

Découvrez les publications récentes de l'Ifremer dans le [catalogue en ligne](#) du service des éditions.
Découvrez également un ensemble de documents accessibles gratuitement dans [Archimer](#)

La culture des algues marines dans le monde

René Perez

Raymond KAAS, François CAMPELLO
Suzanne ARBAULT, Olivier BARBAROUX
Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer

préface de
Paulette Cayral
*professeur émérite
de l'Université de Caen*

1992



à
Jean FURNESTIN
et
Jean DUGOUJON

Photo de couverture – La récolte d'*Eucheuma alvarezii* (archipel des Sulu, Philippines).
L'ouvrier protégé de la réverbération par une cagoule travaille en apnée. Il remplit son sac en moins d'une minute et remonte en surface pour le verser dans une barque ou dans une cage flottante, puis il replonge, et ainsi pendant 3 à 4 h.

L'ouvrage

**LA CULTURE DES ALGUES MARINES
DANS LE MONDE**

a été réalisé à

L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE POUR L'EXPLOITATION DE LA MER
(IFREMER)

par

René PEREZ

Raymond KAAS, François CAMPELLO
Suzanne ARBAULT, Olivier BARBAROUX

*du laboratoire de phyoculture
du centre de Nantes*

avec l'appui financier

DU GROUPEMENT D'INTÉRÊT ÉCONOMIQUE « RESSOURCES AQUACOLES »
DE L'IFREMER

et de

LA SOCIÉTÉ AQUACOLE D'OUESSANT

Graphiques et schémas sont l'œuvre de Louis Giboire du SISMER
(Système d'informations scientifiques pour la mer)

Le traitement de texte a été effectué par Pascale Audouard et Sylvie Nouhant

Les photographies sont de Olivier Barbaroux

Service de la Documentation et des Publications (SDP)
IFREMER – Centre de Brest
BP 70 – 29280 PLOUZANE
Tél. 98.22.40.13 – Fax 98.22.45.45

ISBN 2-905434-41-4

© Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer, Ifremer, 1992

PRÉFACE

par

Madame Paulette GAYRAL,
professeur émérite de l'Université de Caen.

Depuis quelques décennies, l'attention du grand public est de plus en plus fréquemment appelée par les médias sur les Algues, cet ensemble de végétaux très largement représenté dans toutes les formations aquatiques de notre planète.

Cependant, pour qui n'est pas familiarisé avec ces organismes et glane au fil du temps des informations conjoncturelles les concernant, celles-ci sont déconcertantes car porteuses de contradictions, au moins apparentes : les algues, en effet, sont présentées, tantôt comme des végétaux utiles, tantôt comme des végétaux gênants, voire indésirables.

Dans certaines circonstances, elles tiennent la vedette par leurs implications dans des perturbations parfois spectaculaires de tel ou tel milieu naturel. Dans d'autres circonstances, elles sont accusées d'élaborer des substances toxiques plus ou moins dommageables pour leurs prédateurs et qui, par concentration d'un maillon au suivant dans les chaînes alimentaires, peuvent atteindre un taux dangereux pour le dernier d'entre eux, c'est-à-dire l'Homme.

A côté de tels exemples qui sont à ranger dans la rubrique des nuisances, les grands moyens d'information sont aussi conduits, dans un souci de vulgarisation scientifique, à mettre l'accent sur le rôle fondamental des Algues dans le fonctionnement et l'équilibre de tout écosystème aquatique et, au-delà, de la biosphère tout entière.

C'est que, comme tous les végétaux chlorophylliens, elles pourvoient en oxygène et en molécules énergétiques les organismes hétérotrophes qui, ne disposant pas d'un arsenal pigmentaire, ont un métabolisme dépendant des produits élaborés par les premiers.

En plus de ce rôle bienfaisant au niveau systémique, il est devenu commun, à juste titre, de créditer les Algues d'une participation non négligeable aux activités économiques mondiales. Elles sont en effet une ressource alimentaire de première importance dans certains pays. Elles constituent également une matière première de laquelle l'industrie extrait des produits originaux, les phycocolloïdes, jusqu'ici irrem-

plaçables dans des secteurs aussi variés que l'agro-alimentaire, l'industrie des cosmétiques, l'industrie pharmaceutique, l'impression des textiles, la fabrication des peintures, des vernis, des papiers, des cartons et des électrodes de soudure.

A cette énumération non exhaustive, il convient d'ajouter, en raison de vertus thérapeutiques plus empiriquement que scientifiquement reconnues, l'apport des Algues au succès croissant des cures thermales ou de la thalassothérapie.

En résumé, il apparaît que le meilleur côtoie le pire dans l'univers des Algues, non seulement en raison de leur extrême diversité, mais aussi en raison de leur aptitude à répondre aux conditions du milieu jusqu'à une brusque prolifération qui peut être perçue dans certains cas comme une nuisance.

Le livre de René Pérez et ses collaborateurs, «La culture des algues marines dans le monde» met en évidence le meilleur. Les auteurs se sont en effet donné pour objectif de faire connaître les algues macroscopiques qui, par l'importance de leurs usages et l'extension corrélatrice de leur exploitation, ont conduit à la mise en œuvre d'une aquaculture assurant une production plus rationnelle, plus aisée, plus régulière et, en définitive, commercialement satisfaisante.

L'introduction rappelle les caractères fondamentaux qui différencient l'ensemble «Algues» de tous les autres groupes végétaux et souligne son hétérogénéité due à son appartenance à des lignées évolutives apparues dans les époques les plus anciennes de l'histoire de la vie. Passé cette introduction, le lecteur se trouve de plain-pied dans ce qui constitue le noyau de l'ouvrage, c'est-à-dire la description des méthodes selon lesquelles, aujourd'hui, sont conduites dans le monde les cultures d'un certain nombre d'algues marines ayant un intérêt économique.

Pour atteindre ce but, les auteurs auraient pu choisir une division de l'ouvrage en chapitres traitant chacun un type déterminé d'approche technologique.

Dans ce cas, une partie du livre eût été consacrée à la phycoculture basée sur la multiplication par simple bouturage réalisée en bassins ou sur des supports en mer.

Une autre partie eût alors concerné les cas des cultures fondées sur la reproduction sexuée; la méthode implique un parcours plus ou moins complexe de séquences successives dont certaines sont effectuées à terre dans des écloseries où les principaux facteurs de développement sont strictement contrôlés. Les jeunes plantes ainsi obtenues dans ces conditions sont, à un moment favorable bien défini à l'avance, transportées en mer et placées dans des lieux propices à leur développement.

On trouvera dans ce livre ces différents types de culture, mais, on l'a compris, par le biais d'une autre présentation. Très soucieux de s'éloigner au maximum des généralités dans ce domaine où chaque organisme en cause présente des caractéristiques et un comportement qui lui sont propres, les auteurs ont préféré exposer un à un le cas de chaque algue, objet d'une aquaculture.

Ainsi, cette manière de voir a-t-elle conduit le concepteur de l'ouvrage à le diviser en quatre parties dans lesquelles les espèces dont on analyse le mode de culture sont regroupées selon la finalité principale de la production recherchée. Une cinquième partie complète très utilement les quatre autres : elle passe en effet en revue tous les agresseurs connus des espèces étudiées, depuis les moins nuisibles comme les simples épiphytes, jusqu'aux plus dangereux comme les bactéries et les virus pathogènes. Pour tout un ensemble de raisons, les uns et les autres trouvent dans les

cultures des conditions plus favorables à leur développement que dans le milieu naturel. Le phycoculteur est donc contraint à les prendre en considération et à leur appliquer autant que possible des antidotes appropriés.

Mise à part la quatrième partie qui traite des algues directement utilisées pour l'alimentation humaine, les trois précédentes intitulées : « Culture des alginophytes », « Culture des carraghénophytes », « Culture des agarophytes », se rapportent à des algues désignées en fonction du produit qu'elles fournissent à savoir, respectivement, l'acide alginique, les carraghénanes, les agars, globalement appelés « phycocolloïdes » dont on a souligné plus haut les nombreux usages industriels.

Chacune de ces catégories de substances est étudiée en ce qui concerne sa composition, sa structure, ses propriétés, ses modes d'extraction, ses usages et la situation du marché mondial. Chaque espèce cultivée pour la production du phycocolloïde en question fait alors l'objet d'une identification sur le plan de sa position systématique, de sa répartition mondiale, d'une revue de ses principales caractéristiques biologiques et écologiques.

C'est seulement après cette indispensable connaissance du matériel vivant que l'utilisateur de l'ouvrage, souhaitant pratiquer la phycoculture en grandeur réelle, trouvera tous les renseignements sur les techniques culturales. Ces derniers ont été puisés par les auteurs non seulement dans le capital de documentation, mais surtout dans la richesse de leur expérience personnelle forgée au cours de nombreuses missions dans tous les pays du monde, notamment d'Extrême-Orient où, on le sait, la phycoculture est l'une des activités maritimes des plus florissantes.

Dans ce domaine de la description des protocoles mis à l'épreuve, les précisions fournies pourront paraître exagérées à certains lecteurs car elles se situent parfois au niveau du « tour de main ». Cependant, cette remarque, loin d'être péjorative, veut tout au contraire mettre l'accent sur les services immenses que l'ouvrage rendra à ceux qui, face à la nécessité de passer de la théorie à la pratique, pourront le faire en bénéficiant des acquis de l'équipe de rédaction.

