'une algue fertile de 3 ans dont on prélève les 9/10 de la lame selon la méthode pratiquée ci-dessus, on peut obtenir 5 à 10 mois plus tard la même algue reconstituée. Par contre si, au lieu de couper convenablement le thalle, on l'arrache ou on le coupe en deçà de la limite des 5 cm (ce qui dans les deux cas, aboutit au même résultat : un individu disparaît) il faut attendre au minimum 27 mois avant qu'une algue identique remplace l'algue disparue et que la densité initiale soit rétablie.

On comprend dès lors l'intérêt que peut représenter l'utilisation de la possibilité de régénération. Mais, avant de tirer toute conclusion, il fallait déterminer si cette propriété s'exerce dans tous les cas et si les délais définis plus haut pour une reconstitution complète ne dépendaient pas de l'âge des échantillons.

### Variation de la régénération avec l'âge de *Laminaria digitata*.

Ces travaux ont eu lieu dans la période de septembre 1968 à juillet 1969 à partir de frondes (baguées au cours des années précédentes) dont nous connaissions l'âge avec certitude.

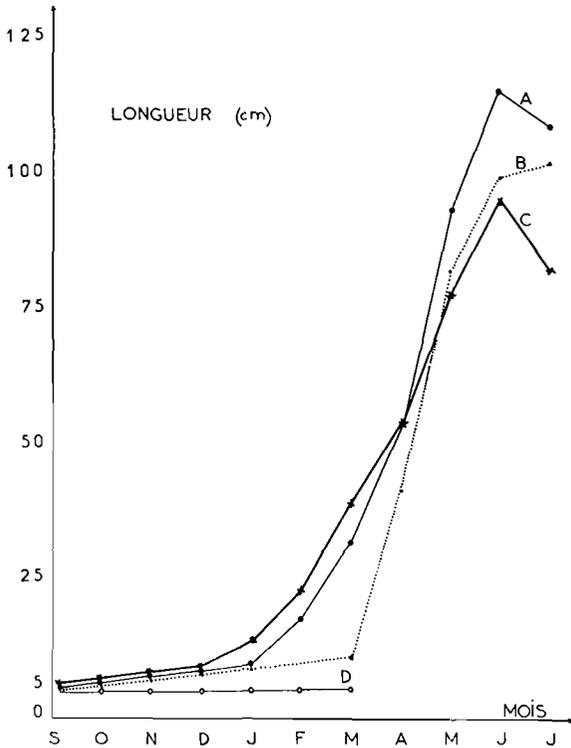


FIG. 26. — Régénération selon l'âge de l'algue au moment de la coupe ; courbe A, thalles de 3 ans ; courbe B, ceux de 2 ans ; courbe C, ceux de 4 ans ; courbe D, ceux de 5 ans.

Par contre, tous les autres groupes sont capables de reconstituer parfaitement la partie prélevée avec cependant quelques différences dans les modalités.

Les thalles âgés de 2 ans au moment de la coupe, après une longue période de faible croissance, au terme de laquelle la longueur n'atteint pas 12 cm, retrouvent leur aspect normal en 3 mois grâce à un allongement mensuel supérieur ou égal à 40 cm.

Le premier groupe de thalles choisis se composait d'une trentaine de jeunes sporophytes de 20 à 30 cm de longueur, donc ayant vécu déjà un an à compter de la germination du zygote et commençant leur deuxième année. Les deuxième et troisième groupes comprenaient aussi chacun 30 échantillons âgés respectivement de 3 et 4 ans. La dernière catégorie comptait seulement 7 thalles de 5 ans.

Au début du mois de septembre, chaque lame fut sectionnée comme précédemment, à 5 cm du haut du stipe et perpendiculairement à ce dernier, puis munie d'une bague blanche en plastique reliée par deux fils en nylon à 2 plaques de rhodoïd, l'une indiquant le numéro donné au thalle, l'autre l'âge de celui-ci au moment de la coupe.

Les courbes de la figure 26, tracées en portant en abscisses les mois et en ordonnées la moyenne mensuelle des longueurs des lames de chaque lot, reflètent les résultats obtenus.

Il apparaît clairement que la régénération n'a pas lieu pour les *Laminaria digitata* vivant leur cinquième année ; le morceau de lame portée par le stipe devient relativement rigide et gondolé, la section se recouvre d'épiphytes, l'allongement reste faible aussi bien dans les zones centrales que marginales.

Les lames des échantillons âgés de 3 ans au début de l'expérience, se sont régénérées à partir du cinquième mois et leur croissance est parvenue à un maximum en avril (40 cm).

Pour les algues qui avaient 4 ans au moment de l'opération, la reconstitution débute dès le troisième mois mais l'allongement mensuel reste faible.

La croissance de la lame en cours de régénération présente, en quelque sorte, les caractéristiques qualitatives de la croissance normale. Elle est en effet, très active pendant une courte période chez les thalles de 2 ans, moins active mais pendant une période plus étendue pour ceux de 3 ans, modérée mais au cours d'une longue période pour ceux de 4 ans.

Cependant, quantitativement dans tous les cas, l'allongement pendant la régénération a été supérieur à celui caractérisant la croissance d'une algue intacte de même âge, vivant au même niveau.

Remarquons enfin que, quel que soit le thalle, la reconstitution parfaite n'a jamais nécessité plus de 10 mois.

### **Conclusion.**

Si l'on récolte les laminaires de telle façon qu'il y ait possibilité de régénération, on doit parvenir à utiliser 4 fois le même thalle : à la fin de sa deuxième année (mars) lorsque l'algue atteint 100 à 120 cm de longueur, puis 6 mois plus tard (septembre, pendant la troisième année), à nouveau 10 mois après cette dernière coupe (milieu de la quatrième année), enfin, au-delà des 6 mois suivant la récolte précédente (fin de la quatrième année : on peut à ce moment-là, prélever le thalle en entier puisque, de toute manière, il n'y aura pas de régénération pendant la cinquième année).

Ainsi, la régénération permet d'une part, la reconstitution rapide des champs d'algues, d'autre part, la multiplication par 4 de la quantité de tissu fourni par un même thalle. L'utilisation de cette propriété semble donc a priori présenter le plus grand intérêt pour l'exploitation. Cela ne fait pas de doute en ce qui concerne les peuplements de la zone intertidale ; le nombre de frondes au m<sup>2</sup> y est relativement faible et, de ce fait, la présence des algues âgées n'empêchent pas l'implantation des jeunes et la pénétration de la lumière. La coupe sur la lame à 5 cm du haut du stipe peut y être pratiquée facilement puisqu'on travaille à pied sec. En outre, cette zone étant limitée, il est nécessaire qu'il y ait un repeuplement rapide, tel que celui permis par la régénération, si on veut avoir un rendement égal d'une année à l'autre. On comprend pourquoi les goémoniers islandais, qui ne récoltent le plus souvent que sur les terrains qui émergent aux basses mers, ont adopté comme technique de coupe celle rendant possible la régénération.

Mais cette méthode n'offre aucun intérêt pour l'exploitation des populations de « profondeur ». En premier lieu, elle est difficilement applicable ; en effet, est-il possible pour un goémonier qui travaille avec la traditionnelle « pigouye », c'est-à-dire pratiquement à l'aveuglette, de sectionner les algues sur la lame ? On pourrait certes exiger une telle pratique des hommes-grenouilles qui coupent les laminaires en plongée mais il en résulterait incontestablement une baisse importante du tonnage ramassé. En deuxième lieu, cette méthode de récolte provoquerait un vieillissement des populations puisque les thalles âgés persisteraient plus longtemps alors qu'il est préférable, dans ces peuplements où la densité est très élevée, d'éclaircir le milieu en supprimant les grandes frondes. On favorise ainsi la germination des plantules et la croissance des jeunes thalles qui bénéficient alors d'un meilleur éclaircissement. Or, nous le verrons plus loin, les populations jeunes contiennent plus d'acide alginique que les âgées et ce dernier y est de meilleure qualité.

C'est pourquoi nous conseillons d'exploiter les peuplements « profonds » selon des méthodes qui consistent à prélever totalement les thalles adultes. Plusieurs techniques peuvent être envisagées : la coupe sur le stipe ou l'arrachage. Nous avons analysé avec beaucoup de soin l'influence de chacune d'elles sur le repeuplement.

## **VI. - La récolte des laminaires et le repeuplement.**

Jusqu'à présent, la récolte s'effectuait par coupe sur le stipe au moyen d'une faucille à long manche, la traditionnelle « pigouye ». Cette méthode présente deux grands inconvénients, ne donnant de bons résultats que si les fonds sont nettement visibles, elle n'est plus applicable dès que la mer commence à s'agiter ; elle ne permet de repêcher qu'une faible partie des thalles sectionnés.

Les goémoniers ont récemment mis au point une nouvelle technique qui consiste à arracher les algues. Ils utilisent pour cela un appareil appelé « scoubidou » qui se compose d'une longue tige métallique portant une barre semi-circulaire soudée à son extrémité basale. Lorsque de la barque on fait tourner cet outil en le tenant verticalement, la barre semi-circulaire oblige l'algue à s'enrouler progressivement autour de l'axe jusqu'à ce que le crampon se détache. Il ne reste plus qu'à remonter

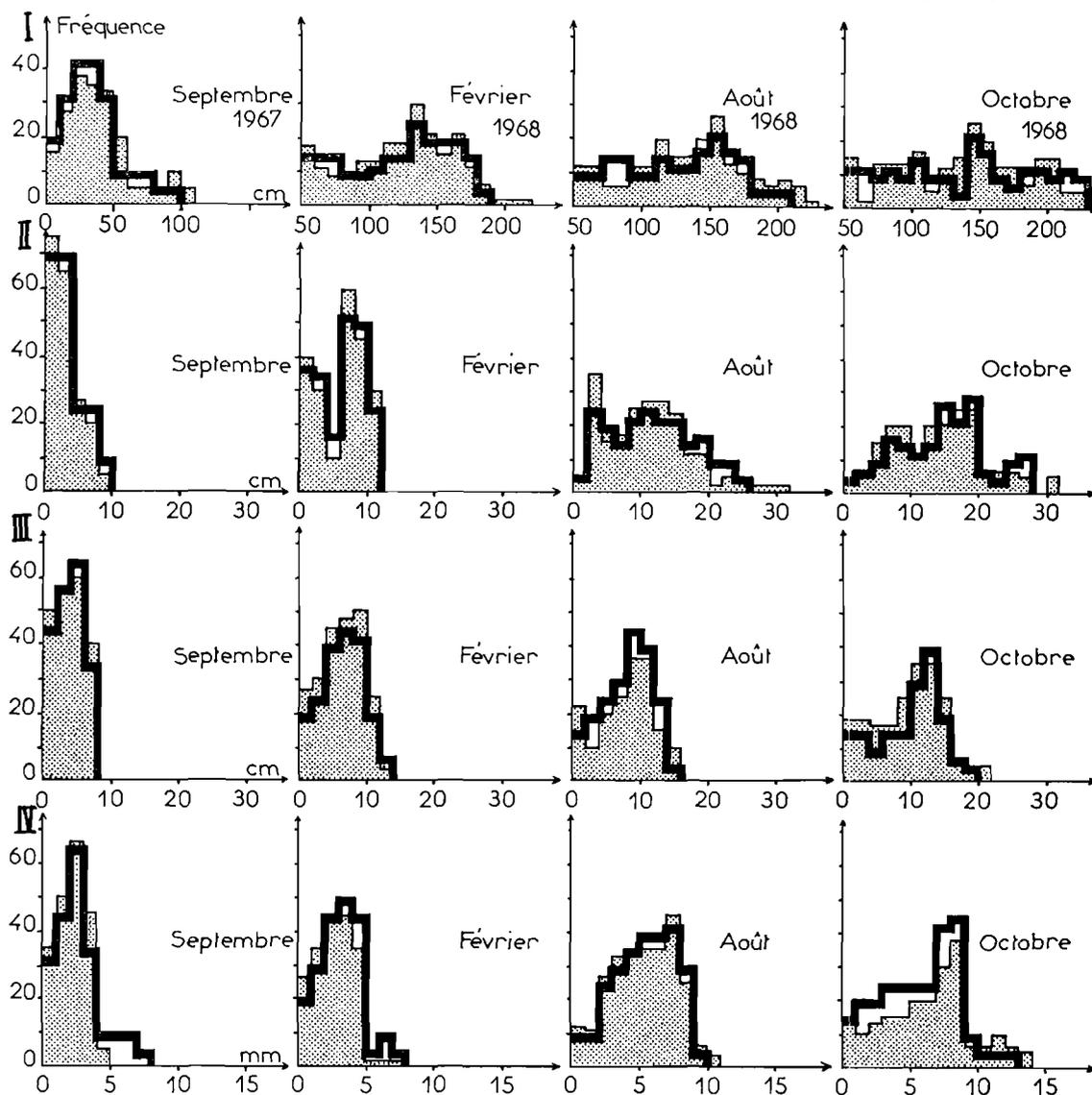


FIG. 27. — Structuration de la population par rapport à un paramètre donné (série I : longueur de la lame ; série II : longueur du stipe ; série III : largeur de la lame ; série IV : diamètre du stipe) pour les zones A (trait épais) et B (trait fin) au cours de leur reconstitution.

l'appareil et à dénouer la fronde enlacée étroitement sur la tige métallique. Les thalles étant généralement disposés par groupe, c'est l'ensemble qui s'enroule autour du « scoubidou » et constitue une sorte de tresse. L'appareil permet de travailler même en eau agitée et il n'y a pas de perte car tout ce qui est détaché peut être remonté sur la barque. C'est la raison pour laquelle cette technique s'est rapidement répandue.

Mais, une très ancienne loi interdit l'arrachage en se basant sur la croyance, totalement erronée et pourtant encore répandue, selon laquelle un thalle coupé sur le stipe repousse tandis qu'une fronde arrachée est irrémédiablement perdue. Nous savons que ceci est faux : la laminaire disparaît dans les 2 cas. Y a-t-il des raisons pour interdire l'arrachage ? On peut penser a priori qu'effectivement l'arrachage a, par rapport à la coupe, l'inconvénient de détruire les jeunes qui poussent près des crampons des adultes prélevés. Cependant, ne peut-il pas aussi offrir l'avantage de supprimer les résidus de thalles qui, dans le cas de la coupe, pourrissent fixés au substratum ?