Ses membres, en effet, au sein de leur organisme de tutelle, l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes d'abord, l'Ifremer ensuite à partir de 1984, se sont vu confier sur les algues des programmes de recherches à finalité appliquée parmi lesquels certains devaient conduire à des réalisations aquacoles ; à titre d'exemples, citons les travaux d'Olivier Barbaroux sur les *Eucheuma* en Guadeloupe, ceux de Raymond Kaas sur les *Porphyra* ou ceux plus récents de René Pérez, Olivier Barbaroux et Raymond Kaas sur la culture d'*Undaria* en Bretagne.

On voit par ce rapide survol du contenu de l'ouvrage que celui-ci apporte pour la première fois en France un précieux complément aux livres traitant des algues sur le plan fondamental et dans lesquels, dans le meilleur des cas, sont à peine évoquées les utilisations qui sont faites de ces végétaux ou des produits qui en dérivent.

Toutefois, il convient de souligner qu'au-delà d'un public bien armé au niveau des connaissances scientifiques, l'ouvrage sera d'une très grande utilité pour tous ceux que le développement de l'aquaculture intéresse et ce, pas seulement par curiosité intellectuelle, mais aussi par obligation ou désir d'entreprendre des opérations concrètes et rentables sur le terrain. C'est dire que l'ouvrage comble une lacune dans l'éventail des connaissances que doit souhaiter posséder un océanologue. C'est dire aussi qu'il sera un outil de travail indispensable à quiconque, à quelque niveau que

ce soit, du stagiaire au chef d'entreprise, est ou deviendra un praticien de la mariculture végétale.

Soulignons pour terminer que nous avons grand plaisir à saluer par cette préface la venue d'un ouvrage qui est le fruit d'un travail considérable accompli par une équipe soudée, convaincue, entraînant au fil des lignes la conviction du lecteur sur l'intérêt et l'avenir de la phycoculture dans le monde.

Notre satisfaction est d'autant plus grande que l'élément moteur du groupe, René Pérez, a fait à partir de 1965 ses premières armes de chercheur dans notre laboratoire d'Algologie Fondamentale et Appliquée à l'Université de Caen. Aiguillé vers nous par le regretté Jean Furnestin, alors directeur de l'I.S.T.P.M., il réalisa sous notre direction une thèse de doctorat d'État dont nous avons choisi le sujet avec l'objectif de défricher par des méthodes relevant de la biométrie, de la physiologie et de la chimie, les bases scientifiques indispensables à l'exploitation rationnelle et à la culture de l'algue brune *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux, l'une des espèces de nos côtes parmi les plus importantes du point de vue industriel. Par son sujet, cette thèse fut la première en France à avoir mis en œuvre des travaux fondamentaux visant à recueillir des résultats exploitables dans le domaine appliqué. Elle ouvrit la voie à un faisceau de recherches qui ont été poursuivies sur cette même laminaire tant au laboratoire de Caen par d'autres chercheurs qu'au laboratoire de l'I.S.T.P.M. à Nantes où René Pérez fut installé dès novembre 1970. À partir de cette date, ce dernier eut à mener à bien de nombreux et variés programmes sur les algues. Ayant pu s'entourer de collaborateurs compétents et motivés, il est actuellement le responsable de la phycoculture à l'Ifremer.

C'est donc au terme de vingt-cinq années en prise directe avec le monde des algues qu'il a pris l'heureuse initiative de réaliser le présent ouvrage avec la collaboration de Madame Suzanne Arbault pour l'étude sur l'agarophyte *Gracilaria verrucosa* et celle d'Olivier Barbaroux pour le chapitre sur les carraghénophytes du genre *Eucheuma*. Il a confié à François Campello, microbiologiste, ancien élève de l'Institut Pasteur, la synthèse sur les maladies des algues cultivées. Son plus proche collaborateur, Raymond Kaas, a accepté de rédiger le chapitre concernant la plus ancienne phycoculture du monde, celle des algues du genre *Porphyra*, fleuron sans cesse en évolution de la technologie japonaise puis coréenne, domaine dans lequel il a acquis une très grande expérience grâce aux nombreuses missions qu'il a effectuées aux pays du « Soleil levant » et des « Matins calmes ».

Grâce à l'insertion de deux cahiers de planches réunissant trente photographies en couleur prises dans différentes régions du monde et dues au talent de l'un des auteurs, Olivier Barbaroux, la phycoculture à visage humain vient rompre opportunément l'austérité d'un texte de 615 pages d'une grande densité, et en agrément la présentation.

Nous nous félicitons qu'un ouvrage de cette importance puisse voir le jour en France; aussi saisissons-nous l'occasion qui nous est offerte de rendre hommage au président-directeur-général de l'Ifremer, M. Pierre PAPON, pour avoir permis la réalisation de cette publication en lui attribuant les moyens matériels indispensables dont son établissement peut disposer en ce domaine.

Paulette GAYRAL
Professeur émérite,
Université de Caen.

AVANT-PROPOS

Les auteurs sont heureux de témoigner leur reconnaissance à tous ceux qui, par leurs informations, leurs conseils et leurs encouragements, ont permis la réalisation de cet ouvrage.

Ils tiennent à remercier tout particulièrement Mme le Professeur émérite P. GAYRAL qui leur a appris les bases fondamentales de la phycologie, ainsi que le Professeur J. COSSON de l'Université de Caen et R. DELÉPINE, Maître de Conférences à l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), qui, comme Mme P. GAYRAL, ont accepté de composer le comité de lecture.

Leurs remerciements vont également aux personnes dont les noms suivent.

– CANADA. Le Dr. J. D. PRINGLE, responsable de la division Invertébrés et Plantes Marines de l'Office des pêches canadien,

– CHILI. Le Dr. Barnabé SANTELICES, de la Faculté des Sciences Biologiques de l'Université Catholique du Chili, le Pr. R. WESTERMEIER, directeur de l'Institut de Botanique, Université Australe, à Valdivia, le Dr. Ivan GOMEZ, Assistant à l'Université Australe à Valdivia, M. H. ANDREAS DE LA CARRERA et M. H. PINO, directeur et directeur-adjoint de la société Multiexport à Santiago, le Pr. Louis TAPIA, de l'Université d'Antofagasta,

– CHINE. Le Dr. Cen FENG, de la division Aquaculture du Ministère de l'Agriculture de Chine, le Pr. Chaoyuang WU, le Dr. Jun LI, et le Dr. Hang-Xiao HUANG, Academia Sinica, Institut d'Océanologie, Qingdao,

– CORÉE. M. Wook CHANG, directeur de la Central Fisheries Co., LTD, M. Hong James CHOI, directeur de la Sam Heung Susan Co., LTD et, à l'Agence nationale pour la Recherche et le Développement des Pêches, M. Ha Sung HWAN, directeur général, le Pr. Jong-Soo HUE, le Dr. Yong Gun GONG, le Dr. Dong Yeub LEE, le Dr. Byung Ha PARK, directeur du département Aquaculture, le Dr. Joo-Suc PARK, directeur du département d'Océanographie et des Ressources marines, le Dr. Kum Yul LEE, directeur régional, région de Wando,

– ESPAGNE. M. José Ravier LIEVAR, de la société Sobigel-Hispanagar, le Dr. Juan Manuel SALINAS, section Algues de l'Institut océanologique espagnol, Santander,

– ÉTATS-UNIS. Le Pr. W. J. NORTH, de l'Institut de Technologie de Pasadena, le Dr. MAC PEAK, dirigeant de Marine Biology, Kelco Company (MERCK), San Diégo, Californie, M. Rodolphe STREICHENBERGER, directeur de Marine Forests à Balboa Island, Californie,

– FRANCE. M. Michel FOLCHER et Jean-Paul BRAUD, Société Sanofi Bio Industries, M. DONDAIN, directeur de la société Iranex, M. Jobic LE GRILL, directeur de la Société bretonne des algues (SOBALG), M. Jean-Yves MOIGNE, directeur de la

Société aquacole d'Ouessant, Mme Annette ALFSEN, directeur de recherche au CNRS et M. MUCHEMBLED, de la société Pronatec,

– INDONÉSIE. M. The Ke HAN, exportateur d'algues, Bali, Denpasar, M. F. D. ALAMPAY, directeur de la division Business Development de la société Sinar Mas Group,

– JAPON. Le Dr. Hitoshi KITO, de l'Université des Pêches de Shimonoseki, le Dr. Masayoshi MATSUOKA, de la Station expérimentale des pêches de la préfecture de Tokushima, M. Fakaaki MATSUURA, directeur de la Matsuura Co. Ltd, le Pr. Masao OHNO, de l'université de Kochi, le Dr Tuyosi OOHUSA, directeur du laboratoire de recherches de la Yamamoto Nori, M. Tsutomu YOSHINO, responsable de la Coopérative de Tokushima, le Dr. Tadaharu WATANABE, responsable de l'Institut de recherches de la préfecture de Tokushima,

– MEXIQUE. Le Dr. José ZERTRUCHE GONZALES, sous-directeur académique de l'Université autonome de Basse-Californie, Institut des recherches océanologiques d'Ensenada, M. AGUIRRE, Import-Export d'algues à Ensenada,

– PHILIPPINES. M. et Mme Benson DAKAY, Président de la Shemberg Company, M. Xavier REUMAUX, société Agralex, Manille, M. Dennis VILLAREAL, président de la Vegoil Company, Manille, M. Exposito DUBLIN, exportateur d'algues à Cebu, le Pr. J. C. TRONO, Jr, de l'Institut des sciences marines, Université de Manille,

– THAÏLANDE. Le Pr. Foo Yan CHEN, National Inland Fisheries Institut, Bangkok, coordinateur de la section mariculture, réseau des Centres d'aquaculture de l'Asie (NACA),

– VIETNAM. Le Dr. Huynh Kuang NANG, Centre national de la recherche scientifique à Niatrang, le Dr. Linh Lob BARTON, import-export.

INTRODUCTION

Cet ouvrage qui tente de faire le point sur la culture des algues marines macroscopiques, est l'œuvre du *Laboratoire de Phycoculture* de l'Ifremer. À la création de l'Ifremer, en 1984, ce laboratoire a reçu pour mission de mener des recherches pour parvenir à cultiver les algues marines utilisées par l'homme, ou qui pourront l'être à court terme, et pour lesquelles la production naturelle ne parvient pas à satisfaire la demande.

COMPOSITION DE L'OUVRAGE

Au cours des huit années écoulées, de nombreuses informations tant biologiques que techniques concernant ce domaine ont été recueillies par chacun des auteurs, à la lecture d'innombrables publications, à partir de rapports obtenus au cours de missions dans différentes parties du monde, à la suite d'échanges épistolaires ou de contacts directs entre chercheurs et surtout par des observations sur les champs d'algues, et après les travaux menés par le laboratoire même.

La phycoculture prend de plus en plus d'extension en Extrême-Orient et commence à être pratiquée dans d'autres pays maritimes possédant des algues susceptibles d'une utilisation. Il a paru judicieux de faire une analyse de cette activité, en étudiant les différentes techniques employées, les rendements et les avantages obtenus, les tours de main acquis, les problèmes qu'elle soulève, les contraintes qu'elle impose, les perspectives d'avenir qu'elle suscite. Cette synthèse est en outre l'occasion de mettre à la disposition de ceux qui s'intéressent aux algues ou qui voudraient se lancer dans leur culture l'ensemble des informations scientifiques et techniques dont dispose notre laboratoire.

L'ouvrage comprend cinq chapitres. Les trois premiers concernent les algues exploitées pour leurs phycocolloïdes, le quatrième traite des algues cultivées pour l'alimentation humaine. Le dernier attire l'attention sur un problème important, pour la résolution duquel trop peu d'efforts sont consentis : celui des pathologies qui affectent les algues. Ce problème, relativement limité dans les peuplements sauvages en raison des densités faibles, tend à s'amplifier dans les cultures intensives où les germes pathogènes ont la possibilité de se propager rapidement. Ces maladies risquent d'être un obstacle au développement de la phycoculture si on ne parvient pas à disposer d'une thérapie efficace. Il a paru incomplet de traiter de phycoculture sans faire le point sur ce sujet.

On expose, pour chaque algue cultivée, les aspects principaux de sa biologie observés dans les conditions naturelles, les capacités qu'elle révèle au cours de tests réalisés en la plaçant dans des circonstances exceptionnelles, l'emploi que l'on en fait et les raisons qui ont poussé à la cultiver. Tous ces points sont liés : la technique de culture en est la conséquence. De ce fait, on peut dire qu'il n'existe pas une méthode pour cultiver les algues mais des méthodes car à chaque espèce correspond sa propre technique de culture. On agit par exemple de façon différente pour *Macrocystis*, algue de très grande taille, et pour *Laminaria japonica*, espèce de dimensions plus modestes, bien que toutes deux appartiennent à l'ordre des Laminariales, possèdent un cycle de reproduction identique et livrent le même produit, l'acide alginique.

Il suffit qu'au cours du processus de culture un des facteurs se modifie pour que l'algue ne réagisse pas comme le phycoculteur l'aurait souhaité et fournisse une récolte sans valeur. La surveillance de tous les paramètres permettant d'obtenir la production recherchée doit être sans faille jusque dans les détails. Ce sont souvent ces derniers et ce que l'on a coutume d'appeler « les tours de main » qui conduisent, selon qu'on les respecte ou non, à une bonne récolte ou à une production médiocre. Les auteurs ont donc observé avec attention les gestes décisifs que le cultivateur arrive à faire sans y penser, par habitude, si bien qu'il oublie de les signaler.

La phycoculture, comme l'agriculture, ne peut survivre que si elle permet au producteur de dégager un bénéfice ; pour certains pays, le revenu ainsi obtenu a modifié les structures sociales. Cette incidence a été également analysée pour chaque cas. On verra que, selon le type d'algue et de pays, les conséquences peuvent être très différentes.

L'élaboration de cet ouvrage sur la phycoculture mondiale s'est heurtée à au moins deux difficultés importantes.

La première réside dans le fait que, entreprise depuis moins d'un demi-siècle, la culture des algues a évolué très rapidement, de manière empirique d'abord, plus scientifiquement ensuite, dans plusieurs pays à la fois, dans des buts différents, par des voies dissemblables ; ce qui aboutit souvent à des procédés différents pour une même algue.

La seconde difficulté est liée à la nature même des organismes cultivés ; les algues se distinguent du reste du monde vivant par un certain nombre de caractéristiques propres qu'il a paru bon de résumer ci-dessous car celles-ci influencent de façon déterminante le mode de production de ces végétaux.

L'ENSEMBLE « ALGUES » : CARACTÉRISTIQUES FONDAMENTALES

L'objectif n'est pas de donner ici la systématique de ce vaste ensemble. Plusieurs classifications ont été proposées. Les auteurs se sont fondés sur celle préconisée par Gayral (1966) chaque fois qu'ils ont abordé des problèmes de taxonomie. La dénomination précise de l'espèce a, en effet, comme on pourra s'en rendre compte, une importance considérable sur le résultat de sa culture.

Les organismes vivants regroupés sous le nom d'« algues » constituent un ensemble de 25 000 à 30 000 espèces vivant dans le milieu aquatique (eau de mer ou eau douce) ou humide. On y reconnaît classiquement deux types d'algues.

- Le premier comprend les algues *Procaryotes* (organismes n'ayant pas d'enveloppe nucléaire). Leur structure primitive se rapproche en ce sens de celle des bactéries auxquelles certains auteurs les rattachent sous le nom de Cyanobactéries. Ces algues présentent généralement une teinte bleue, induite par un pigment, la phycocyanine, d'où leur appellation d'« Algues Bleues ». Elles n'ont pas de plastes bien différenciés.
- Le second type concernent les algues *Eucaryotes* (organismes constitués de cellules à noyau limité par une membrane) nommées *Phycophytes*. Elles possèdent des plastes bien individualisés. C'est à ce groupe plus évolué qu'appartiennent les espèces citées dans cet ouvrage.

Les algues sont des *végétaux*. Dans la majorité des cas, une enveloppe rigide entoure la cellule et empêche les mouvements amiboïdes du cytoplasme. Le déplacement, quand il a lieu, ne peut s'effectuer qu'à l'aide de flagelles. Cette paroi dite « squelettique » est composée de polysaccharides, qui sont le plus souvent des hétérosides du galactose ou du mannose ; elle a une teneur en cellulose faible (moins de 10 %), parfois presque nulle, ce qui constitue une différence par rapport aux Végétaux Supérieurs dont la paroi est presque exclusivement composée de cellulose. Ces polysaccharides possèdent des pouvoirs gélifiants ou épaississants que l'homme a appris à utiliser.

Les algues sont des *végétaux chlorophylliens*. La chlorophylle est toujours présente, même si sa couleur verte est parfois cachée par la présence d'autres pigments surnuméraires. Grâce à cet arsenal pigmentaire, les algues peuvent capter l'énergie lumineuse de nombreuses longueurs d'onde, ce qui leur permet de synthétiser les glucides et les autres composants de la matière vivante à partir d'éléments simples : gaz carbonique, eau, sels nutritifs. Elles sont donc *autotrophes*, à la différence des champignons qui ne peuvent vivre qu'à partir de la matière organique et sont hétérotrophes. Contrairement aux autres types d'aquaculture, en phycoculture, il n'est pas nécessaire de « nourrir » les organismes : il s'agit donc bien de culture et non d'élevage. C'est une aquaculture économique du point de vue énergétique.

Une autre caractéristique permanente chez les algues réside dans l'*absence de différenciation tissulaire*. Il n'y a en effet pas de structure bien définie. On n'y distingue jamais de racine, de feuilles ou de tige. L'appareil végétatif est appelé « thalle » : les algues sont des « *Thallophytes* », alors que les Végétaux Supérieurs avec racines, feuilles, tiges ou organes à fonction précise, sont des « Cormophytes » (cor-

mus = tige). Certes, on note des tentatives de spécialisation comme l'ébauche de zones méristématiques apicales ou intercalaires et la formation de folioles qui, avec leur « pédicelle », ressemblent à des feuilles excepté qu'elles n'ont pas de vascularisation.