C'est pour répondre à ces questions que les expériences suivantes ont été entreprises; nous voulions, d'une part, comparer l'effet sur le repeuplement de la coupe sur le stipe et de l'arrachage, d'autre part, déterminer le délai nécessaire, dans nos régions, pour qu'une zone exploitée redevenue exploitable. La connaissance de ce délai nous a paru indispensable au moment où les instruments de récolte, jusqu'à présent manuels, sont en train d'être mécanisés sur des bateaux soit du type « Tali » où la coupe est faite par des plongeurs sous-marins et les algues sectionnées sont attirées par une pompe aspirante qui les rejette sur le bateau, soit du type « Jean Ogor » où le « scoubidou » est commandé automatiquement de la cabine et peut remonter à chaque manœuvre 200 kg d'algue fraîche.

### Mode opératoire.

Pour cette étude, qui a commencé au moment des basses mers de vive eau de mai 1967, nous avons choisi une des luxuriantes populations qui émergent par des marées de coefficient 95, près de Porspoder (Nord-Finistère).

Le premier soin consista à délimiter par une série de repères, 3 zones. Les *Laminaria digitata* furent découpées sur le stipe dans la zone A, arrachées dans la zone B, la zone C fut laissée intacte; elle devait servir de témoin.

### Arrachage ou coupe sur le stipe.

Notre premier but était de déterminer si l'arrachage avait, sur le repeuplement, une influence plus néfaste que la coupe; il s'agissait donc, en quelque sorte, de préciser comment s'effectue la

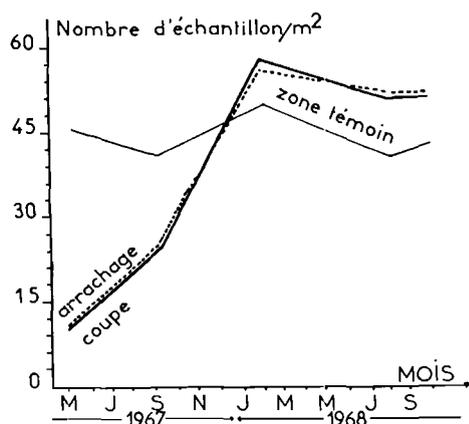


FIG. 28. — Evolution de la densité (nombre de thalles au m<sup>2</sup>) dans la zone A soumise à une récolte par coupe, dans la zone B soumise à une récolte par arrachage, dans la zone C témoin.

reconstitution des surfaces A et B en les comparant périodiquement l'une à l'autre. 3 critères furent utilisés : les dimensions moyennes des thalles, la composition (au moyen d'histogrammes) et la densité des populations.

Tous ont montré que le repeuplement s'effectue strictement de la même façon dans les deux cas ; les histogrammes de la figure 27 en apporte la preuve la plus évidente, la structuration des 2 peuplements par rapport à un paramètre donné est identique quel que soit le moment considéré.

Il est certes apparu que la coupe sur le stipe offre, par rapport à l'arrachage, l'avantage d'éviter la destruction des petites laminaires ; son inconvénient principal réside dans le fait qu'elle laisse en place des restes de stipes et des crampons qui pourrissent et gênent la germination ou le développement des jeunes, par les substances toxiques qu'ils émettent pendant parfois plus de 6 mois.

L'arrachage s'avère plus nuisible que la coupe dans la mesure où il entraîne souvent la destruction de toutes les plantules vivant au pied de l'algue récoltée; mais, il présente deux intérêts incontestables.

Il permet d'éviter les restes de crampons et de stipes dans la zone exploitée.

Il ouvre des fenêtres dans la couche d'algues calcaires qui recouvrent souvent les roches de nos côtes et sur laquelle la fixation des laminaires est aléatoire. Cette pellicule, en effet, est

friable; l'algue qui s'y fixe a peu de chance de subsister car elle ne tarde pas à la fissurer et la moindre agitation du milieu emportera la plantule et son fragile support. Par contre, si le thalle se développe sur la roche, il trouve là un substrat stable qui lui permet de faire échec à l'action des vagues.

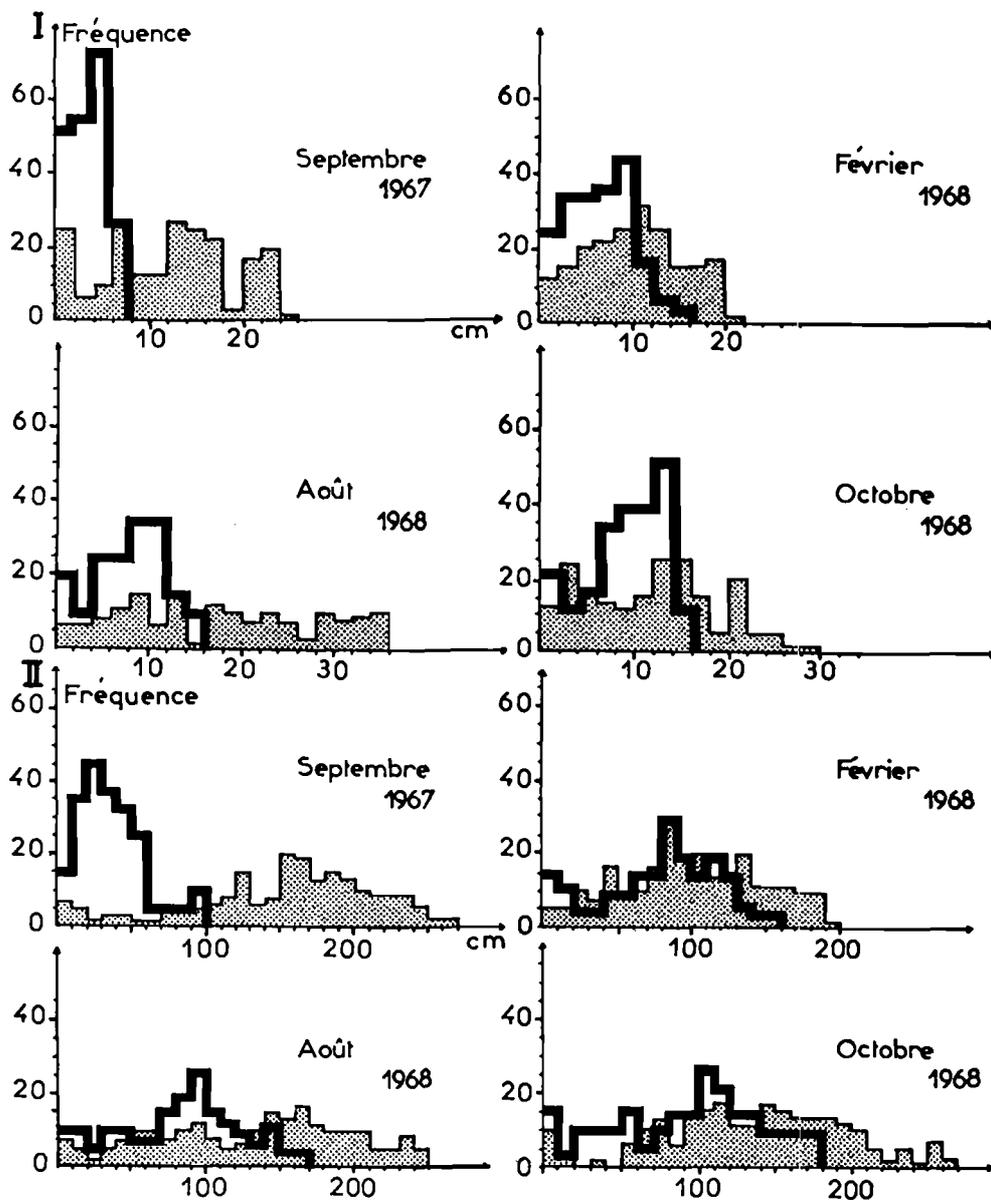


FIG. 29. — Comparaison de la composition de la population A exploitée par coupe à la composition de la population C non exploitée (cette comparaison est faite en considérant la largeur (série I) et la longueur (série II) de la lame).

Chacune des 2 techniques de récolte présente donc des avantages et des inconvénients qui, en fin de compte, s'équilibrent.

Il est à remarquer pourtant que l'emploi du « scoubidou » est préférable à celui de la « pigouye »; en effet, pour ramener au port, trois tonnes d'algues fraîches, ce qui correspond au

rendement moyen d'un goémonier, il faut couper plus de 7 tonnes <sup>(1)</sup>, une grande partie des thalles ne pouvant être repêchée alors qu'avec le « scoubidou », on ne détruit pratiquement que le tonnage ramené.

#### **Délai de repeuplement.**

Le deuxième but de ce travail consistait à définir le délai de repeuplement. Nous avons suivi, pour cela, la reconstitution de la zone exploitée A jusqu'à ce qu'elle atteigne l'aspect de la population C exploitable.

Comme dans l'expérience précédente, les trois critères de comparaison utilisés ont été : les dimensions des thalles, la composition de la population (fig. 28), la densité (fig. 29).

Nous avons prélevé 60 % des algues (visibles à l'œil nu) de la zone A alors que les goémoniers parviennent à peine à 30 % et que les bateaux expérimentaux « Jean Ogor » ou « Tali » dépassent rarement 45 %. Le délai de repeuplement obtenu ici correspond donc à une exploitation extrême. Il se situe dans nos expériences de 18 à 20 mois.

#### **Conclusion.**

Deux conclusions importantes se dégagent de ces travaux. La première est qu'il n'y a aucune raison d'interdire l'arrachage du moment qu'on autorise la coupe sur le stipe puisque, dans les deux cas, le repeuplement s'effectue de la même façon et à la même vitesse. Nous nous associons donc aux vœux des goémoniers qui demandent que leur soit accordée la permission de se servir du « scoubidou » (pratique simplement tolérée jusqu'ici). La deuxième conclusion sera pour attirer l'attention sur le fait que le délai de repeuplement est relativement long. Si l'emploi des bateaux assurant la récolte mécanique sur de grandes superficies devait se généraliser, il serait nécessaire d'établir, pour eux, une réglementation particulière, non pour limiter l'exploitation mais pour l'organiser rationnellement de façon à ce que chaque zone dispose des 18 mois nécessaires à sa reconstitution.

Il n'y aura alors, dans ces conditions, aucune diminution du stock de laminaires à craindre étant donné le remarquable pouvoir de reproduction de cette espèce.

### **VII. - Reproduction et fertilité.**

Tout au long de cette étude sur la biologie de *Laminaria digitata*, nous avons pu effectuer des observations relatives à la reproduction.

Alors que les auteurs anglais, écossais et norvégiens indiquent que, sur les côtes de leur pays respectif, l'apparition des sores a lieu de septembre à mars, on rencontre dans nos populations des échantillons fertiles quelle que soit la saison. La proportion d'algues portant des spores varie cependant au cours de l'année; elle est maximale au début de l'été, minimale à la fin du mois de mars. COSSON (1965) a signalé qu'au cours de 1964, la formation des éléments reproducteurs s'est limitée à 6 mois (août-janvier). Or, les observations de cet auteur ont été faites après l'hiver très rigoureux de 1963 (rappelant les hivers norvégiens et écossais) et les nôtres à la suite d'hivers relativement doux; il est fort possible que la température hivernale conditionne la durée de la phase de production des spores, ce qui expliquerait les affirmations contradictoires à ce sujet d'auteurs tels que SAUVAGEAU et HAMEL.

Dans tous les cas cependant, l'émission proprement dite des spores a lieu de juin à décembre avec 2 périodes optimales, l'une en juin-juillet, l'autre en novembre-décembre. Elle se traduit par l'apparition de zones blanchâtres à l'extrémité des lanières; ces zones sont constituées par des sporocystes vidés, donc par du tissu qui se désagrège facilement sous l'action de la houle, ce qui entraîne une diminution rapide de la longueur de la lame.

(1) « ...malgré l'adresse des goémoniers, environ la moitié du goémon leur échappe, retombe au fond ou est emporté par le courant; c'est un véritable gaspillage » (SAUVAGEAU, 1920).

Entre juillet et décembre, on peut aisément obtenir la libération des spores au laboratoire en immergeant simplement un morceau de thalle fertile dans de l'eau de mer à 20 °C. Mais, en dehors de cette période, la même opération se solde le plus souvent par un échec bien qu'on distingue toujours sur les frondes des taches sombres correspondant aux sores et que l'observation au microscope confirme la présence de sporocystes bourrés de spores; nous avons alors essayé de provoquer l'émission par des moyens physiques reconnus comme stimulant l'ouverture des sporocystes, à savoir, le passage fréquent d'une eau froide (5 °C) à une solution plus chaude (18 °C), les séjours successifs à l'obscurité et sous une forte illumination, le séchage extérieur des thalles sous la ventilation modérée suivi d'une rapide humectation, enfin l'emploi de pectinase, enzyme qui hydrolyse la membrane des sporocystes. Il n'y a eu « libération » de spores que dans ce dernier cas, mais celles-ci n'acquiescent pas de flagelle et ne germèrent pas. Nous avons enfin appliqué la technique de l'écrasement des fragments de fronde contre le fond de la boîte de Pétri; l'observation au microscope montrait bien la présence de spores dépourvues de flagelle, pourtant aucune germination n'eut lieu.

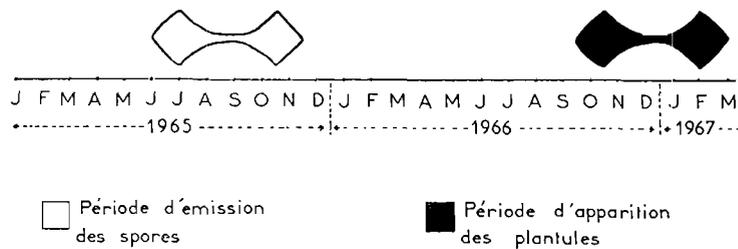


FIG. 30. — Rapport existant entre la période d'émission des spores et celle où apparaissent les très jeunes plantules.

Il semble donc que les spores ne soient émises qu'après une longue maturation qui les prépare à la germination. Si elles sont extraites des sporocystes avant la fin de cette phase, elles ne sont pas capables de germer.

Aux deux grandes périodes d'émission (juin-juillet et novembre-décembre) correspondent, 15 mois plus tard environ (fig. 30), deux grandes périodes d'apparition de plantules (novembre-décembre et février-mars).

Les marquages de thalles ont en outre révélé que *Laminaria digitata* commence à devenir fertile 18 à 20 mois après la germination du zygote qui lui a donné naissance; mais, les sores se limitent le plus souvent à quelques taches punctiformes disséminées à l'extrémité de la lanière centrale. A mesure que l'algue se développe, l'aire fertile croît; elle occupe presque la moitié de la superficie des lanières pendant la troisième année de la vie du thalle, plus des 4/5 au cours des deux dernières années, ce sont les algues les plus âgées qui sont les prolifiques.