Les algues sont des végétaux *sans vascularisation* ou « *avasculaires* », par opposition aux ptéridophytes et aux spermaphytes, « vasculaires ». Dans celles pour lesquelles il y a eu le moins de différenciation, chaque cellule effectue directement ses échanges avec le milieu extérieur. Le rapport entre le volume du thalle et sa surface de contact avec l'eau environnante est tel que les échanges peuvent être plus importants que chez les Végétaux Supérieurs qui ne disposent que de leurs racines pour prélever les nutriments. De ce fait, il n'est pas surprenant que la production algale parvienne à dépasser celle des Cormophytes lorsque les conditions s'y prêtent.

On a montré, en employant des sels nutritifs marqués par du phosphore radioactif, que, chez les laminaires, l'absorption s'effectue préférentiellement au niveau de certaines aires de la fronde et qu'il y a acheminement vers la zone de croissance par des trajets bien déterminés. L'étude anatomique révèle dans la partie médiane de la lame des files de cellules allongées, renflées aux extrémités et étroites au centre, les « cellules trompettes », en relation entre elles, première ébauche sans doute d'un appareil de transfert. La différenciation d'un système assurant la circulation des substances élaborées est encore plus marquée dans le genre *Macrocystis* : des séries linéaires de cellules allongées ne possédant plus de parois transversales mais uniquement des trabécules, tendent à former des « tubes ». Sargent et Lantrip (1952), Clendenning (1971) qualifient ces structures de « pseudotrachéides » dont le rôle consiste à amener les substances organiques, synthétisées en surface grâce à la photosynthèse dans les folioles, vers les parties sous-jacentes qui ne reçoivent pas assez de lumière et vers les bourgeons basaux : la fronde adulte alimente ainsi les frondes naissantes.

L'ENSEMBLE « ALGUES » : POSITION DANS LE MONDE VIVANT

Les caractéristiques « *Végétaux aquatiques, chlorophylliens, thallophytes, à différenciation peu poussée* », que l'on retient pour définir les algues, sont en fait les seules qui unissent cet ensemble extrêmement diversifié en ce qui concerne la morphologie, les structures anatomiques, les processus de croissance, les types de reproduction, les mécanismes métaboliques, les pigments, les substances synthétisées. On y retrouve aussi bien des organismes microscopiques unicellulaires que des plants de 70 m voire 100 m de long, aussi bien des formes rampantes que des axes dressés ; on y observe toutes les couleurs, vert, jaune, rouge, bleu, marron, et toutes les nuances. Quelques espèces ont même la particularité d'être iridescentes. Certaines vivent par 150 m de fond, d'autres près de la laisse de haute mer. Les unes ont besoin d'un fort éclaircissement, les autres ne se développent que dans la pénombre des grottes sous-marines. Telle algue exige un milieu battu par les vagues alors que telle

autre préfère le fond calme des baies abritées. On pourrait ainsi citer de nombreux cas extrêmes.

Cette surprenante diversité a conduit à penser que ce que l'on appelle « les Algues » est en fait un « *conglomérat très hétérogène* » qui appartient à au moins quatre *groupes végétaux différents* ayant chacun leurs propres caractéristiques, totalement indépendants les uns des autres, et n'ayant entre eux aucun lien de parenté, sinon celle sans doute d'un très lointain ancêtre.

Chaque groupe est le résultat d'une « poussée évolutive » que l'on appelle - *phylum*. La caractéristique fondamentale du phylum est la composition de son arsenal pigmentaire, mais de nombreux autres éléments (couleur, métabolites de la photosynthèse, substances de réserve, composition des parois, mode de reproduction, type de flagelles) confirment sa spécificité. On reconnaît donc quatre phylums principaux.

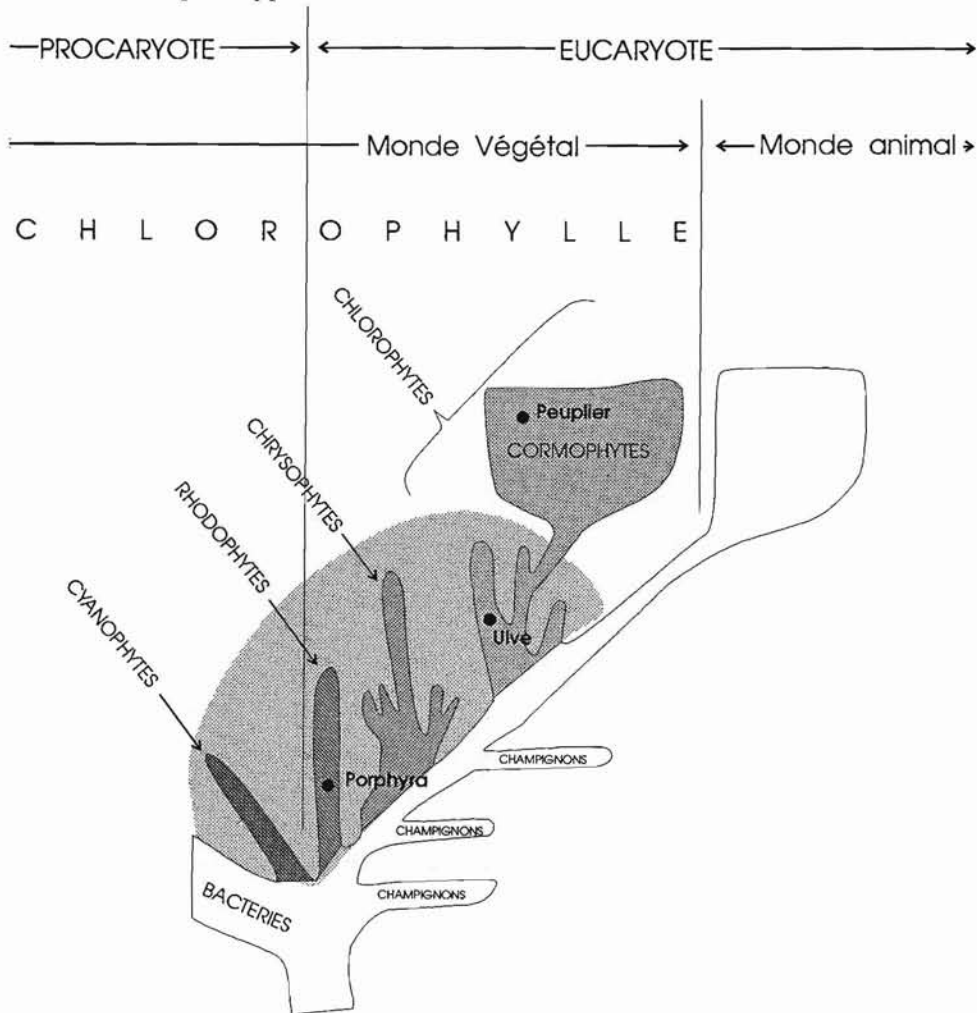
– Le phylum des *Cyanophytes* ou des végétaux bleus caractérisé par le fait que la chlorophylle a est associée à deux pigments surnuméraires hydrosolubles : la phycoérythrine, à teinte rouge, et la phycocyanine, à teinte bleue. Cette dernière domine et impose sa couleur. Étant donné la structure primitive de ces Cyanophytes (plastés rudimentaires ou « thylakoïdes » et l'absence de membrane nucléaire), le phylum paraît le plus ancien. On en retrouve des traces fossiles (stromatolithes) en Australie et en Afrique du Sud dans des sédiments vieux de 3,6 milliards d'années. L'évolution s'est limitée dans cette direction à un seul groupe ou « embranchement ». La structure ne présente pas de différenciation : ces végétaux sont des thallophytes aquatiques, chlorophylliens, avasculaires. Ils se classent donc dans l'ensemble qu'on est convenu d'appeler « algues ». On a attribué à cet embranchement le nom d'embranchement des Cyanophycophytes (ou « Algues bleues »). La racine « phyco » rappelant qu'ils possèdent les caractéristiques fondamentales de l'ensemble « Algues ».

– Le phylum des *Rhodophytes* (« Végétaux Rouges ») est sans doute apparu en second si l'on se réfère à la proximité biochimique des pigments. Ces végétaux possèdent de la chlorophylle a, de la phycocyanine et de la phycoérythrine, mais la phycoérythrine impose sa teinte rouge. Il s'agit d'organismes plus évolués que les Cyanophytes puisqu'ils ont des noyaux et des plastés bien différenciés. Ce phylum, comme le précédent, n'a donné qu'un seul embranchement composé d'organismes aquatiques à thalles chlorophylliens. On peut donc les placer dans l'ensemble « Algues » sous le nom de Rhodophycophytes (« Algues Rouges ») ou Rhodophycées. Ceux-ci se caractérisent en outre par une reproduction tout à fait particulière et sur laquelle nous reviendrons.

– Le troisième phylum, les *Chrysophytes* (« Végétaux Bruns »), n'a guère de point commun avec les autres, mis à part le fait que tous les individus le composant sont aquatiques, chlorophylliens avec un appareil végétatif sous forme de thalle. Des pigments brun-jaune (xanthophylles et carotènes) sont associés à la chlorophylle. Pour certains auteurs, l'apparition de ce phylum serait postérieure à celle du phylum décrit plus loin ; pour d'autres, ce serait l'inverse. Il s'est diversifié en plusieurs embranchements. L'un d'eux, les Phéophycophytes, se compose uniquement d'organismes pluricellulaires tandis que les autres concernent des organismes unicellulaires, notamment les Pyrrophytophytes et les Chrysophycophytes.