Les possibilités de reproduction chez *Laminaria digitata* sont donc, sur nos côtes, très élevées puisque les individus restent fertiles pendant plus de 3 ans, puisque le nombre des spores libérées par chacun est immense, puisqu'enfin, les prothalles issus de chacune de ces spores peuvent, du moins dans des conditions correspondant à celles de nos cultures, produire des gamètes pendant plus d'1 an.

**Conclusion.**

Nous avons essayé de définir, en nous appuyant sur les résultats des marquages, les données des cultures expérimentales et les observations sur la reproduction, les étapes principales de la vie du sporophyte de *Laminaria digitata* (fig. 31).

Le sporophyte naît donc au moment de la germination du zygote, celle-ci venant environ 3 mois après l'émission des spores. Ce délai de 3 mois varie d'ailleurs suivant les conditions de milieu, en particulier avec l'intensité de l'éclaircissement et la température; en fait, nous ne l'avons déterminé qu'en solution nutritive sans jamais avoir pu l'évaluer avec précision dans le milieu naturel.

Sept mois après la germination du zygote, la plantule mesure 5 à 6 cm de longueur; elle n'atteindra 30 cm qu'au douzième ou treizième mois. Elle est alors âgée d'1 an, pourvue de 2 à 3 lanières et totalement stérile : ce sont de tels échantillons que nous avons bagués.

L'apparition des premiers sores a lieu vers le 18<sup>e</sup> mois, si bien que, lorsque l'algue termine sa deuxième année, elle présente une aire fertile très nette à l'extrémité des lanières; elle a plus de 110 cm de long et peut être déjà utilisée pour l'exploitation.

Mais en fait, il est préférable de ne pas la prélever avant encore quelques mois. C'est en effet lorsqu'elle vit sa troisième année que sa lame acquiert les plus grandes dimensions à la suite d'une activité méristématique élevée et poursuivie pendant une période relativement étendue, cette troisième année est donc idéale pour la récolte; c'est celle où la lame fournit le plus de tissu.

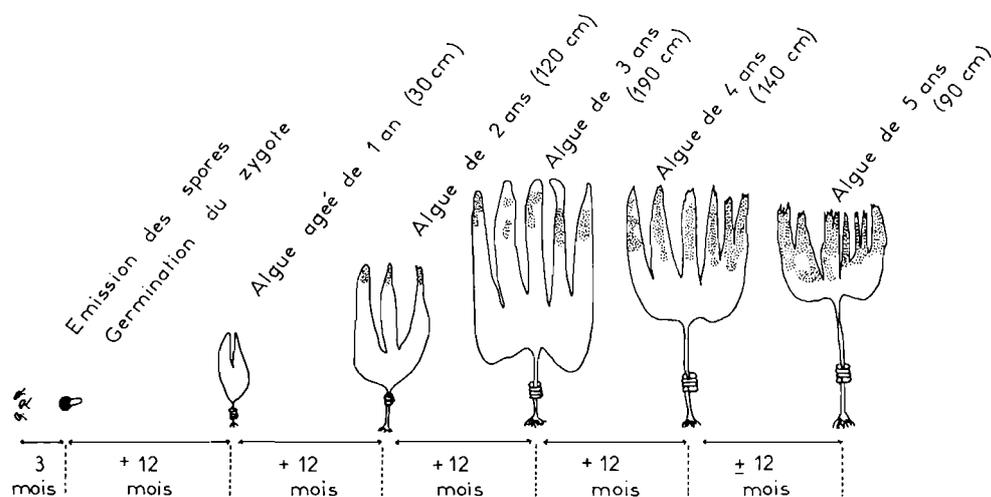


FIG. 31. — Différentes étapes de la vie du sporophyte de *Laminaria digitata*.

Au terme de la quatrième année, seul le stipe sera plus long; la lame, en effet, malgré une production tissulaire encore sensible, n'atteindra pas les dimensions de l'année précédente. Par contre, l'aire occupée par les sores s'étend sur la presque totalité des lanières.

Durant la cinquième année, la croissance n'arrive plus à compenser les pertes terminales si bien que la lame se réduit progressivement jusqu'au moment où la zone méristématique elle-même est dilacérée. Il ne restera, en fin de compte, qu'un stipe long de 55 à 60 cm qui va pourrir sur place ou être arraché par la houle.

On conçoit que si la croissance au cours de la cinquième année était assez élevée pour empêcher que l'usure apicale ne lèse la zone stypofrontale, l'algue pourrait encore subsister : c'est sans doute ce qui se produit en Islande où HALLSSON signale une longévité de 6 ans.

Il est a priori surprenant que le délai de repeuplement d'une surface où 60 % des thalles visibles à l'œil nu ont été prélevés se situe autour de 18 mois, alors que le temps séparant la germination du zygote du moment où le thalle peut être récolté est au minimum de 24 mois. On explique cela par le fait qu'au cours de l'arrachage ou de la coupe, on laisse en place des jeunes algues de petite taille qui sont cependant déjà âgées de 7 à 10 mois.

*Laminaria digitata* possède sur nos côtes des possibilités méristématiques et un pouvoir de reproduction élevés; elle forme des champs très étendus et très denses. Elle constitue donc un stock de matière première pratiquement inépuisable même pour une exploitation intensive à condition que cette dernière respecte strictement les exigences biologiques qui sont apparues au cours de ce travail.

Si l'on ne considère que le rendement pondéral d'un thalle, il ne fait pas de doute que la meilleure année pour la récolte est la troisième.

Mais en réalité, pour définir la période la plus propice à la coupe ou à l'arrachage, il faut aussi savoir quelle est la contenance de l'algue en produit intéressant l'industrie, c'est-à-dire en acide alginique, et quelle est la qualité de ce produit.

Or, aucune étude n'a été faite à ce sujet sur les côtes de la Manche; les seules données que nous avons pu trouver résultent de mesures éparses obtenues dans des conditions généralement contestables. Aussi nous a-t-il paru indispensable d'essayer de combler cette lacune.

### CHAPITRE III

## ETUDES SUR L'ACIDE ALGINIQUE

### I. - Nature, rôle, origine, propriétés de l'acide alginique.

L'exploitation actuelle des algues n'a plus pour but de fournir, comme c'était le cas du XVII<sup>e</sup> au XIX<sup>e</sup> siècle, des composés minéraux (soude, potasse, iodures) que des procédés plus simples permettent d'obtenir à des prix de revient nettement plus bas.

Les laminaires, et plus particulièrement *Laminaria digitata*, sont utilisées depuis 1930 pour la production d'une substance organique, appelée acide alginique, présente dans la plupart des algues brunes et qui, par ses propriétés exceptionnelles, trouve emploi dans des branches industrielles chaque jour plus nombreuses.

#### Découverte de l'acide alginique.

La découverte de l'acide alginique est due à STANFORD qui, en 1883, parvient à obtenir à partir de certaines phéophycées et en utilisant un procédé sur lequel nous reviendrons, un extrait fibreux et hydraté qu'il dénomma algine. Au point de vue chimique, ce produit est un acide: il reçut donc le nom d'acide alginique. A l'état pur, il se présente sous forme d'une poudre blanche, sans goût, sans odeur, très peu soluble dans l'eau. Sa constante de dissociation est de  $20.10^{-5}$ , il est donc plus actif que l'acide acétique ( $K = 1,15.10^{-5}$ ) mais moins puissant que l'acide monochloroacétique ( $K = 1,75.10^{-3}$ ).

#### Structure chimique.

La constitution de l'acide alginique reste totalement inconnue jusqu'en 1935, date à laquelle DILLON montre que l'hydrolyse de cette substance libère un acide uronique, reconnu en 1939 par HIRST et JONES, comme étant l'acide  $\beta$ D mannuronique. On pense alors que l'acide alginique est un polymère de l'acide  $\beta$ D mannuronique dont plusieurs molécules sont disposées en une chaîne linéaire. ATBURY en 1943, après étude aux rayons X, confirme cette disposition tandis que HIRST et REES réussissent à établir l'existence d'une liaison  $C_1 - C_4$  entre les monomères. La structure chimique s'établit comme l'indique la figure 32.

D'après cette structure, la formule chimique de l'acide alginique doit s'écrire:  $(C_6H_8O_6)_n$ , ce qui donne, pour  $n = 2$ , un poids moléculaire de 352.

Or, DARMOIS trouve par analyse la formule  $(C_6H_{10}O_7)_n$  et un poids moléculaire de 388 pour  $n = 2$ . DILLON et MAC GUINNESS montrent que la différence provient du fait qu'à l'état naturel, chaque monomère capte une molécule d'eau qu'il perd si on le soumet à une déshydratation très poussée. La formule chimique à l'état normal correspond donc à:  $(C_6H_8O_6)_n (H_2O)_n$ .

En 1955, FISCHER et DORFEL décèlent la présence d'un autre acide uronique dans l'hydrolysate de l'acide alginique: l'acide L guluronique; Mc DOWELL (1958), HIRST (1959), WHISTLER (1959), obtiennent un résultat semblable.

L'acide alginique apparaît donc constitué à partir de 2 acides uroniques: l'acide  $\beta$ D mannuronique et l'acide  $\beta$ L guluronique.

La question s'est posée de savoir s'il y avait des molécules d'acide alginique composées uniquement d'acide guluronique et des molécules formées uniquement de radicaux mannuroniques,

ou si les deux acides uroniques étaient associés sur les mêmes chaînes. La mise en évidence par HIRST et REES du mannosylgulose après une hydrolyse partielle de l'algine démontre que cette dernière disposition est la seule valable.

Comment s'effectue l'assemblage des deux acides uroniques dans la molécule d'acide alginique ? On a, jusqu'à présent, assez peu de renseignements à ce sujet. On peut dire cependant que d'une algue à l'autre, le rapport acide mannuronique/acide guluronique varie. Il n'est même pas constant pour une même algue suivant le moment et, comme nous le démontrerons, suivant l'âge.

Plus récemment, HAUG et LARSEN (1965) ont constaté que si l'on hydrolyse l'acide alginique par l'acide oxalique à 1 M à 100 °C, il y a une décomposition très rapide dès le début de l'expérience concernant 28 % du produit initial puis une dépolymérisation plus lente; ils en ont conclu que la molécule d'acide alginique contient des « blocs » constitués par une série d'un même acide

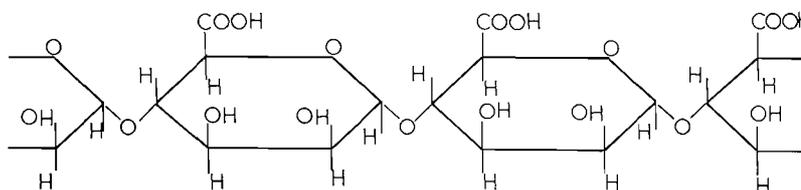


Fig. 32. — Structure chimique de l'acide alginique.

uronique (guluronique ou mannuronique) et des « séquences » formées par l'association désordonnée de deux monomères, les « blocs » bien structurés résistant à l'hydrolyse, les « séquences » mal agencées se détériorant rapidement.

Il faut enfin signaler que les chromatogrammes établis par HIRST, PERCIVAL et WOLD en 1954, montrent l'existence de xylose dans l'hydrolysat de l'algine uniquement lorsque cette algine est extraite de thalles frais de *Laminaria digitata* et d'*Ascophyllum nodosum*. Ces travaux sont repris en 1965 par MASSONI, pour cet auteur, deux hypothèses peuvent être envisagées : ou bien, le xylose se situe sur la chaîne latérale de l'acide alginique ou bien il est l'un des constituants d'un pont qui relierait, sur le vivant, l'acide alginique à la cellulose. Cette dernière supposition expliquerait pourquoi il est difficile de séparer la cellulose de l'acide alginique lorsqu'on travaille sur des tissus frais, alors que, quelque temps après la mise en stock, l'extraction devient plus facile. Selon MASSONI, le pont contenant le xylose aurait été détruit par des fermentations. La présence de ce xylose est d'ailleurs très contestée en particulier par QUILLET qui pense que les traces observées proviennent d'un reliquat de fucoidine mélangée à l'acide alginique insuffisamment purifié.

SKORYNA et TANAKA en 1969, découvrent que l'acide alginique a la propriété de fixer fortement le strontium radioactif. Poussant plus loin leurs études, ils parviennent à préciser que cette propriété est plus élevée lorsque l'acide alginique contient un pourcentage plus important d'acide guluronique. Après observation au microscope électronique du guluronate et du mannuronate de sodium, ils arrivent à la conclusion suivante : la molécule d'acide guluronique se dispose dans l'espace en une double hélice très lâche si bien que tous les radicaux qui y sont rattachés restent facilement accessibles. La molécule d'acide mannuronique se dispose aussi sous la forme d'une double hélice mais beaucoup plus tassée si bien qu'elle enferme certains groupements qui perdent alors une grande partie de leurs possibilités. L'acide alginique serait ainsi constitué de séries de monomères décrivant des doubles hélices plus ou moins lâches, la réactivité de ce produit vis-à-vis des cations étant d'autant plus importante que les hélices lâches sont nombreuses, donc que le pourcentage d'acide guluronique est élevé.

#### Localisation dans la cellule et rôle.

D'après les études aux rayons X (FREI et DE PRESTON, 1962), l'acide alginique se situerait uniquement dans la membrane cellulaire, la fraction incluse dans la lamelle secondaire étant riche en acide guluronique.

Son action intracellulaire n'est absolument pas connue. On a considéré cette substance tantôt comme un précurseur d'auxines, tantôt comme un déchet d'hormone de croissance, tantôt comme un échangeur d'ions, tantôt enfin comme une réserve glucidique.