– Le phylum des *Chlorophytes* (« Végétaux Verts ») que les chlorophylles a et b colorent en vert, a donné quatre embranchements importants dont l'un, les Cormophytes, ou « Végétaux Supérieurs », a subi une différenciation poussée de l'appareil végétatif avec adaptation à la vie terrestre tandis que les autres, notamment les Chlorophycophytes, les Charophycophytes et les Euglénophycophytes, sont composés d'individus thallophytes et représentent ce que l'on nomme les « Algues Vertes ». On se demande si le monde animal ne se serait pas différencié à partir des Euglénophycophytes. Cette hypothèse est controversée depuis qu'une vie animale a été découverte autour de sources thermales dans l'obscurité des abysses marins.

Le tableau emprunté à R. Delépine (p. 10-11) précise les éléments exposés ci-dessus. Dans le schéma ci-dessous, qui en est la transposition graphique, l'ensemble « Algues » est inclus dans la surface tramée qui symbolise le milieu marin. Il est ainsi aisé de le situer par rapport à l'ensemble du monde vivant.



Position de l'ensemble « ALGUES » dans l'ordre phylogénétique du monde vivant.

On remarque que deux espèces présentant une morphologie semblable ne sont pas pour autant proches l'une de l'autre. Il y a, par exemple, plus de parenté entre un peuplier et une lame verte d'*Ulva* qu'entre cette lame verte et la lame rouge de *Porphyra*. Les ressemblances peuvent résulter de réactions identiques face aux contraintes de milieu sans qu'il y ait nécessairement un lien de parenté.

LES ALGUES : CAPACITÉ DE REPRODUCTION

A l'hétérogénéité de cet ensemble « *Algues* » sur le plan des formes, des compositions et des métabolismes, s'est ajoutée au cours du temps, à l'intérieur de chaque phylum, une grande variété dans les modes de reproduction. C'est là un des atouts de la phycoculture par rapport à l'agriculture. On y observe des mécanismes de reproduction sexuée extrêmement malléables, l'existence presque permanente d'une multiplication asexuée et la possibilité d'avoir recours à la régénération même chez les espèces les plus évoluées.

Si l'on prend en exemple le cas d'*Ulva lactuca*, on observe dans les pays nordiques un cycle dit « normal » qui comprend une génération haploïde représentée par des thalles gamétophytiques et une génération diploïde composée de sporophytes. Or, dans les eaux tempérées chaudes, la phase sporophytique peut disparaître et les éléments reproducteurs émis par les gamétophytes peuvent germer directement en thalles haploïdes. On a démontré pour *Mastocarpus stellatus* l'existence dans une même aire géographique de populations haploïdes et de populations diploïdes vivant indépendamment les unes des autres. Il en est de même pour *Euclima denticulatum*, chez qui certaines spores libérées par les sporophytes germent en nouveaux sporophytes : ce cycle court et asexué tend à remplacer le cycle long haplodiplobiontique qui continue cependant à exister puisqu'on parvient encore à trouver dans la nature, mais en tout petit nombre, des gamétophytes porteurs de cystocarpes. Dans des circonstances très difficiles comme une forte dessalure ou un éclaircissement insuffisant, le thalle de cette espèce se scinde en boutures libres par la formation localisée de nécroses translucides qui constituent des zones de cassures. C'est le phénomène connu sous le nom de « Ice-Ice », moyen utilisé par le végétal pour se transporter dans des lieux plus favorables.

Fritsch (1945) a étudié ce qu'il appelle des « aberrations » par rapport aux cycles reproducteurs types, aberrations qui constituent en fait pour l'algue une panoplie de moyens pour assurer sa descendance dans les conditions les plus diverses. Elle exhibe souvent à la fois à côté du mode de reproduction actuel, étroitement en relation avec les conditions de milieu, des reliquats de processus ayant existé dans le passé mais qui peuvent être ravivés, le cas échéant.

On se demande s'il n'y a pas également instabilité en ce qui concerne le nombre chromosomique au moment de la méiose ou de la formation des carpospores. Chez *Gracilaria verrucosa*, Magne (1964) compte, par exemple, 34 chromosomes, Bird (1979) 21. On observe également des différences significatives chez *Chondrus crispus*. Il semble qu'au cours du cycle de reproduction, apparaissent, autour du génome

REPRODUCTION	PRODUITS METABOLISME INCLUSIONS-RESERVES	PIGMENTS			CYTOLOGIE
		CHL	CAR.	Xanthophylles	
Pas de reproduction sexuée	amidon cyanophycéen tréhalose	Λ seule	β	équinénone néoxanthine + phycoérythrine C + phycocyanine C	Matériel chromatinien dispersé dans le cytoplasme ; pas de plastes différenciés
Carpogone trichogyne ; Spermatic ; sans cellules flagellées ; Cycle type trigénétiq	amidon floridéen extraplastidial floridoside tréhalose cholestérol sitostérol	Λ+D	β+α	zéaxanthine néoxanthine lutéine + phycoérythrine R + phycocyanine R	Plastes différenciés mais déformables, souvent nombreux (structure néoplastidiée) et sans pyrénolide ; synapses entre les cellules, sauf pour Bangiophycidées
Cellules nageuses reproductrices de type hétéroconté	Amidon ? extraplastidial ; lipides	A+C	β+α	Diatoxanth.	Unicellulaire Dorsi-ventrale
				Phycoérythrine chez quelques unes	
	Amidon ? extraplastidial	A+C	β	Péridinine diadinox. dinox.	Généralement unicellulaire avec 2 sillons ; gros dinocaryon avec chromosomes visibles
	Chrysolaminarine soluble (vacuoles) fucostérol, lipides	A+C	β	Fucoxanthine diadinox.	Uni et pluricellulaires ; souvent kystes siliceux endogènes ; coccolithes
	Chrysolaminarine ; lipides ; sitostérol	A+C ?E	β	Inconnues	Uni et pluricellulaires ; kystes endogènes possibles
	Chrysolaminarine ; lipides ; fucostérol	A+C	β	fucoxanthine Diadinox. diatox.	Unicellulaires ; parfois coloniales ; frustule siliceux à 2 valves ; ω = auxospores
	Laminarine soluble ; mannitol ; composé phénolé (physodes) ; fucostérol	A+C	β	Fucox. violax diatox. lutéine	Jamais unicellulaires ; plastes différenciés avec ou sans pyrénolides
Cellules hétérocontées	Paramylon extraplastidial ; ergostérol	A+B	β	Equinénone néoxanthine	Unicellulaire
Cellules nageuses isocontées	Amidon vrai intraplastidial ; ergostérol, sitostérol	A+B	β+α	Néoxanthine violax. lutéine	Plastes très variés unique ou nombreux (structure archéo-méso-néoplastidiée) pyrénolide ou non ; généralement homoplastidiée
Organes reproducteurs complexes ; spermatozoïdes biflagellés		A+B	β+?α	Lutéine	Hétéroplastidié ; pas de pyrénolide ; appareil végétatif très différencié
Organe reproducteur à paroi multicellulaire ; spermatozoïdes seuls, parfois mobiles	Amidon vrai dans plastes spécialisés (anyloplastés)	A+B	β+α	Néoxanthine Violax. ; lutéine (zéaxanthine)	Appareil végétatif très différencié ; hétéroplastidié : chloroplastes, anyloplastés

ace de l'ensemble « Algues » dans le monde végétal [D'après R. Delépine, Université de Pierre et Marie Curie, Paris, France]. P. Gayral et R. Delépine tendent à considérer parfois les Euglénophycophytes comme un phylum indépendant.

VEGETAUX CHLOROPHYLLIENS				VEGETAUX NON CHLOROPHYLLIENS		CLASSIFICATION									
CLASSE	EMBRANCHEMENT	PHYLUM													
Cyanophycées	Cyanophycophytes	Cyanophytes	S E J E L A		Bactéries Schizomycètes	s p o r o c y s t e s	c r y p t o g a m e s	v é g é t a u x	t h a l l o p h y t e s	p r o t o c a r y o t e s					
Rhodophycées	Rhodophycophytes	Rhodophytes		Septomycètes	Ascomycètes						c i				
				Syphomycètes	Basidiomycètes Zygomycètes										
Cryptophycées	Pyrrhophycophytes	Chrysophytes									g a m é t o c y s t e s	n o n	v a s c u l a i r e s		
Dinophycées	Chrysophycophytes				Phycomycètes										
Chrysophycées					Myxomycètes (trichomycètes)										
Xanthophycées															
Bacillariophycées															
Phéophycées				Phéophycophytes											
Euglenophycées	Euglenophycophytes	Chlorophytes									s p o r a n g e s	p h a n é r o g a m e s	v é g. v a s c u l a i r e s	a r c c o r m o p h y t e s	
Chlorophycées (s.s) Zygophycées	Chlorophycophytes														
Charophycées	Charophycophytes														
	Bryophytes Pteridophytes Spermatophytes (Gymnospermes, Angiospermes)														

initial, divers autres génomes, soit mal adaptés aux conditions de milieu et qui disparaîtraient, soit parfaitement en harmonie par leurs caractéristiques avec le lieu où ils naissent. La remarquable aptitude de l'algue à s'adapter réside sans doute dans cette possibilité de produire un éventail d'individus aux potentialités différentes dont l'un correspondra exactement à la situation. La polymorphie fréquente dans la plupart des espèces algales, notamment chez les Gigartinales *Chondrus* et *Euclima*, proviendrait de cette capacité.