### Propriétés intéressantes de l'acide alginique.

a) Bien que très peu soluble dans l'eau à l'état pur, l'acide alginique se dissout parfaitement sous forme de sels de potassium, de sodium et d'ammonium, en donnant des solutions à hautes viscosités. On a cité souvent des viscosités de 1 500 centipoises (cp pour une dilution à 1 %, à 20 °C et pH = 8, alors que la carboxyméthylcellulose ne donne que 800 cp et la gomme arabique 30 cp. Cette viscosité peut, en fait, être beaucoup plus élevée : nous avons obtenu couramment au laboratoire des valeurs de 3 500 à 5 000 cp, exceptionnellement 11 000 cp. En milieu aseptique et à l'abri de l'action prolongée des hautes températures, la viscosité se maintient indéfiniment, ce qui n'est pas le cas des autres colloïdes hydrophiles.

b) Associé à des émulsions, l'acide alginique permet de les stabiliser définitivement. Le dentifrice, par exemple, contient un abrasif, un détergent, de la glycérine, de l'eau et l'ensemble est maintenu en émulsion stable par un sel de l'acide alginique.

c) Mélangé à des solutions que l'on veut faire précipiter, il a le pouvoir de réduire la taille des cristaux, permettant ainsi une précipitation beaucoup plus fine.

d) Il a un pouvoir agglomérant élevé.

e) En solution concentrée, il constitue des pseudogels qui, contrairement à la gélatine ou à la pectine, résistent à la chaleur, ce qui rend possible leur utilisation au voisinage du point d'ébullition de l'eau.

f) Mélangé à la gélatine, il retarde le point de fusion de cette dernière, propriété que l'on exploite dans l'industrie cinématographique.

g) Associé aux ions métalliques, il donne des produits très résistants qui vont trouver application dans la construction de moules. L'alginate de Ca, insoluble dans l'eau, donne avec l'ammoniaque des solutions qui peuvent être répandues sur une surface et constituer une pellicule brillante et protectrice d'alginate de Ca lorsque l'ammoniaque s'est évaporée.

h) Associé à la cellulose, l'acide alginique forme des composés ininflammables et excellents isolants.

i) Associé au propylène-glycol, il constitue des esters de plus en plus utilisés dans la production de tissus synthétiques.

j) L'acide alginique possède la propriété remarquable de fixer sélectivement le strontium radioactif. Absorbé accidentellement, le strontium traverse la paroi intestinale et s'accumule dans les os, provoquant des lésions. Si l'on ajoute à l'alimentation un certain pourcentage d'alginate de calcium, le polysaccharide qui lui n'est pas assimilable retient le Sr et l'entraîne à l'extérieur de l'organisme. Le taux de rétention peut aller de 87 à 98 % : il est particulièrement élevé lorsque l'acide alginique est riche en acide guluronique.

k) On pense actuellement pouvoir utiliser l'acide alginique comme capteur d'autres ions métalliques comme le fer et l'employer pour traiter certaines maladies comme la sidérose (absorption trop importante de fer, qui perturbe l'équilibre minéral de l'organisme).

l) Il est possible, certes, d'obtenir des capteurs de cations à partir des dérivés méthylés de la cellulose (Carboxyméthyl-cellulose), mais le pouvoir de rétention est loin de celui de l'acide alginique. Il est fort probable qu'on tendra de plus en plus à utiliser ce dernier polysaccharide comme capteur, la position particulière de ses groupements dans l'espace le rendant très réactif.

On appréciera plus facilement, après cette introduction, quelle est l'importance de l'acide alginique tant dans la cellule, où il représente une proportion élevée du poids sec, qu'au point de vue commercial. Or, les mécanismes qui conduisent à sa synthèse ainsi que ceux qui régissent son utilisation intracellulaire sont totalement inconnus. Le seul fait mesurable résultant de ces mécanismes est l'évolution de la teneur en ce produit dans les tissus de l'algue. C'est la raison pour laquelle nous nous sommes penchés sur les variations de cette teneur, espérant par là faire un peu

avancer nos connaissances sur ce polysaccharide et le métabolisme des phéophycées. Nous avons effectué aussi ce travail pour essayer de préciser la richesse en algine des populations de *Laminaria digitata* de nos côtes.

## II. - Variations de la teneur.

### Mode opératoire.

Le procédé d'extraction que nous avons employé s'apparente à celui préconisé par STANFORD, décomposition du thalle par du carbonate de sodium au cours de laquelle les composés alginiques passent à l'état d'alginate de sodium soluble dans l'eau,

précipitation de l'alginate de sodium en acide alginique par addition d'un acide fort.

Nous y avons apporté cependant un certain nombre de modifications afin d'augmenter la rapidité et la précision du dosage.

La difficulté pour mesurer la teneur en acide alginique est due principalement, d'une part à la viscosité de l'alginate de sodium qui provoque des pertes importantes sur les parois des récipients et des filtres, d'autre part, au fait qu'il faut fréquemment agiter le mélange algues-carbonate de sodium pour maintenir un contact étroit entre les composés alginiques et ce sel.

Or, pour les dosages, il n'est pas nécessaire de conserver la viscosité initiale. Le processus suivant a l'avantage de diminuer la viscosité, donc les pertes au cours de la manipulation, et de permettre l'utilisation de l'algue sous forme de poudre, ce qui facilite considérablement l'action du carbonate de sodium.

| N° du bocal | 1   | 2   | 3   | 4   | 5   | 6   |
|-------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Viscosité A | 82  | 92  | 103 | 102 | 89  | 108 |
| en cp B     | 144 | 141 | 173 | 177 | 153 | 149 |

TABLE. 2. — Tableau résumant les résultats obtenus dans le cas de la conservation des laminaires en milieu anaérobie pendant 30 jours. Le groupe A concerne les algues entières; le groupe B, les algues coupées en morceaux de 1 cm de côté.

Un fragment de thalle, soigneusement lavé à l'eau distillée puis essuyé avec du papier buvard est pré-séché à 40 °C sous une ventilation de 0,9 m/s, puis maintenu à l'étuve à 100 °C jusqu'à poids constant, c'est-à-dire pendant environ 5 mn; soit P, ce poids. On le met à macérer dans une solution d'acide sulfurique à 0,2 N pendant 4 h puis on lave longuement à l'eau distillée jusqu'à enlever toute trace d'acide; après l'avoir essuyé avec du papier buvard, on le porte à nouveau à l'étuve à 40 °C sous ventilation puis à 100 °C jusqu'à poids constant P'. L'échantillon déminéralisé et sec est alors moulu en une fine poudre dont on isole ng qui correspondent donc à nP/P'g d'algue naturelle sèche.

On immerge ce prélèvement pendant 16 h dans n. 100 ml d'une solution de Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> à 20 g par litre et on maintient ce mélange constamment en mouvement au moyen d'un agitateur magnétique. L'acide alginique ayant subi au cours des passages à l'étuve une certaine altération qui a abaissé la viscosité, le jus d'alginate de sodium est relativement fluide et se sépare facilement de la cellulose par filtration sans qu'on ait besoin de centrifuger; on provoque la précipitation de l'acide alginique par addition de H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> dilué (0,2 N) jusqu'à pH = 1. L'algine est ensuite lavée à l'eau distillée puis à l'alcool éthylique à 90, 95 et 100°.

Si p est le poids d'acide alginique sec extrait de ng d'algue séchée et déminéralisée, la teneur X en acide alginique du fragment sera :  $X = 100 pP'/nP$ .

La réduction des tissus en poudre ne peut être faite directement sur l'algue naturelle sèche car une partie de celle-ci serait immanquablement perdue au cours de la déminéralisation et du lavage qui la suit.

| Date des mesures → | 15 jours après la formolisation |          | un mois après la formolisation |          |
|--------------------|---------------------------------|----------|--------------------------------|----------|
| N° du bocal ↓      | Viscosité (cp)                  | Teneur % | Viscosité (cp)                 | Teneur % |
| 1                  | 3110                            | 26,3     | 2830                           | 26,1     |
| 2                  | 2940                            | 26,6     | 2740                           | 25,7     |
| 3                  | 3270                            | 26,8     | 2920                           | 25,2     |
| 4                  | 3070                            | 26,8     | 2880                           | 25,8     |

TABL. 3. — Conservation des laminaires en milieu formolé. La diminution de la teneur et la perte de viscosité ne sont pas plus élevées que dans le cas d'un stockage des laminaires après séchage.

### Teneur en acide alginique tout au long d'un même échantillon.

Nous avons d'abord pu démontrer, en utilisant uniquement des thalles de 3 ans, que la teneur en acide alginique n'a pas la même valeur tout au long de l'algue; elle est maximale au niveau de la zone de croissance et décroît à mesure qu'on s'éloigne de cette dernière. Cette variation se retrouve aussi bien chez les thalles fertiles que chez les stériles mais, dans les premiers, la baisse de la teneur est extrêmement prononcée au niveau de la zone reproductrice. On comprend, de ce fait, pourquoi les algues fertiles ont, quel que soit le mois, une teneur en algine inférieure à celle des algues stériles et ceci d'autant plus que l'aire portant les sores est plus étendue (1).

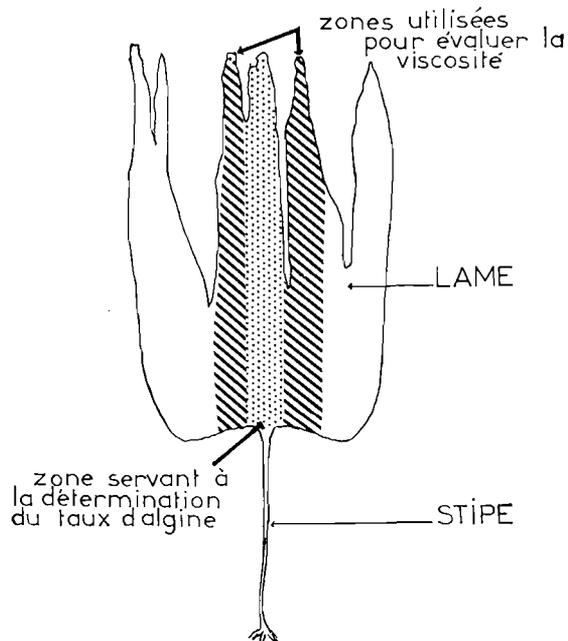


FIG. 33. — Zones de la lame utilisées pour le dosage de la teneur en acide alginique (pointillé) et la détermination de la viscosité (hachuré).

Si l'on désire comparer la richesse en algine de 2 peuplements en mesurant la teneur de 2 groupes d'échantillons provenant chacun d'un de ces peuplements, il faudra veiller à ce que les algues choisies soient dans le même état physiologique (stériles de préférence) et à ce que toutes les régions de la lame soient représentées dans la quantité de tissu réservé au dosage. Nous avons généralement, par la suite, utilisée la lanière verticale médiane de chaque thalle, c'est-à-dire celle passant par la zone méristématique (fig. 33).

### Influence de l'âge sur la teneur en acide alginique.

L'impossibilité à obtenir, malgré la stricte similitude du mode d'extraction, des teneurs semblables pour 2 échantillons stériles voisins, donc soumis aux mêmes conditions de milieu, nous a fait supposer qu'il pouvait y avoir une influence de l'âge des thalles sur la teneur en algine.

(1) Voir Revue des Travaux 31 (2), p. 119.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons bagué en janvier 1966, sur l'îlot de Quihot au large de Luc-sur-Mer, à l'extrême limite de l'étage infralittoral, plus de 400 jeunes *Laminaria digitata* ayant de 25 à 30 cm de haut, donc âgées de 11 à 13 mois. Depuis cette période et jusqu'en septembre 1969, date à laquelle aucune trace de ces marquages n'a pu être trouvée, il a été prélevé, chaque mois pour analyse au laboratoire, 5 individus stériles choisis parmi les sporophytes bagués.

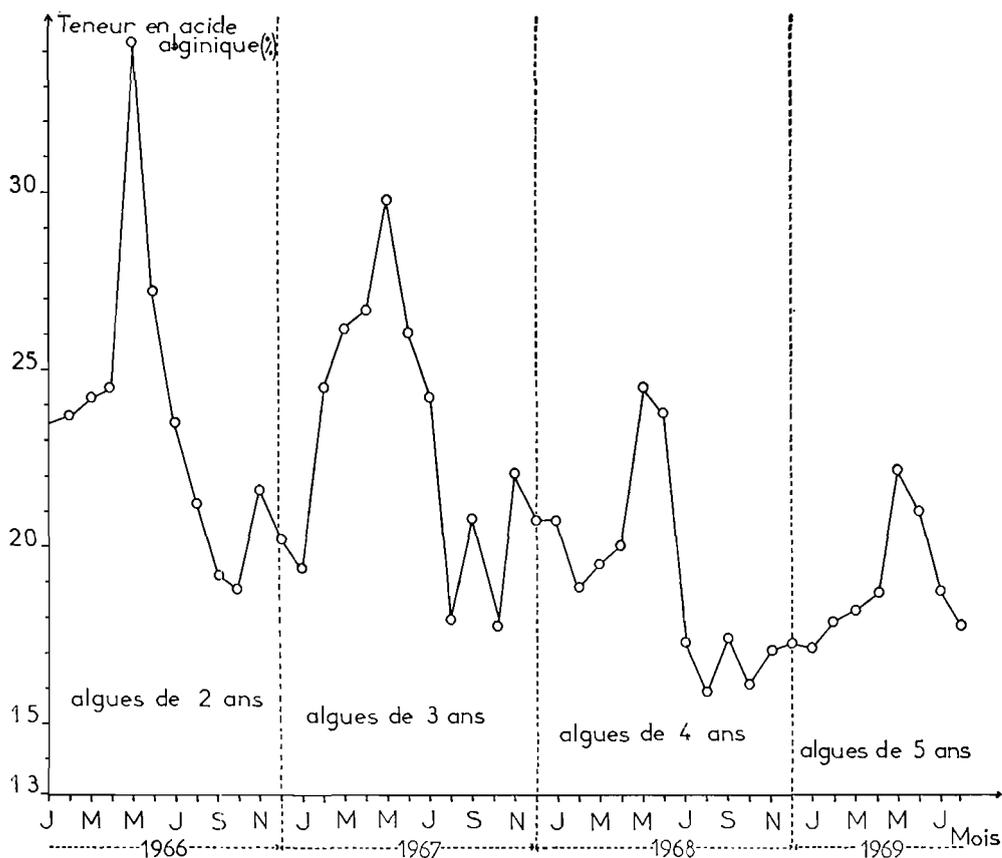


FIG. 34. — Variation de la teneur en acide alginique de la lame au cours de la vie de *Laminaria digitata* dans la zone infralittorale supérieure.

La courbe de la figure 34 construite à partir des résultats obtenus montre qu'il y a bien une variation très marquée de la teneur en acide alginique au cours de la vie de *Laminaria digitata*.

On constate, en premier lieu, que pour une époque déterminée de l'année, la teneur diffère sensiblement selon l'âge des thalles. La teneur maximale absolue a été trouvée au cours de la deuxième année mais elle ne reste élevée que durant 2 à 3 mois. C'est donc, en fin de compte, au cours de la troisième année que *Laminaria digitata* présente le plus grand intérêt puisque la teneur en alginate conserve une valeur importante pendant une période relativement longue (plus de 24 % pendant 7 mois).