L'absence de différenciation poussée qui se traduit par une structure cellulaire primitive, la malléabilité des cycles de reproduction, la variabilité du métabolisme, constituent l'une des propriétés fondamentales des algues.

Que le lecteur ne se trompe pas : la simplicité de la structure par rapport aux Cormophytes et le caractère « primitif » doivent être considérés, non comme un handicap, mais comme une force.

INTÉRÊT DES ALGUES ET DE LA PHYCOCULTURE

Du fait de leur abondance en nombre dans le domaine aquatique qui recouvre les 2/3 de la planète, et de leurs propriétés, les algues ont joué, jouent et continueront à jouer des rôles essentiels pour l'équilibre du globe.

- Les premières, les Cyanophycophytes, ont produit l'oxygène qui a permis l'apparition des êtres vivants aérobies. Le milieu aquatique ne peut vivre que grâce aux algues qui produisent la plupart de l'oxygène nécessaire au milieu.
- Elles constituent le point de départ de toutes les chaînes alimentaires aquatiques ; elles assurent la nourriture de nombreux herbivores et omnivores aquatiques ; elles sont même quelquefois consommées par des herbivores continentaux.
- Elles forment des substrats de fixation pour beaucoup d'organismes sessiles, des frayères pour de nombreux poissons, crustacés et mollusques, des abris pour les proies fuyant les prédateurs, des zones ombragées pour les organismes sciaphiles.
- Elles protègent les côtes contre l'érosion en cassant les courants et en atténuant le ressac.
- Elles exsudent de nombreuses substances qui stimulent la croissance des micro-organismes.
- Elles utilisent les nitrates et les phosphates terrigènes et participent ainsi à la dépollution des eaux.
- Elles constituent des aliments ou synthétisent des produits qui intéressent l'homme. Que ce soit pour l'alimentation qui exige une qualité bien déterminée et stable, ou pour l'extraction de substances actives qui ne sont présentes que dans des conditions bien précises, la phycoculture apparaît comme une nécessité. Aucune valorisation des algues ne peut se développer sans elle. Elle est, du point de vue économique, une nécessité incontournable.

C'est la raison pour laquelle la culture des algues, apparue dans la première moitié du siècle, se développe rapidement dans les pays qui ont choisi avec détermination de tirer parti de ces végétaux marins. D'abord empirique, elle devient de

plus en plus scientifique et technique à mesure que se développent nos connaissances sur la biologie des Phycophytes.

En décrivant les différents types de phycoculture et leur évolution, en montrant les difficultés qui se sont présentées et comment elles ont été résolues, en comparant les techniques multiples employées, en signalant les obstacles et les problèmes prévisibles, le Laboratoire de Phycoculture a voulu donner dans cet ouvrage un état aussi précis que possible de l'expérience acquise par les hommes dans cette activité, afin que d'autres puissent en tirer profit et aller plus loin dans ce domaine où les possibilités sont immenses.

Pour avoir plus de détails sur la phylogénèse et la classification des algues, on peut consulter les ouvrages suivants :

- GAYRAL P., 1966. Les algues des côtes françaises. Notions fondamentales sur la biologie, l'écologie et la systématique des algues marines. Doin Paris. Réédité par Otto Koeltz Berlin.
- GAYRAL P., 1975. Les algues : morphologie, cytologie, reproduction, écologie. Doin Paris.
- FELDMANN J., 1978. Les algues. In « Précis de botanique ». Masson Paris.
- GRASSET P., 1978. Les Cyanophycées. In « Précis de botanique ». Masson Paris.
- GAYRAL P., COSSON J., 1986. Connaître et reconnaître les algues marines. Rennes Ouest-France.

PREMIÈRE PARTIE

LES ALGINOPHYTES



CHAPITRE I

ACIDE ALGINIQUE ET ALGINATES

C'est en 1883 que Stanford isola, à partir d'une fronde de *Laminaria digitata* soumise à une extraction alcaline, une substance gélatineuse qu'il appela algine. Ce produit ayant une tendance à libérer dans l'eau des ions H^+ , on lui donna le nom d'acide alginique.

En 1923, Thornley utilisa pour la première fois cet extrait pour agglutiner sous forme de briques la poussière de charbon. En 1927, il créa la Kelco Production qui devint en 1929 la Kelco Company. Les premiers brevets concernant l'acide alginique ont été déposés par la Kelco Production et l'Algin Corporation of America. Ils décrivent le processus industriel pour l'extraction de l'acide alginique, produit instable, mais prennent bien garde de ne pas signaler la stabilité de son sel de sodium. C'est ainsi que naquit l'industrie des alginates. Elle n'apparut en Grande-Bretagne qu'en 1934 ; la France et la Norvège y vinrent après la Seconde Guerre mondiale.

L'acide alginique occupe parmi les phycocolloïdes une place tout à fait exceptionnelle en raison de son caractère anionique lié aux radicaux $COOH$ et en raison de l'absence d'ions OSO_3^- .

ESPÈCES CONCERNÉES

De nombreuses espèces d'algues brunes (Figure 1) contiennent de l'acide alginique à des teneurs variables. L'industrie n'utilise que celles permettant d'obtenir un acide alginique de qualité.

Macrocystis pyrifera est récolté sur la côte ouest de l'Amérique du Nord, de la péninsule de Monterey en Californie centrale jusqu'au milieu de la Basse-Californie. On en prélève de 300 000 à 350 000 t (MF) auxquelles s'ajoutent quelques tonnes de *Nereocystis* et de *Pelagophycus*. L'industrie néozélandaise qui utilisait aussi *Macrocystis* comme matière première a fermé ses portes pour insuffisance d'approvisionnement.

Les Laminaires sont exploitées en Ecosse, Irlande, Norvège (*L. hyperborea*), en France (*L. digitata*), en Chine, Japon et Corée (*L. japonica*).

En fait, *L. japonica* est surtout utilisé pour l'alimentation à un prix de vente plus élevé que celui des *Laminaria* à vocation industrielle. Les producteurs préfèrent donc les destiner à la consommation humaine. En Chine, cependant, sur les 1 300 000 tonnes produites, les 2/3 vont à l'alimentation et 1/3 vers l'industrie. Au Japon, on

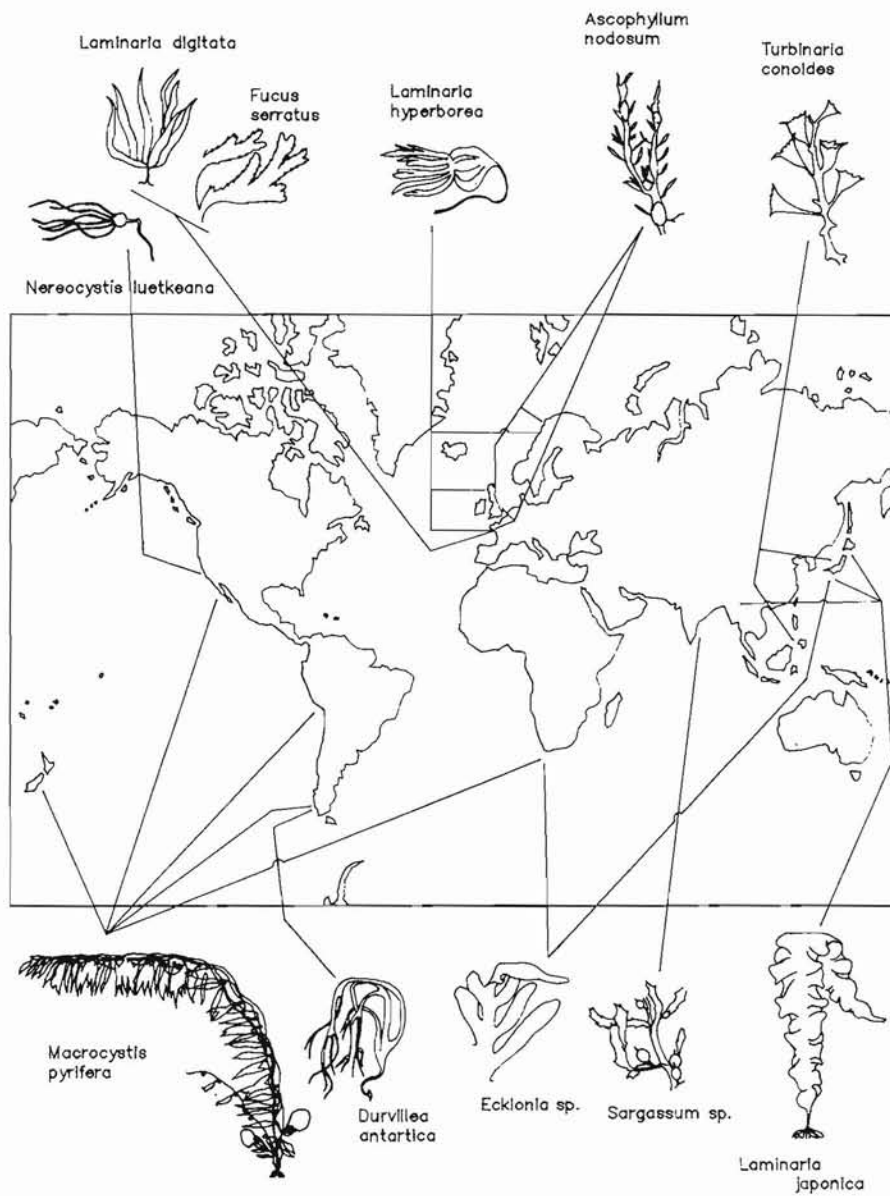


Figure 1 – Principales récoltes d'algues réalisées dans le monde sur des peuplements naturels ou cultivés.

consacre aux alginates uniquement les frondes de *L. japonica* impropres à la consommation.