Rappelons que la troisième année est aussi celle où la lame acquiert ses plus grandes dimensions ; elle apparaît donc à tout point de vue comme la meilleure année pour la récolte.

La teneur en acide alginique réellement disponible d'une population de *Laminaria digitata* donnée ne peut être déterminée au moyen de quelques thalles pris au hasard; elle se calcule, en effet, d'après le taux d'alginate mesuré à partir d'échantillons caractérisant chacune des classes d'âge, d'après le pourcentage d'individus constituant ces classes et d'après le rapport algues fertiles/algues stériles.

**Teneur en acide alginique en différents points de nos côtes de la Manche.**

Compte tenu de ces conclusions, nous avons essayé de comparer la teneur en acide alginique en différents points de nos côtes de la Manche. Il a fallu, pour cela, récolter des thalles d'une part, dans la zone infralittorale supérieure, sur l'îlot de Quihot, au Cap Levy et à Porspoder (Nord-Finistère), d'autre part, par 4 m de fond au large de Ver-sur-Mer.

Si l'on confronte, grâce aux courbes de la figure 35, les résultats obtenus, on constate que :

pour un même niveau (zone infralittorale supérieure), le taux d'algine de la lame augmente à

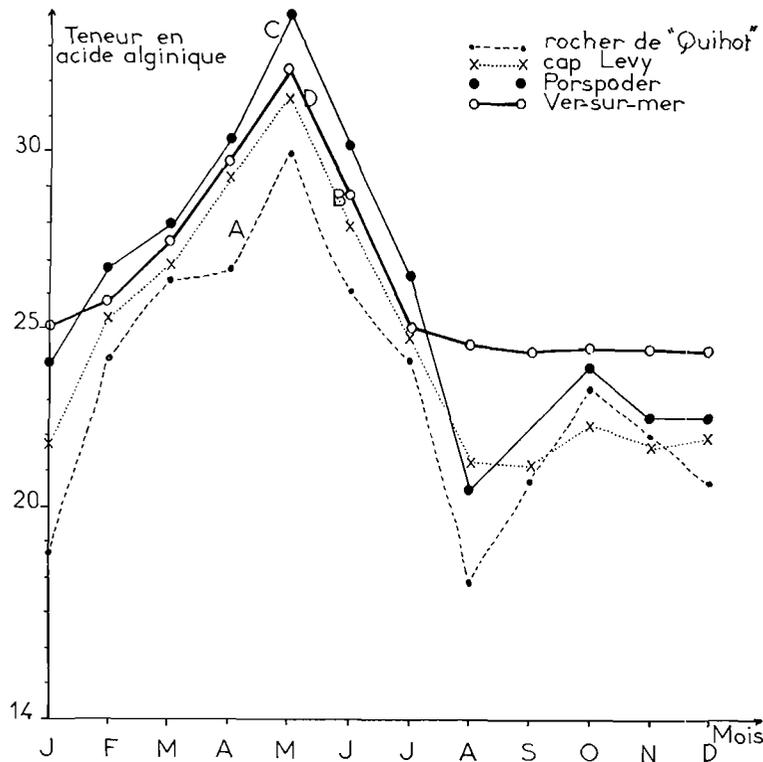


FIG. 35. — Variation au cours de l'année de la teneur en acide alginique de la lame en quelques points des côtes de la Manche méridionale. La détermination a été faite à partir d'échantillons stériles âgés de 3 ans. La valeur retenue chaque mois est la moyenne de 20 dosages.

mesure qu'on va vers l'ouest ; les algues bretonnes présentent, en effet, une teneur supérieure de 2 % en hiver à 7 % pendant la période printemps-été à celle des laminaires normandes ;

la teneur en acide alginique à 4 m de fond dépasse constamment celle notée au même moment à la surface sur le rocher de Quihot ; des mesures faites en d'autres lieux permettent de généraliser cette conclusion : les peuplements de « profondeur » sont plus riches que ceux de la « rive ».

Les dosages relatifs au stipe ont conduit à la construction de courbes identiques (fig. 36) à celles obtenues pour la lame bien que les valeurs soient souvent de 2 à 3 % plus élevées. Ils indiquent, en outre, l'existence d'une plus forte teneur chez les populations « profondes » mais nous n'avons pas trouvé de différence entre la quantité d'algine contenue dans les stipes de Porspoder et de l'îlot de Quihot.

Malgré la richesse en algine du stipe, ce sont surtout les lames qui, vu la quantité de tissu qu'elles représentent, conditionnent le rendement industriel. De ce fait, il est certain que les thalles

bretons fournissent plus d'acide alginique que les thalles normands particulièrement pendant la période où la récolte bat son plein.

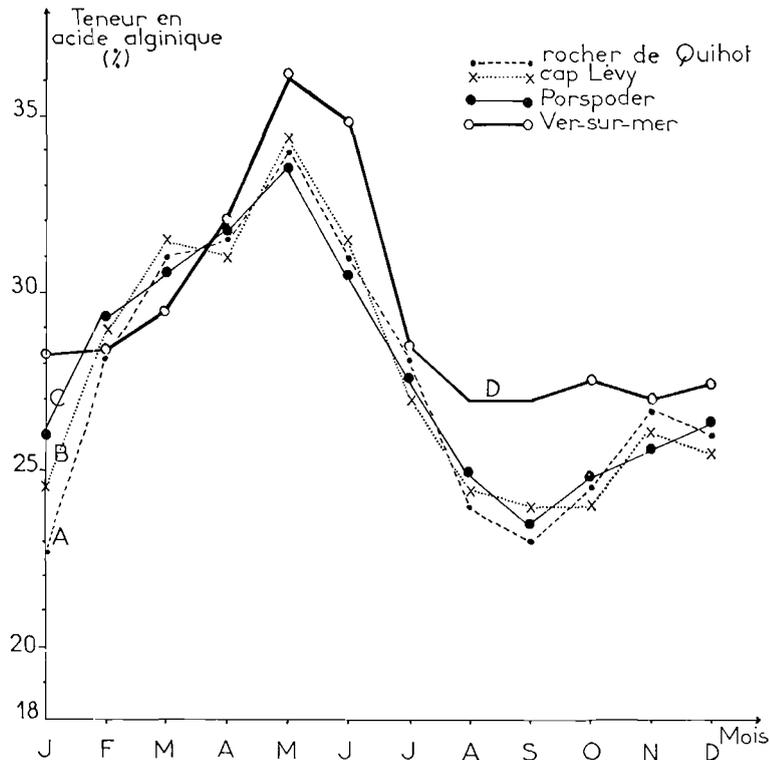


FIG. 36. — Variation au cours de l'année de la teneur en acide alginique du stipe en quelques points des côtes de la Manche méridionale.

### III. - Variations du degré de polymérisation.

Tandis que nous nous efforçons de définir le taux d'algine au cours de la vie de *Laminaria digitata*, nous avons parallèlement tenté de suivre les variations de la viscosité que donne en solution aqueuse à 1 % d'alginate de sodium synthétisé à partir de l'acide alginique extrait de nos laminaires. Cette viscosité permet, en effet, d'obtenir deux indications intéressantes. Puisqu'elle est d'autant plus élevée que le degré de polymérisation de l'algine est important, elle renseigne forcément sur la longueur de la chaîne moléculaire de ce polysaccharide, donc sur le métabolisme de l'algue ; en outre, puisque la plupart des propriétés de l'acide alginique au point de vue industriel dépendent de la viscosité provoquée par le sel de sodium correspondant, la valeur de cette dernière permet de connaître la valeur commerciale du produit.

Mais, pour ce travail, nous avons dû revoir la technique d'extraction précédemment décrite afin de réduire le plus possible la dégradation de l'algine au cours de la manipulation ; il nous a fallu aussi mettre au point une méthode de mesure qui, contrairement à celles utilisées jusqu'à présent, ne détériore pas les propriétés initiales de l'extrait.

#### Technique d'extraction et mesure de la viscosité.

##### Procédé d'extraction.

Celui-ci comprend 4 phases.

a) Lavage à l'eau distillée d'une quantité de tissu correspondant à 500 g d'algues fraîches.

b) Macération dans une solution de carbonate de sodium à 20 g par litre, pendant 16 heures. A la fin de cette opération, le mélange est longuement broyé au « mixer », dilué dans 4 fois son volume

d'eau et filtré, d'abord sur un tamis à larges mailles de façon à éliminer les gros débris puis sur papier « Durieux » n° 5 B, ce qui permet d'obtenir une liqueur absolument limpide de coloration jaune-pâle.

c) Précipitation de l'alginate de sodium en acide alginique par une solution d'acide sulfurique à 0,2 N jusqu'à pH = 1. On laisse reposer pendant 2 heures avant de verser le tout sur un filtre à mailles très fines : l'acide alginique s'accumule sur le filtre où l'on peut le laver d'abord à l'eau distillée, ensuite à l'alcool éthylique à 70, 95 et 100°, enfin, avec une solution très diluée de formol pour éviter les fermentations ultérieures susceptibles de dégrader le produit.

d) « Pressage » du filtre et de son contenu. Cette opération revêt une grande importance car, sans elle, l'algine extrêmement hydrophile demanderait plusieurs jours avant de sécher et, une fois déshydratée, garderait une coloration grise due aux impuretés en solution dans l'eau. Après essorage, l'extrait se présente sous forme d'une masse blanchâtre qu'on dissocie avant d'exposer à l'air ; il sera repris 16 heures plus tard et moulu en une fine poudre blanche.

**Mesure de la viscosité.**

Nous avons évalué la viscosité d'une solution de 1 g d'alginate de sodium dans 100 ml d'eau dis-

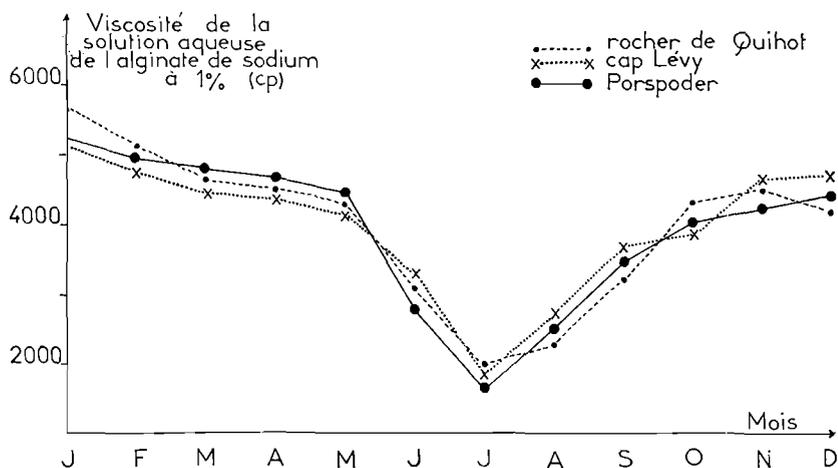
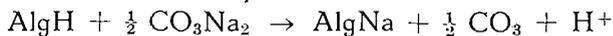


FIG. 37. — Variation au cours de l'année de la viscosité de la solution d'alginate de sodium à 1 % formée à partir de l'acide alginique extrait de la lame d'échantillons stériles âgés de 3 ans récoltés en différents points des côtes de la Manche méridionale.

tillée. La difficulté consiste à obtenir ce gramme d'alginate de sodium sec car, selon la façon d'agir, les résultats peuvent être totalement faux ; notre méthode fut la suivante.

Nous avons calculé les quantités d'extrait et de carbonate de sodium à mettre en présence pour obtenir un gramme d'alginate de sodium, d'après la formule :



Puisque 216 g de AlgNa sont formés par addition de 194 g de AlgH à 53 de CO<sub>3</sub>Na<sub>2</sub>, 1 g sera obtenu par mélange de 194/216 g d'acide alginique et 53/216 g de carbonate de sodium, soit 0,9 g d'acide alginique et 0,24 g de carbonate de sodium.

Notre extrait étant séché à l'air à 20°C, il garde une certaine humidité qu'il est facile de déterminer sur un prélèvement de 1 g porté à l'étuve jusqu'à poids constant.

Si l'acide alginique a une teneur en eau de n %, le poids à utiliser correspondant à 0,9 g sec sera : 90/100 — n grammes.

Ainsi, en versant dans 100 ml d'eau distillée, 90/100 — ng d'extrait dont la teneur en eau est n % et 0,24 g de carbonate de sodium, on obtient une solution limpide (une longue agitation est né-

cessaire) de 1 g d'alginate de sodium dans 100 ml d'eau, soit une dilution de 1 %. L'expérience montre qu'il est préférable d'ajouter un excès de 0,1 g de  $\text{CO}_3\text{Na}_2$  de façon à maintenir le pH à 8.

Toutes les viscosités citées au cours de cette étude ont été mesurées à 20°C à partir de telles liqueurs à l'aide des viscosimètres Hoppler type CH et Brookfield type RVT.

#### Variations de la viscosité au cours de l'année.

Les résultats enregistrés pour les thalles de 3 ans vivant à la limite supérieure de l'étage infralittoral sur l'îlot de Quihot sont résumés par la courbe de la figure 37 qui indique une très nette variation au cours de l'année.