La récolte de *L. digitata* plafonne à 65 000 t (MF) sur les côtes françaises, entre l'île de Bréhat et l'archipel des Glénan. Le prélèvement s'effectue au moyen de bateaux munis d'un outil spécial appelé « scoubidou mécanique ». Cet outil présente l'avantage d'une récolte sélective puisqu'il ne parvient à saisir que les plantes adultes, respectant ainsi les jeunes. Mais il nécessite des bateaux de longueur supérieure à 8 mètres qui ont des difficultés de par leur taille à approcher les peuplements situés trop près des roches. La Norvège, qui prélevait près de 8 500 t manuellement, a abandonné cette exploitation en 1974 au profit de *L. hyperborea*.

En France, *L. hyperborea* est surtout utilisé pour son stipe qui contient un acide alginique très réactif ; on se contente de ramasser les plantes ou les stipes qui se déposent sur la côte après les tempêtes. En Norvège, où on traitera à la fois la lame et le stipe, la récolte (200 000 t an⁻¹) s'effectue avec une drague à dents qu'un bateau traîne sur le fond de la mer.

Laminaria longicuris en provenance de l'estuaire du Saint-Laurent a été pendant longtemps l'approvisionnement de l'Algin Corporation of America jusqu'à la fermeture de son usine en 1956. Elle est de nouveau exploitée par la Norsk Hydro Company pour l'usine de Nouvelle-Ecosse (1 000 t an⁻¹).

Ascophyllum nodosum est prélevé à la main en Irlande, Ecosse et Islande depuis près d'un siècle. On évite l'arrachage, car la base fixée au substrat régénère de nouvelles frondes ; malheureusement, la régénération est très lente : un peuplement exploité ne redevient réexploitable que 4 à 5 années plus tard. Actuellement, la Norvège et l'Islande emploient pour la récolte une pompe aspirante munie de cutters. Celle-ci entraîne les algues dans un courant d'eau qui passe dans le bateau à travers un filet où les végétaux sont piégés. Cette opération a lieu à marée haute tandis que le ramassage à la main se fait à marée basse lorsque les thalles émergent. On en prélève ainsi 40 000 t.

Fucus serratus n'est utilisé qu'en complément ; son acide alginique très hydrophile est difficile à presser.

Durvillea, *Lessonia*, *Ecklonia* sont utilisés au Chili, en Afrique du Sud, en Nouvelle-Zélande, en Australie. La plupart du temps, ils sont expédiés secs vers les usines de traitement lointaines. La difficulté à les traiter provient du fait que, secs, ils sont très durs et difficiles à broyer : une longue réhydratation est nécessaire. *Durvillea antarctica* du Chili, *D. potatorum* d'Australie sont expédiés vers les États-Unis et la Grande-Bretagne. Le Chili en exporte 390 tonnes par an, l'Australie 3 000 tonnes. *Lessonia* est ramassé en épaves dans le sud du Chili, qui exporte près de 6 000 tonnes dont la majorité au Japon, aux États-Unis et au Canada. *Ecklonia* vit en eau profonde. On le prélève en plongée en Corée et au Japon (*E. kurome*), où on l'utilise localement ; l'Afrique du Sud l'exporte (*E. radiata*).

Eisenia bicyclis pousse au même niveau et est récolté de la même façon mais en faible quantité car les plongeurs préfèrent ramasser des algues rouges qui sont vendues plus cher.

Undaria est en principe destiné à la consommation humaine. Seuls, les thalles impropres à celle-ci sont envoyés vers les usines d'alginate.

Turbinaria et *Sargassum* donnent des alginates de faible viscosité mais ayant une bonne aptitude à former des gels. Pratiquement, seule l'industrie indienne emploie cette matière première : elle préfère les *Sargassum* du sud de l'Inde car les espèces du nord sont de très basse qualité. *Turbinaria* n'est employé que lorsqu'on manque de *Sargassum*. Les Philippins en récoltent 10 000 tonnes (en frais) qu'ils expédient au Japon où on les destine pour 1/3 à l'industrie des alginates, pour 1/3 à l'alimentation animale et pour 1/3 à la fabrication des fertilisants.

La teneur en acide alginique varie selon l'espèce, l'état physiologique des algues, la période de l'année, l'âge du plant. Le tableau 1 donne les valeurs moyennes notées dans les différentes études qui ont été faites.

Tableau 1 – Teneurs en acide alginique de divers alginophytes.

ESPECE	Teneur en % de Matière sèche
<i>Laminaria</i>	24 à 30
<i>Sargassum</i>	13 à 16
<i>Macrocystis</i>	18 à 21
<i>Alaria</i>	30 à 35
<i>Ecklonia</i>	35 à 38
<i>Ascophyllum</i>	15 à 20
<i>Pelagophycus</i>	16 à 18
<i>Lessonia</i>	15 à 19
<i>Fucus</i>	18 à 28
<i>Turbinaria</i>	20 à 22
<i>Himanthalia</i>	35 à 38
<i>Pelvetia</i>	15 à 21
<i>Sacchoriza</i>	22 à 25
<i>Cystoseira</i>	17 à 20

La commercialisation est limitée du fait que les producteurs d'alginates sont souvent eux-mêmes les récoltants. Les prix varient selon l'espèce et le degré d'humidité. Ce dernier doit se situer entre 15 et 24 %. Seule tolérance : les stipes de *L. hyperborea* que l'on achète avec 35 % d'eau. La tonne sèche de *Lessonia* vaut 700 F ; celle de *Durvillea* : 800 F ; *Ecklonia* : 1 250 F ; *Ascophyllum* : 1 750 F ; *L. digitata* : 1 200 F ; *L. japonica* : 850 F

Il faudrait ajouter à ces tonnages la production de la Chine (18 %), soit, selon les chiffres officiels, 120 000 tonnes de *Laminaria japonica* permettant l'extraction de 10 000 t d'acide alginique.

On compte cinq grands producteurs :

- KELCO Company aux États-Unis et ALGINATE INDUSTRY LIMITED, appartenant toutes les deux au groupe Merck ;
- SATIA en France, dépendant du groupe Sanofi Bio Industries, elle-même branche d'Elf Aquitaine ;
- SOBALG en France, dépendant du groupe danois Grüncted ;
- PROTAN en Norvège et une unité de production au Canada (Nouvelle-Écosse), toutes deux filiales de NORSK HYDRO ;
- RIBUN et MITSUBISHI au Japon.

Tableau 2 – Tonnages mondiaux d'alginophytes récoltés et quantités d'acide alginique produites (t).

	ALGUES SECHES	ACIDE ALGINIQUE	PART MONDIALE
NORVEGE	46 000	6 200 *	23 %
USA	42 000	6 000	20 %
GRANDE - BRETAGNE	32 000	5 000	15 %
JAPON	20 000	3 000	8 %
FRANCE	14 300	2 800	7 %
CANADA	10 000	700	5 %
INDE	5 600	400	4 %
CHILI	6 400	100	
ESPAGNE	500	100	
AUSTRALIE	3 000	0	
ISLANDE	4 000	0	
TOTAL	183 500	24 300	

* 5 400 t d'alginate purs, 800 t d'alginate semi-raffinés.

Il y a de multiples petits producteurs en Chine, en Corée et à Taiwan. Sauf la Chine qui exporte, les autres pays d'Asie consomment leur production et importent.

NATURE DE L'ACIDE ALGINIQUE

NATURE CHIMIQUE

L'acide alginique avec une constante de dissociation $pK=20 \cdot 10^{-5}$ se situe entre l'acide acétique plus faible ($pK=1,15 \cdot 10^{-5}$) et l'acide monochloroacétique plus fort ($pK=1,75 \cdot 10^{-3}$). Il dévie la lumière à droite avec un angle de rotation $\alpha = -139^\circ$.

A l'état pur, il se présente sous forme d'une poudre blanche, inodore, sans saveur, caractères fondamentaux pour les utilisations auxquelles on le destine. Il est insoluble dans l'eau. Mais certains de ses sels de sodium, de fer, de lithium, d'ammonium sont solubles dans l'eau avec laquelle ils donnent des solutions très visqueuses et translucides. D'autres constituent avec l'eau des gels très résistants. On peut dire, en général, qu'avec des cations de petite taille, il forme des solutions visqueuses ; avec des cations de grande taille, il provoque la formation de gels. L'acide alginique correspond au code européen E 400.