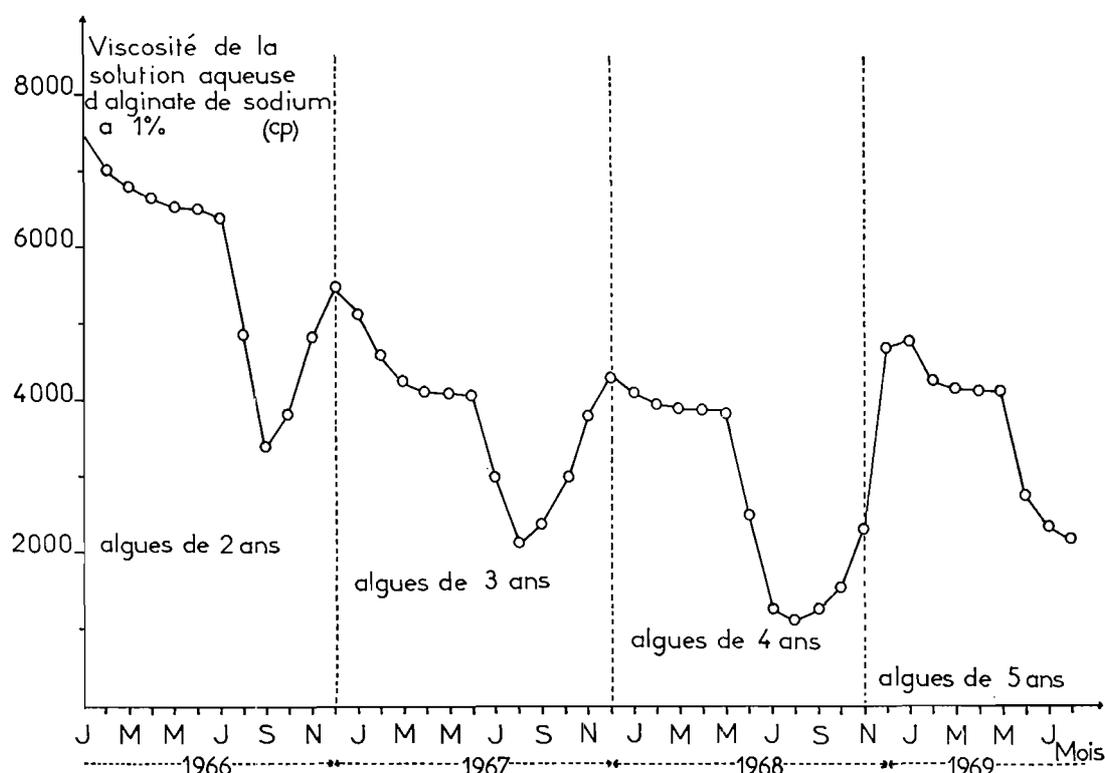


FIG. 38. — Variation de la viscosité que possède la solution aqueuse à 1 % d'alginate de sodium constituée à partir d'acide alginique extrait de la lame d'échantillons d'âges différents (chaque valeur notée est la moyenne de 15 mesures).

On note en effet un maximum en novembre, décembre et janvier, un abaissement lent jusqu'en juin puis une chute en juillet, août, septembre. *Laminaria digitata* contient donc en hiver un acide alginique qui, bien que peu abondant, présente un haut degré de polymérisation. Ce degré s'abaisse pendant le printemps tandis que la teneur augmente. Il est à son niveau le plus bas à la fin de l'été. Aussi, l'algine à cette période se caractérise par une faible teneur et un degré de polymérisation peu élevé ; cela pourrait s'expliquer comme résultant de l'influence sur les facultés de synthèse des mauvaises conditions auxquelles sont soumis les thalles de rive (fort éclaircissement, haute température) principalement pendant l'émersion au cours des marées, mais on peut l'interpréter aussi comme venant du fait que l'algue utilise l'algine, après l'avoir partiellement dépolymérisée, au moment de la maturation des spores. Nos connaissances à ce sujet ne nous permettent pas de choisir entre les 2 hypothèses.

#### Variations de la viscosité au cours de la vie de l'algue.

Il est facile de constater, en observant la figure 38 construite d'après les valeurs obtenues entre janvier 1966 et août 1969, à partir de thalles marqués, que la viscosité à un moment donné est d'autant

plus faible que l'échantillon est âgé. Les plus hautes viscosités se trouvent donc chez les algues de la deuxième année et, sans doute, de la première car des extractions faites à partir d'un mélange de très jeunes plantules (4 à 5 cm de haut) ont permis l'obtention d'une solution aqueuse d'alginate de sodium à 1 % dont la viscosité se situait entre 9 500 et 11 000 cp.

En vieillissant, *Laminaria digitata* devient progressivement inapte à produire un acide alginique de haut degré de polymérisation, donc de « bonne qualité ».

#### Variations de la viscosité en quelques points de nos côtes.

Les comparaisons suivantes se basent sur la viscosité de la solution à 1 % d'alginate de sodium obtenu à partir de thalles de 3 ans. Pour les 2 points considérés (Cap Levy et Porspoder) on retrouve la même variation annuelle que celle mise en évidence à l'îlot de Quihot (fig. 37). Il n'y a pas de variation géographique de la viscosité sur nos côtes. Les laminaires normandes livrent donc un produit de qualité semblable à celui obtenu sur les côtes du Finistère.

#### IV. - Influence du mode de conservation des laminaires sur la teneur en acide alginique et sur la qualité de ce produit.

En nous aidant des techniques mises au point pour la détermination de la teneur ou de la viscosité et des quelques tours de main acquis au cours de multiples expériences, nous avons analysé le problème de la conservation des laminaires après la récolte. Ce problème est le suivant : il y a, au cours du stockage, une baisse importante de la teneur et une diminution sensible de la viscosité, pour limiter ces inconvénients, les goémoniers sèchent les algues sur la dune. Mais, une telle pratique ne convient plus : c'est elle qui indubitablement paralyse l'exploitation. Il faut donc ou trouver une méthode de séchage qui remplace avantageusement le séchage sur la dune, ou employer un mode de conservation autre que le stockage après séchage.

| Lot | Vitesse ventilateur tours/mn | Temp. entrée (°C) | Temp. sortie (°C) | Teneur en eau finale (%) | Viscosité (cp) | Rendement kg frais/h |
|-----|------------------------------|-------------------|-------------------|--------------------------|----------------|----------------------|
| 1   | 550                          | 330               | 170               | 14                       | 720            | 175                  |
| 2   | 550                          | 350               | 155               | 18                       | 1600           | /                    |
| 3   | 550                          | 375               | 140               | 23                       | 2260           | 300                  |
| 4   | 550                          | 620               | 153               | 24                       | 1940           | 750                  |
| 5   | 750                          | 600               | 158               | 25                       | 2880           | 900                  |
| 6   | 750                          | 600               | 157               | 26                       | 3480           | 900                  |
| 7   | 750                          | 820               | 190               | 26                       | 3500           | 1470                 |
| 8   | 750                          | 820               | 190               | 26                       | 700            | 1520                 |
| 9   | 750                          | 820               | 190               | 26                       | 890            | 1460                 |

TABL. 4. — Résultats des principaux essais de séchage du type « flash-drying » effectués à Penmarc'h (Sud-Finistère).

Nous avons d'abord analysé l'effet d'une conservation en milieu anaérobie comme le conseille BLACK (1955). Dans ce cas, si la teneur ne varie presque pas, il y a une profonde dépolymérisation de l'acide alginique ; la viscosité de la solution à 1 % d'alginate de sodium n'atteint pas, en effet, 180 cp (tabl. 2) lorsque l'alginate provient d'un thalle séjournant depuis un mois en conditions anaérobies alors qu'une algue de même âge séchée et mise en stock depuis le même laps de temps, donne une viscosité voisine de 2 200 cp. Ce procédé est donc absolument à proscrire.

La possibilité d'une conservation dans une solution formolée a été alors envisagée ; ce moyen pourrait être utilisé puisque la viscosité et la teneur ne sont pas plus altérées que dans le cas du séchage sur la dune (tabl. 3) mais il est très onéreux et peu pratique.

Aussi, avons-nous essayé de déterminer si l'on ne pouvait pas plus simplement remplacer le séchage sur la dune par un séchage thermique. Plusieurs méthodes ont été analysées.

Le séchage à température modérée sans ventilation, qui provoque une perte importante de la viscosité (fig. 39) même à la température optimale (60°C).

Le séchage à température modérée avec ventilation, on obtient entre 20° et 50°C, des extraits d'excellente qualité (fig. 39) mais le coût de l'opération la rend inutilisable.

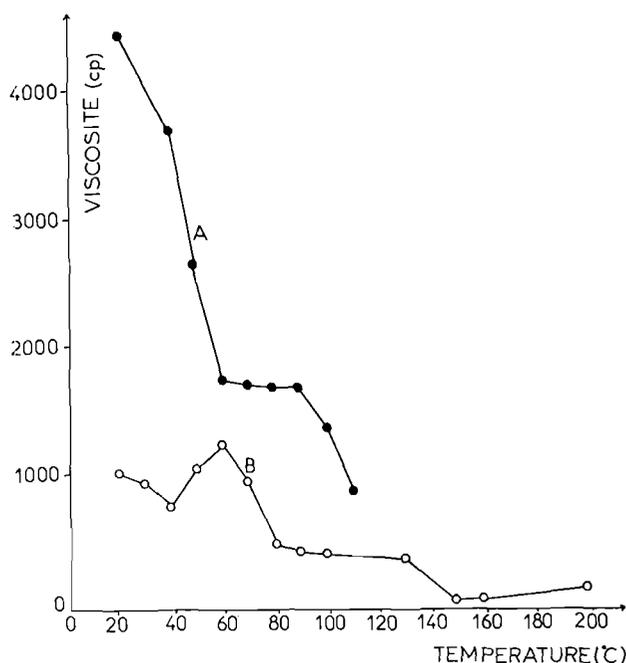


FIG. 39. — Variation de la viscosité de l'alginate de sodium en fonction de la température utilisée pour le séchage des laminaires dans le cas d'un séchage sans ventilation (courbe B) et dans le cas d'un séchage avec ventilation (courbe A).

Le séchage à très haute température (600 à 800°C) appliqué pendant un temps très bref. Ce type de séchage appelé « flash drying » peut remplacer avantageusement le séchage sur la dune puisque, dans un intervalle de conditions que nous avons déterminées (tabl. 4) (température à l'entrée du four : 800°C ; à la sortie 190°C ; teneur en eau des thalles à la sortie jamais inférieure à 25 %), il respecte autant, sinon mieux, que le séchage sur la dune les qualités des laminaires, puisqu'il est d'un prix de revient abordable et puisqu'il permet le traitement d'un important tonnage d'algues. C'est à notre avis le seul qui puisse faire face à une augmentation de la récolte et qui stimulerait celle-ci en allégeant considérablement le travail à terre des géomonières.

Des études sont d'ailleurs actuellement en cours pour tenter d'abaisser encore le prix de revient du « flash drying » et d'augmenter son rendement par une série de traitements préliminaires, auxquels sont soumises les algues.

### Conclusion.

A la lumière des résultats précédents, on peut évaluer la richesse en algine de nos populations par rapport à celle des peuplements vivant sous des latitudes plus nordiques. La teneur en acide alginique sur les côtes françaises correspond, même si les variations saisonnières ne sont pas strictement identiques, à celle qu'on rencontre sur les rives anglaises et écossaises; elle reste cependant en dessous

des taux notés en Norvège et en Islande. Parallèlement, le degré de polymérisation de notre algine est pratiquement égal à celui de l'algine britannique mais tout en étant plus faible que celui atteint par les laminaires norvégiennes qui parviennent à produire à l'âge de 3 ans, un alginat de sodium donnant à la dilution 1 % une viscosité de 8 000 à 8 500 cp.

Comparons maintenant nos populations entre elles. Il y a, nous l'avons vu, des différences notables de 2 à 7 % dans la teneur entre les thalles normands et bretons en faveur de ces derniers, mais la qualité de l'acide alginique est strictement identique.

## CONCLUSION GENERALE

Voici, résumés en quelques lignes, les résultats des travaux effectués de 1965 à 1970 sur *Laminaria digitata*. Il nous ont permis :

d'une part, de confirmer, de discuter, d'interpréter différemment aussi parfois, certains aspects déjà connus de la biologie de l'algue,

d'autre part, de mettre en évidence un certain nombre de données nouvelles dont l'importance découle du rôle capital que joue cette espèce sur le plan économique.

Nous avons en effet suivi, mois par mois, pendant presque 4 années consécutives, le développement de nombreux thalles marqués et montré qu'il n'y a qu'une seule période de croissance par an. A mesure que l'algue vieillit, cette période devient de plus en plus étendue alors que l'activité méristématique correspondante est de plus en plus réduite. C'est donc au cours de la troisième année, caractérisée par une production tissulaire encore importante et une phase active déjà étendue, que la lame acquiert les plus grandes dimensions et que la fronde fournit la plus grande quantité de tissu.

Des recherches identiques ont été entreprises sur une population « profonde », c'est-à-dire n'émergeant jamais. Le marquage et la mesure au centimètre près de thalles vivant par 4 m de fond, le prélèvement mensuel, quelles que soient les conditions climatiques, d'un grand nombre d'échantillons pour les études biométriques, posèrent de nombreux problèmes techniques que seuls l'obstination et le courage de nos plongeurs sous-marins permirent de surmonter. Nous avons ainsi appris que les populations « profondes » présentent une nette répartition en classes modales en rapport avec l'âge, et suivi à travers des histogrammes le devenir tout au long de l'année de ces différentes classes. La variation de la croissance des *Laminaria digitata* de « profondeur » correspond, à quelques détails près, au processus mis en évidence sur la rive mais, quantitativement, on note d'importantes différences puisque l'accroissement, quel que soit le paramètre considéré, dépasse de beaucoup celui mesuré à la même période en surface. Les peuplements toujours immergés peuvent donc fournir une quantité de tissu plus élevée que celle donnée par les peuplements littoraux et il serait souhaitable que leur exploitation soit assurée.

Nous avons d'ailleurs essayé de déterminer quelles étaient les causes des inégalités de développement entre les populations de « rive » et de « profondeur », ce qui nous a conduit à étudier l'influence des conditions de milieu tels que la température, l'éclairement et la composition spectrale de la lumière dont certaines radiations étaient considérées à tort comme freinant la croissance sur des cultures de *Laminaria digitata* obtenues en milieu artificiel à partir de spores. Plus que les autres facteurs, l'éclairement a paru avoir une influence capitale sur la germination des spores, le développement du prothalle et la croissance des plantules car, suivant son intensité et le moment où on l'applique, il joue incontestablement un rôle d'inhibiteur ou d'activateur du développement.

L'étude de l'activité méristématique nous a conduit à nous intéresser aussi au phénomène de régénération, propriété que possède l'algue de reconstituer sa lame si cette dernière est sectionnée sans que soit lésée la zone stipofrondale. Il est apparu clairement que ce phénomène est plus qu'une simple croissance puisque la coupe correcte de la lame permet la régénération parfaite dans un délai de 6 à 10 mois, à la suite d'un allongement mensuel plus important que dans le cas d'une croissance normale. Le sectionnement stimule donc l'activité méristématique : on comprend l'importance que pourrait avoir un tel mode de récolte pour accélérer le repeuplement des champs de la zone intertidale exploités chaque année. Aussi, cette recherche fut-elle poursuivie jusqu'à la connaissance des périodes optimales

de récolte dans le cas de la coupe permettant la régénération. Nous avons aussi déterminé comment s'effectue cette régénération suivant l'âge des thalles et montré qu'elle peut affecter les frondes dès leur première année mais qu'elle n'est plus possible après la quatrième.

La récolte par coupe sur la lame de façon à permettre la régénération n'est cependant pas conseillée pour l'exploitation des populations « profondes » dont la densité est généralement élevée. Il est préférable, dans ce cas, pour des raisons tant biologiques que techniques, d'utiliser la coupe sur le stipe ou l'arrachage. Ces deux modes ont exactement le même effet sur les peuplements puisque deux zones exploitées, l'une par coupe sur le stipe, l'autre par arrachage, se reconstituent de la même façon et à la même vitesse, exigeant un délai d'environ 18 mois pour redevenir exploitables.

Une grande partie de ce travail a été consacrée aux recherches sur l'acide alginique car aucune étude de cette substance n'avait été faite sur nos côtes alors que l'algine y est un produit abondamment exploité.

La teneur en acide alginique varie considérablement pour une même algue suivant la partie utilisée : maximale au niveau de la zone de croissance, elle diminue à mesure qu'on s'en éloigne. Elle est très basse dans la zone reproductrice si bien que les thalles fertiles ont toujours une teneur moyenne inférieure à celle des échantillons stériles.

La teneur varie aussi au cours de la vie de l'algue ; elle est, pour un même moment, d'autant plus faible que la fronde est âgée. C'est durant la troisième année que *Laminaria digitata* peut donner le plus d'acide alginique puisque le taux d'algine reste important pendant une période relativement étendue. Cette troisième année apparaît donc sous tous les points de vue (richesse en algine et quantité de tissu) comme la meilleure année pour la récolte.

Compte tenu des indications précédentes, il a été possible de comparer la teneur en algine en différents points de nos côtes de la Manche et à différents niveaux, et de constater que les populations bretonnes sont plus riches que les normandes et que les peuplements vivant par 4 m de fond contiennent plus d'acide alginique que ceux de la surface.

Enfin, pour mieux connaître la nature et la qualité de l'algine extraite de nos laminaires, nous avons essayé d'obtenir des précisions sur son degré de polymérisation en étudiant un des caractères directement en rapport avec ce dernier : la viscosité de la solution d'alginate de sodium à 1 %. Cette viscosité est d'autant plus élevée que le nombre de monomères composant la molécule d'algine est plus important. Elle évolue considérablement au cours de l'année (maximale en hiver, minimale à la fin de l'été) et au cours de la vie des thalles, les algues donnant un produit de moins en moins polymérisé à mesure qu'elles vieillissent ; ce sont donc les plus jeunes qui fournissent l'acide alginique ayant le plus haut degré de polymérisation.

Nous avons voulu, en bref, faire mieux connaître l'espèce *Laminaria digitata*. Il nous a semblé, en effet, que les difficultés auxquelles se heurte actuellement l'exploitation des algues résultent le plus souvent du manque d'informations sur la biologie des espèces utilisées.

Cette méconnaissance conduit nécessairement à une activité empirique, hésitante, incertaine et, en fin de compte, au découragement. C'est le mal dont souffre notre exploitation des laminaires. Nous avons pourtant la conviction que la situation n'est pas aussi grave que certains veulent bien le faire croire. Nous pensons, au contraire, (les études précédemment exposées en sont la preuve), que cette profession a en main tous les atouts indispensables à un grand développement. En effet, l'acide alginique de nos côtes est d'une qualité permettant l'écoulement facile sur le marché tant national que mondial. Cette qualité peut encore être accrue par une amélioration de la conservation et du stockage des algues, par une récolte effectuée aux moments les plus propices. En outre, l'extraction à partir de *Laminaria digitata* demande moins d'opérations que celle à partir de *Laminaria hyperborea*, ce qui permet l'obtention d'un produit peu coûteux donc très compétitif. Nos usines pourraient traiter 3 à 4 fois plus de thalles qu'elles ne le font actuellement. Or la récolte peut être multipliée par 3 à condition qu'elle sache rester rationnelle et qu'elle utilise tour à tour tous les champs quelle que soit la profondeur à laquelle ils se trouvent. Ce travail a montré, en effet, qu'étant donné les possibilités méristématiques et reproductrices de *Laminaria digitata*, il n'y aurait aucun danger de dépeuplement. Bien au contraire, nos populations de laminaires en seraient plus luxuriantes.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSEN (E.), 1956. — On detection of alginic acid in tissues by means of birefringence. — *II Int. Seaweed Symp.*, p. 119-124.
- ARCHANGELI (G.), 1890. — La *Laminaria digitata* del Mediterraneo. — *Atti. Soc. Tosc. Sci. nat.*, 7, p. 178.
- ATBURY (W.T.), 1945. — Structure of alginic acid. — *Nature*, 155, p. 667-668.
- AXT MARCHANT (P.), 1969. — Effect of seaweed extracts on the growth of some plants. — *An. Fac. Quim. Farm. Chile*, 18, p. 153-170.
- BAARDSETH (E.), 1965. — Localisation and structure of alginate gels. — *V. Int. Seaweed Symp. Halifax*, p. 19-28.
- 1968. — Synopsis of biological data on *Ascophyllum nodosum* (L.) LE JOLIS. — *VI Int. Seaweed Symp.*, Santiago de Compostelle, published by the Food and Agriculture organization of the United Nations.
- BARRY (V.) et DILLON (T.), 1936. — The preparation of alginic acid and its constitution. — *Scient. Proc. R.D.S.*, 21, p. 285-287.
- BERNAL (R.), 1965. — El empleo de las fotografías aéreas en los levantamientos cartograficos de los recursos algológicos. — *Cons. int. Explor. Oc.*, 8 (5), p. 102-112.
- BILLY (C.), 1966. — Etude sur l'algino lyse bactérienne en milieu marin. — *An. Inst. Pasteur*, 4, p. 591-602.
- BIRD (G.) et HORAS (E.), 1931. — Nature of the cell wall constituents of *Laminaria* species. — *Biochem. J.*, 25, p. 403-411.
- BLACK (W.A.P.), 1948. — The seasonal variation in chemical constitution of some common British Laminariales. — *Nature*, Londres, 161, p. 174-177.
- 1948. — The seasonal variation in chemical constitution of some of the sublittoral seaweeds common to Scotland. Part I. *Laminaria cloustoni*. Part II. *Laminaria digitata*. Part III. *Laminaria saccharina* and *Sacchariza bulbosa*. — *J. Soc. Chem. Ind.*, Londres, 67, p. 165-168, 169-170, 172-176.
- 1949. — The seasonal variation in chemical constitution of some of the littoral seaweeds common to Scotland. Part I. *Ascophyllum nodosum*. — *Ibid.*, 52, p. 47-52.
- 1949. — Correlation of some of the physical and chemical properties of sea with the chemical constituents of the algae. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, 28, p. 673-699.
- 1950. — Effect of the depth of immersion on chemical constitution of some of the sublittoral seaweeds common to Scotland. — *J. Soc. Chem. Ind.*, Londres, p. 161-165.
- 1950. — The seasonal variation in cellulose content of the common scottish Laminariaceae and Fucoaceae. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, p. 379-386.
- 1955. — The preservation of seaweed by ensiling and bactericides. — *J. Sci. Food Agric.*, 6, p. 14-23.
- BLACK (W.A.P.), CORNHILL (W.J.) et DEWAR (E.T.), 1952. — Viscosity of alginate solutions. — *J. Sci. Food Agric.*, 3, p. 542.
- BLACK (W.A.P.), DEWAR (E.T.) et WOODWARD (F.N.), 1951. — Manufacture of algal chemicals. II. Laboratory-scale isolation of mannitol from brown marine algae. — *J. Appl. Chem.*, 1 (9), p. 414-424.
- BOOTH (E.), 1956. — A method of drying seaweed using a stream-heated dryer. — *J. Sci. Food Agric.*, 7, p. 705-710.
- 1969. — The manufacture and properties of liquid seaweed extracts. — *Proc. Intern. Seaweed Symp.*, Santiago de Compostelle, p. 655-662.
- BROWN (D.) et TREGILNA (E.), 1967. — Inhibition of respiration during photosynthesis by some algae. — *Can. J. Bot.*, 45, p. 1135-1143.
- BURROWS (E.), 1961. — Experimental ecology with particular reference to the ecology of *Laminaria saccharina* (L.) LAMOUROUX. — *Univers. Toronto Press.*, 2, p. 187-189.
- 1964. — An experimental assessment of some of the characters used for the specific delimitation in the genus *Laminaria*. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, 44, p. 137-143.
- CAMERON (H.), 1950. — The use of aerial photography in seaweed survey. — *Photogrammetric eng.*, p. 493-501.
- CAMERON (C.), ROSS (G.) et PERCEVAL (V.), 1938. — Methods for the routine estimation of mannitol, alginic acid and combined fucose in seaweeds. — *J.S.C.I.*, 67, p. 161-164.
- CARAES (A.), 1970. — Le mannitol dans les phéophycées et son extraction industrielle. — *VI Int. Seaweed Symp.*, Santiago de Compostelle, p. 663-669.
- CARLSON (D.) et MATHEYS (L.), 1966. — Polyuronic acid produced by *Pseudomonas aeruginosa*. — *Biochemistry N.Y.*, 5, p. 2817.
- CHAPMAN (J.), 1944. — Methods for surveying *Laminaria* beds. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, 26, p. 37-60.
- 1950. — Seaweed and their uses. — *Methuen and Co., Ltd*, Londres.
- COSSON (J.), 1965. — Etude d'une population de *Laminaria digitata* LAMOUROUX (biométrie, croissance, régénération). — *Bull. Soc. Lin., Normandie*, 10 (8), p. 247-281.
- 1961. — Sur un nouveau procédé de cartographie des algues marines. — *C.R. Congr. Int. Alg. mar.*, Biarritz, p. 176-178.
- DAVIS (W.), 1950. — Algin from *Sargassum*. — *Science*, 111 (10), p. 150.

- DAVY DE VIRVILLE (E.), 1938. — Observations sur la flore marine des côtes du Cotentin. — *Bull. Lab. marit. Dinard*, **19**, p. 12-25.
- 1956. — Sur quelques problèmes posés par la photographie en couleur des algues marines. — *Soc. Phycol. France*, **2**, p. 9-10.
- DELAGE (Y.), 1913. — La question du goémon de fond. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, **267**, 7 p.
- DELEPINE (R.), GOUBERN (M.) et HUBERT (M.), 1970. — Premières données sur la teneur en acide alginique des *Durvillea* dans les îles australes françaises (Océan Indien). — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **270**, p. 59-62.
- DENTICE DE ACCADIA (E.), 1967. — The large scale culture of algae. — *An. Inst. Super. Sanilâ*, **3**, p. 652-660.
- DILLON (T.), KRISTENSEN (K.) et HEOCHDHA (C.), 1952. — The seed mucilage of *Ascophyllum nodosum*. — *Proc. R.I.A.*, **55** (B), p. 189-194.
- DION (M.) et NIGON (V.), 1967. — Influence de la lumière sur la formation de chlorophylle et sur la multiplication cellulaire chez les populations étioilées d'*Euglena gracilis*. — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **265**, p. 481-484.
- DIZERBO (A.R.), 1952. — Quelques aspects de la végétation marine d'Ouessant. — *Bull. Soc. Ouest France*, **10** (2), p. 2-5.
- DONNAN (G.) et ROSE (R.), 1950. — Osmotic pressure, molecular weight and viscosity of sodium alginates. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **18**, p. 105-113.
- DRACH (P.), 1948. — Premières recherches en scaphandre autonome sur les peuplements des faciès rocheux de la zone littorale profonde. — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **230**, p. 38-42.
- 1961. — Le peuplement des fonds rocheux en zone littorale profonde. — *Année Biol.*, **27** (7), p. 271-279.
- DREW (G.), 1910. — The reproduction and early development of *Laminaria digitata* and *L. saccharina*. — *Ann. Bot.*, Londres, **24**, p. 177-185.
- DRUEHL (L.D.) et HSIAO (S.), 1969. — Axenic cultures of laminariales in defined media. — *Phycologia*, **8** (1), p. 47-49.
- DRUMMOND (D.), HIRST (E.) et PERCIVAL (L.), 1958. — The presence of L guluronic acid residues in alginic acid hydrolysis. — *J. Soc. Chem. Ind.*, Londres, **27**, p. 1088-1092.
- DRUMMOND (D.), PERCIVAL (E.) et HIRST (E.), 1962. — The constitution of alginic acid. — *J. Chem. Soc.*, p. 1208-1214.
- ERNST (J.), 1955. — Sur la végétation sous-marine de la Manche après observation en scaphandre autonome. — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **241**, p. 1066-1067.
- 1966. — Données quantitatives au sujet de la répartition verticale des laminaires sur les côtes nord de la Bretagne. — *Ibid.*, **262**, p. 2715-2717.
- EVANS (L.), 1965. — Cytological studies in laminariales. — *Ann. Bot.*, Londres, **29** (116), p. 541-562.
- FALLIS (A.), 1916. — Growth of some laminariaceae. — *Puget Sound Biol. Stat.*, **8**, p. 137-155.
- FELDMANN (J.), 1934. — Les laminariacées de la Méditerranée et leur répartition géographique. — *Bull. Sta. Aquic. Pêches Castiglione*, **2**.
- FLOC'H (J.Y.), 1961. — Cartographie de la végétation marine et observations écologiques dans l'archipel de Molène. — Thèse de Troisième Cycle, *Univ. Sci. Rennes*, série C, n° d'ordre : 365.
- FISCHER-PIETTE (E.), 1936. — Etude sur la biogéographie intercotidale des deux rives de la Manche. — *J. Lin. Soc. zool.*, **11**, p. 181-182.
- FREI (E.) et PRESTON (R.), 1961. — Variants in structural polysaccharides of algal cell walls. — *Nature*, Londres, **192**, p. 939-47.
- 1962. — Configuration of alginic acid in marine brown algae. — *Ibid.*, **196**, p. 130-137.
- FREUNDLER (M.P.) et MÉNAGER (Y.), 1922. — Recherches sur la variation de l'iode chez les principales laminaires des côtes bretonnes. — *Off. Sci. Techn. Pêches marit.*, **42**, 24 p.
- FREUNDLER (M.P.), MÉNAGER (Y.), LAURENT (Y.) et LELIÈVRE (J.), 1925. — Recherches sur les transformations de l'iode des *Laminaria flexicaulis*. — *Off. Sci. Techn. Pêches marit.*, **41**, 54 p.
- FRITSCH (F.), 1945. — The structure and reproduction of Algae. — *Camb. Univ. Press*.
- GARDNER (R.) et MITCHELL (J.), 1953. — Through-circulation drying of *Laminaria cloustoni* stipe. — *J. Sci. Food Agric.*, **3**, p. 113-129.
- 1953. — Through-circulation drying of seaweed. I) *Laminaria cloustoni* frond. — *Ibid.*, **5**, p. 237-245.
- 1953. — Through-circulation drying of seaweed. III) *Laminaria digitata* frond and stipe; *L. saccharina* frond. — *Ibid.*, **8**, p. 364-373.
- 1954. — Through-circulation drying of seaweed. IV) a graphical design method for continuous multistage driers. — *Ibid.*, **5**, p. 481-485.
- 1956. — A study of seaweed drying. — *II Int. seaweed Symp. Trondheim*, p. 63-81.
- GAYRAL (P.), 1966. — Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). — *DOUIN*, Paris, 600 p.
- GORIN (A.) et SPENCER (T.), 1966. — Exocellular alginic acid from *Azotobacter vinelandii*. — *J. Chem.*, Canada, **44**, p. 993-998.
- HAMEL (G.), 1938. — Phéophycées de France. — *Rev. Alg.*, **4**, p. 241-336.
- HANDA (N.) et NISIZAWA (K.), 1961. — Structural investigation of laminarin isolated from *Eisenia bicyclis*. — *Nature*, Londres, **192**, p. 1708-1713.
- HARRIES (R.), 1932. — An investigation by cultural methods of some of the factors influencing the development of the gametophytes and early stages of the sporophytes of *Laminaria digitata*, *L. saccharina*, *L. cloustoni*. — *Ann. Bot.*, **34**, p. 893-918.

- HARRISON (J.), McNEIL (K.) et JANICA (A.), 1966. — The effects of sodium alginate on the absorption of strontium and calcium in human subjects. — *Can. med. Ass. J.*, **95** (3), p. 532-534.
- HAUG (A.), 1959. — Fractionation of alginic acid. — *Acta Chem. Scand.*, **13** (3), p. 601-603.
- HAUG (A.) et JENSEN (A.), 1956. — A seasonal variation in chemical composition of *Laminaria digitata* from different parts of the Norwegian coast. — *Int. seaweed Symp., II Trondheim*, p. 10-15.
- HAUG (A.) et LARSEN (B.), 1960. — The distribution of iodine and other constituents in the stipe of *Laminaria hyperborea* (GUNN.) Foslie. — *Bot. mar.*, **2** (3), p. 251-254.
- 1961. — Study on the composition and properties of alginates. — *IV Int. Seaweed Symp.*, Biarritz, p. 331.
- 1962. — A study on the constitution of alginic acid by partial hydrolysis. — *V Int. seaweed Symp.*, Halifax, p. 271-277.
- 1962. — Quantitative détermination of uronic acid composition of alginates. — *Acta Chem. Scand.*, **16**, p. 1908-1918.
- 1963. — The solubility of alginates at low pH. — *Ibid.*, **17**, p. 1653-1655.
- HAUG (A.), LARSEN (B.) et SMIDSRØD (O.), 1963. — The degradation of alginates at different pH values. — *Acta Chem. Scand.*, **17** (5), p. 1466-1468.
- HAUG (A.) et SMIDSRØD (O.), 1962. — Determination of the intrinsic viscosity of alginates. — *Acta Chem. Scand.*, **16** (7), p. 1569-1573.
- HELLEBLIST (A.) et HAUG (A.), 1970. — Alginic acid synthesis in *Laminaria digitata* (L.) LAMOUR. — *VI Int. seaweed Symp.*, Santiago de Compostelle, p. 463-471.
- HIRST (L.), PERCIVAL (E.) et WOLD (J.), 1963. — Structural studies of alginic acid. — *Chem. Ind.*, **9**, p. 257.
- 1964. — Partial hydrolysis of alginic acid. — *J. Chem. Soc.*, **3**, p. 1193-1196.
- HIRST (E.) et REES (O.), 1965. — On the 1-4 linkage in alginic acid. — *J. Chem. Soc.*, **5**, p. 1182-1184.
- HOFFMANN (C.), ANDERSEN (G.) et MEERESFORSCH (K.), 1955. — Xylan residues in hydrolysed alginic acid. — *J. Chem. Soc.*, **11**, p. 149-162.
- JOUBIN (L.), 1909. — Recherches sur la distribution géographique des végétaux marins dans la région de Roscoff. — *Bull. Inst. Océanogr.*, Monaco, **1** (1), p. 1-17.
- KAIN (J.M.), 1963. — Aspect of the biology of *Laminaria hyperborea*. I. Vertical distribution. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **42**, p. 377-385.
- 1963. — Aspect of the biology of *Laminaria hyperborea*. II. Age, weight and length. — *Ibid.*, **43**, p. 129-151.
- 1964. — Aspect of the biology of *Laminaria hyperborea*. III. Survival and growth of gametophytes. — *Ibid.*, **44**, p. 415-433.
- 1965. — Aspect of the biology of *Laminaria hyperborea*. IV. Growth of early sporophytes. — *Ibid.*, **45**, p. 129-143.
- KAJINA (Y.), 1956. — Study in preparation and purification of alginic acid by electro dialysis. — *Bull. jap. Soc. sci. Fish.*, **21** (12), p. 1253-1256.
- KANDA (T.), 1938. — On the gametophytes of some Japanese species of Laminariales. — *Sci. Rep. Inst. Algal. Res. Fac. Sci.*, Hokkaido imp. Univ., **2**, p. 155-193.
- LARSEN (B.) et HAUG (A.), 1961. — Distribution of Iodine and other constituents in stipe of *Laminaria hyperborea* (GUNN.) Foslie. — *Bot. Mar.*, **2**, p. 250-255.
- 1961. — Separation of uronic acid an anion exchange columns. — *Acta Chem. Scand.*, **15**, p. 1357-1367.
- LEMOINE (P.), 1923. — Quelques expériences sur la croissance des algues marines de Roscoff. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, p. 272-277.
- LINKER (A.) et JONES (R.), 1966. — A new polysaccharide resembling alginic acid from *Pseudomonas*. — *J. Biol. Chem.*, **241**, p. 3845-3846.
- LUTTERINGER (E.), 1966. — Utilisation of Seaweed fertilisers. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, **1** (1), p. 188-302.
- MAC CREADY (H.), SWENSON (I.) et MACLAY (W.), 1958. — Viscosity of sodium alginate. — *Ind. Ing. Chem.*, **18** (5), p. 290-291.
- MAC FARLANE (C.), 1951. — A survey of certain seaweeds of commercial importance in Southwest Nova Scotia. — *Can. J. Bot.*, **30**, p. 78-97.
- MASSONI (R.), 1960. — Alginic acid of *Laminaria* of Brittany coast. — *C.N.R.S. Coll. Int.*, Paris, **103**, p. 241-245.
- MAZZA (A.), 1901. — La *Laminaria rodriguesii* BORN. nel Mediterraneo. — *Nuova Natarisia*, p. 1-16.
- MERRIT (J.), 1960. — Drying of seaweeds and other plants. II. Through-circulation drying of *Laminaria longicuris*. — *J. Sci. Food Agric.*, **11**, p. 600-602.
- 1960. — Drying of seaweeds and other plants. III. Through-circulation drying of *Zostera marina*. — *Ibid.*, **11**, p. 629-642.
- MERRIT (J.) et COSGROVE (E.), 1958. — The drying of seaweeds and other plants. I. Through-circulation drying of *Ascophyllum nodosum*. — *J. Sci. Food Agric.*, **9**, p. 300-308.
- MERRIT (J.), KATSUURA (K.) et YOUNG (G.), 1961. — The drying of seaweeds and other plants. IV. Through-circulation drying of *Chondrus crispus* in semi-continuous dryers. — *J. Sci. Food Agric.*, **12**, p. 718-724.
- NICHOLAS (D.) et FISHER (D.), 1960. — Nitrogen fixation in extracts of *Azotobacter vinelandii*. — *J. Sci. Food Agric.*, **11**, p. 600-603.
- OPPERMANS CASTILLO (N.), 1966. — Seaweeds and agriculture. — *Fac. Quim. Far. Univ. Chile*, **18**, p. 120-142.

- PARKE (M.), 1948. — Studies on some British Laminariaceae. I) Growth in *Laminaria saccharina*. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **27** (3), p. 651-709.
- PERCIVAL (V.) et ROSS (G.), 1948. — A colorimetric method for the estimation of alginic acid in seaweed specimens. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **67**, p. 421-423.
- 1951. — The constitution of laminarin. Part. II. The soluble laminarin in *Laminaria digitata*. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **27**, p. 236-239.
- PERES (J.M.), 1963. — Océanographie biologique et biologie marine. — *Press. Univ. France*, Paris, 2 tomes.
- 1967. — Les biocénoses benthiques dans le système phytal. — *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, **58** (42), p. 3-114.
- PERES (J.M.) et PICARD (J.), 1949. — Notes sommaires sur les peuplements sous-marins dans la région de Marseille. — *C.R. Soc. Biogéogr.*, **2**, p. 42-45.
- PRIMO (C.), 1955. — Variations in the chemical composition of spanish brown seaweeds. — *Int. Seaweed Symp., 2nd Trondheim*, p. 44.
- PROVASOLI (L.), MAC LAUGHLIN (W.) et DROOP (M.), 1957. — The development in artificial media for marine algae. — *Arch. Microbiol.*, **12** (3), p. 392-428.
- RABINOWITCH (E.), 1960. — Inhibition of photosynthese of some algae by extreme red light. — *Science*, **192**, p. 422.
- RIBIER (J.), 1969. — Différenciation des tissus chez *Laminaria digitata*, *L. saccharina*, *L. hyperborea*. — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **269**, D. p. 2335-2337.
- 1970. — Bourgeonnement au niveau des cellules corticales internes et médullaires de *Laminaria saccharina*, *L. digitata*, *L. hyperborea*. — *Ibid.*, **270**, D. p. 306-309.
- RINCK (E.) et BROUARDEL (J.), 1949. — L'iode chez *Laminaria flexicaulis* et les prétendues mutations de cet élément. — *Bull. Inst. oceanogr.*, Monaco, **959**, nov., 48 p.
- SAUVAGEAU (C.), 1915. — Sur le développement et la biologie d'une laminaire (*Sacchoriza bulbosa*). — *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **160**, p. 445-458.
- 1918. — Recherches sur les laminaires des côtes de France. — *Mem. Acad. Sci.*, Paris, **1** (56), p. 1-240.
- SEGI (T.) et KIDA (W.), 1958. — Studies on the development of *Undaria undaoides* (Yendo) Okamura. II) on the development of the sporophytes and influence of light on it. — *Rep. Fac. Fish. pref. Univ. Mie*, **3**, p. 236-46.
- SCHULZEN (H.), 1964. — Method for the estimation of alginates in admixture with others colloids. — *Textil. Praxis*, **19** (1), p. 67-70.
- SCHWEIGER (R.), 1964. — Complexes of alginic acid with metallic ions. — *Kolloidz Schr.*, **196**, p. 47-53.
- SKORINA (S.) et TANAKA (Y.), 1970. — Biological activity of fractionation products of brown marine algae. *VI Int. Seaweed symp.*, Santiago de Compostelle, p. 737-746.
- STANFORD (E.), 1883. — On algin : a new substance obtained from some of the common species of marine algae. — *Chem. News*, **47**, p. 254-257 et 267-268.
- STEWART (W.) et LUCAS (H.), 1940. — Oxydation of alginic acid by periodic acid. — *J. Am. Chem. Soc.*, **64**, p. 1792-1796.
- STEWART (C.), HIGGINS (H.) et AUSTIN (S.), 1961. — Seasonal variation in alginic acid, mannitol, laminarin and fucoidin in brown alga, *Eklonia radiata*. — *Nature*, Londres, **192**, p. 1208-1216.
- SUDÈNE (O.), 1961. — Growth in sea of *Laminaria digitata* sporophytes from cultures. — *Nytt. Mag. Bot.*, **9**, p. 5-24.
- TRIFFITT (J.), 1968. — Blinding of calcium and strontium by alginates. *Nature*, Londres, **217** (3), p. 457-458.
- VILLEGAS (J.), 1961. — Variation estacional del contenido en acido alginico en la *Laminaria ochroleuca*. — *Bol. Inst. esp. Oceanogr.*, **98**, p. 1-8.
- 1966. — El alginato de sodio. Su preparacion a partir de algas espanolas. — *Ibid.*, n° **123**.
- VINCENT (D.), 1956. — The preparation of sodium alginate from rock-weeds. — *Can. J. Techn.*, **34**, p. 220-226.
- VINCENT (D.), GORING (D.) et GORDON (Y.), 1955. — Alginic acid. — *J. Appl. Chem.* Londres, **5**, p. 374.
- 1955. — A comparison of the properties of various preparation of sodium alginate. — *Ibid.*, **5**, p. 374-378.
- WAKSMAN (S.), CAREY (C.) et ALLEN (M.), 1934. — Bacterial decomposing alginic acid. — *J. Bacteriol.*, **28**, p. 213-220.
- WALDRON (E.), 1964. — Studies in inhibition of intestinal absorption of radioactive strontium. — *Canad. Med. Ass. J.*, **91** (4), p. 1006-1010.
- WALKER (F.), 1947. — Sublittoral seaweed survey. — *J. Ecol.*, **35**, p. 166-185.
- 1948. — Sublittoral survey : relationship of algal growth and depth. — *Nature*, Londres, **4101** (19), p. 977-978.
- 1950. — Sublittoral survey of Orkney islands. — *J. Ecol.*, **38**, p. 139-165.
- 1952. — Sublittoral seaweed survey, Dunbar-fast Castle. — *Ibid.*, **40**, p. 74-83.
- 1954. — Distribution of Laminariaceae around Scotland. — *Nature*, Londres, **173**, p. 766-783.
- WALKER (F.), 1954. — The Laminariaceae of N. Shapinsay; changes from 1947-1953. — *Ann. Bot.*, **13**, p. 237-242.
- WALKER (F.) et RICHARDSON (F.), 1955. — An biological Investigation of *Laminaria cloustoni* Edm. (*L. hyperborea* Foslies) around Scotland. — *J. Ecol.*, **43**, p. 26-38.
- WASSERMAN (A.), 1949. — Cation adsorption by brown algae : the mode of occurrence of alginic acid. — *Ann Bot.*, **13**, p. 79-88.
- WILLIAMS (G.), 1949. — Growth regulating substances in *Laminaria agardhii*. — *Science*, **110** (12), p. 169.
- YAMADA (Y.), 1967. — Sur la culture de quelques algues sur les fonds de sable ou de vase au japon. — *CNRS, Coll. Int.*, Dinard, p. 251-261.