CONSTITUTION CHIMIQUE

L'acide alginique donne à l'hydrolyse deux acides hexuroniques non sulfatés, l'acide β -D-mannuronique et l'acide α -L-gulonique. Tous les deux dérivent du mannose, sucre à 6 carbones (Figure 2a).

En solution aqueuse, celui-ci fixe une molécule d'eau sur le premier carbone (Figure 2b), ce qui donne une forme instable. Cette structure se stabilise en perdant une molécule d'eau entre le carbone 1 et le carbone 5 avec création d'un pont oxygène (Figure 2 c et c') ; elle s'organise alors en un cycle pyrane : le mannopyranose.

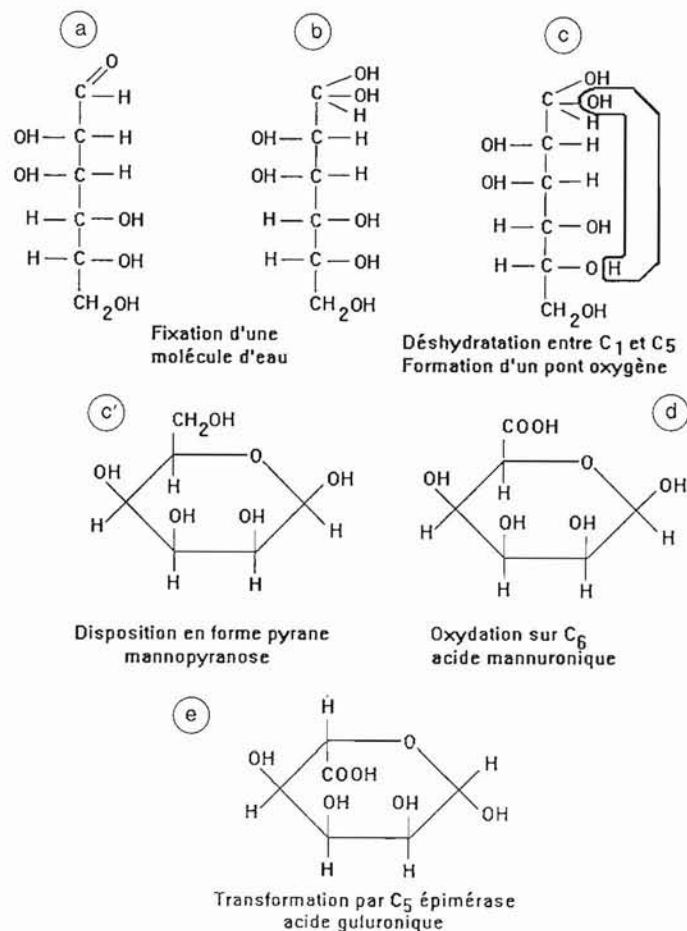


Figure 2 – Structure des monomères de l'acide alginique.

Par oxydation du radical CH₂OH, on aboutit à l'acide mannuronique (Figure 2d) qui, par action d'une enzyme, peut se transformer en acide guluronique, différant du précédent par la position du COOH au-dessous du plan du cycle pyrane. La position de la liaison C₅-C₆ est au-dessus du plan moyen du cycle, dans le cas de l'acide mannuronique : c'est donc une forme D ; en outre, le radical OH du carbone C₁ se trouve au-dessus du plan : c'est un type β. L'acide guluronique présente une liaison C₅-C₆ au-dessous du cycle, c'est une forme L ; le radical OH du carbone C₁ est au-dessous du plan : c'est un type α.

Les deux acides uroniques, β -D-mannuronique et α -L-gulonique, constituent les unités de base de la molécule d'acide alginique. Ils sont associés en ligne par des liaisons entre le carbone C_1 de l'une et le carbone C_4 de la suivante avec départ d'une molécule d'eau et formation d'un pont oxygène (Figure 3).

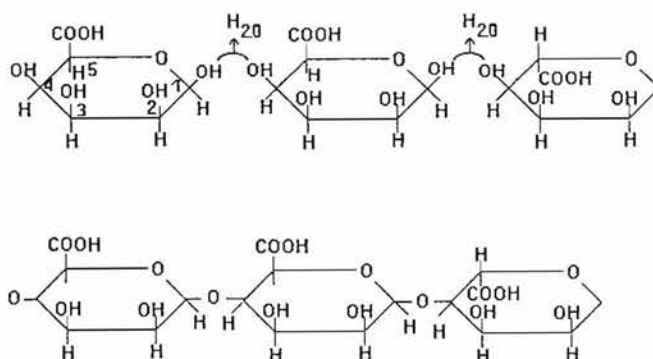


Figure 3 – Formation des liaisons oxygène entre les différents monomères avec départ d'une molécule d'eau.

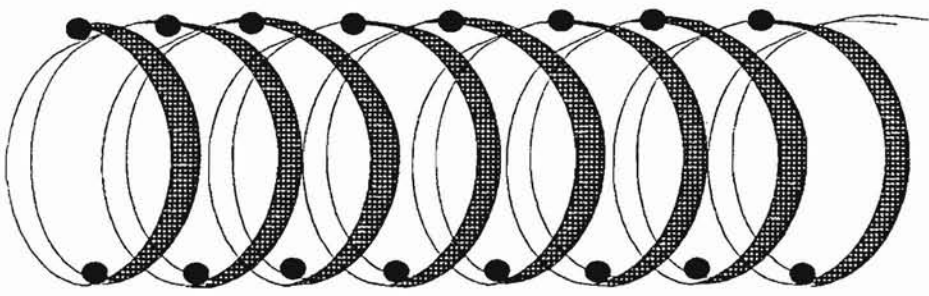
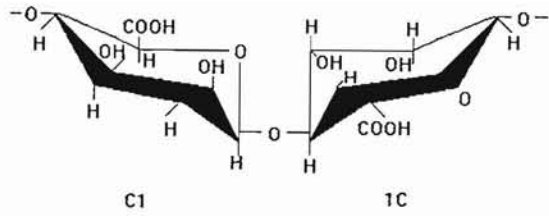
Les travaux de Haug et Larsen (1962, 1963, 1980) ont montré que l'acide β -D-mannuronique et l'acide α -L-gulonique se trouvent sur la même chaîne moléculaire. Les dépolymérisations successives provoquées de l'acide alginique en présence d'acide oxalique à 1N à 100° C permettent de dire que la molécule du phycocolloïde est composée :

- de séquences formées uniquement d'acides β -D-mannuroniques que l'on peut schématiser $-M-o-M-o-M-o-M-o-M-o$, constituant des « blocs durs » difficiles à hydrolyser d'une vingtaine d'unités ;
- de séquences formées uniquement d'acides α -L-guloniques $G-o-G-o-G-o-G-o-G-o$, formant aussi des « blocs durs » difficiles à dépolymériser.
- de séquences où acides α -L-guloniques et acides β -D-mannuroniques se placent en désordre $G-o-M-o-G-o-M-o-M-o-G-o-M-o$: ce sont des zones fragiles au niveau desquelles se fait souvent la cassure.

Grasdalen, Larsen et Smidsröd (1977) ont confirmé cette structure en spectroscopie, fondée sur la résonance magnétique nucléaire du carbone.

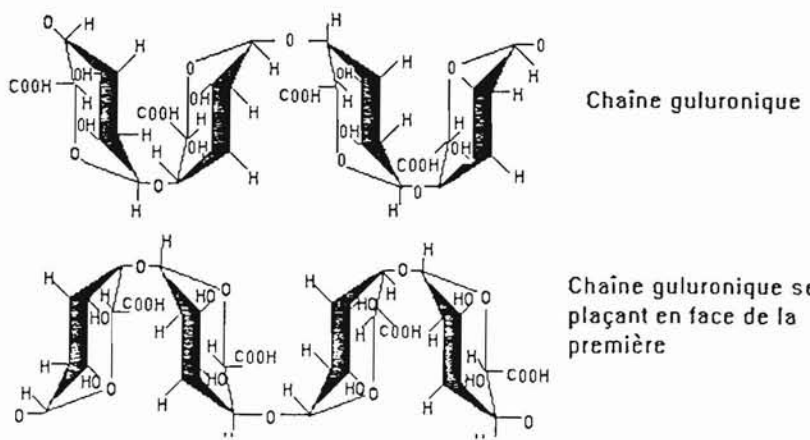
De par l'asymétrie du carbone, la configuration spatiale des deux acides uroniques ne peut s'inscrire dans un plan : la molécule se dispose dans l'espace selon une structure dite « en chaise » ; lorsque le premier monomère est en position « chaise 1 » (C 1), le second est en position inversée. « 1 chaise » (1 C).

Ce qui provoque l'agencement en hélice, très lâche pour le cas de l'acide mannuronique, très serrée dans le cas de l'acide gulonique. Sur le schéma ci-dessous, les points noirs représentent les liaisons $C1-C4$ (Rees, 1970).



La position en hélice à spires serrées de l'acide α -L-gulonique serait due à la proximité entre le COOH du monomère précédent et le H du carbone 2 du monomère suivant, proximité qui génère une force attractive suffisante pour rapprocher les deux monomères.

Les différentes hélices de l'acide α -L-gulonique des différentes chaînes se disposeraient les unes au-dessus des autres constituant une sorte de boîte à œufs : c'est la théorie de « Egg Box » de Rees (1972, 1977), qui permet d'expliquer les propriétés des alginate (Figure 4).



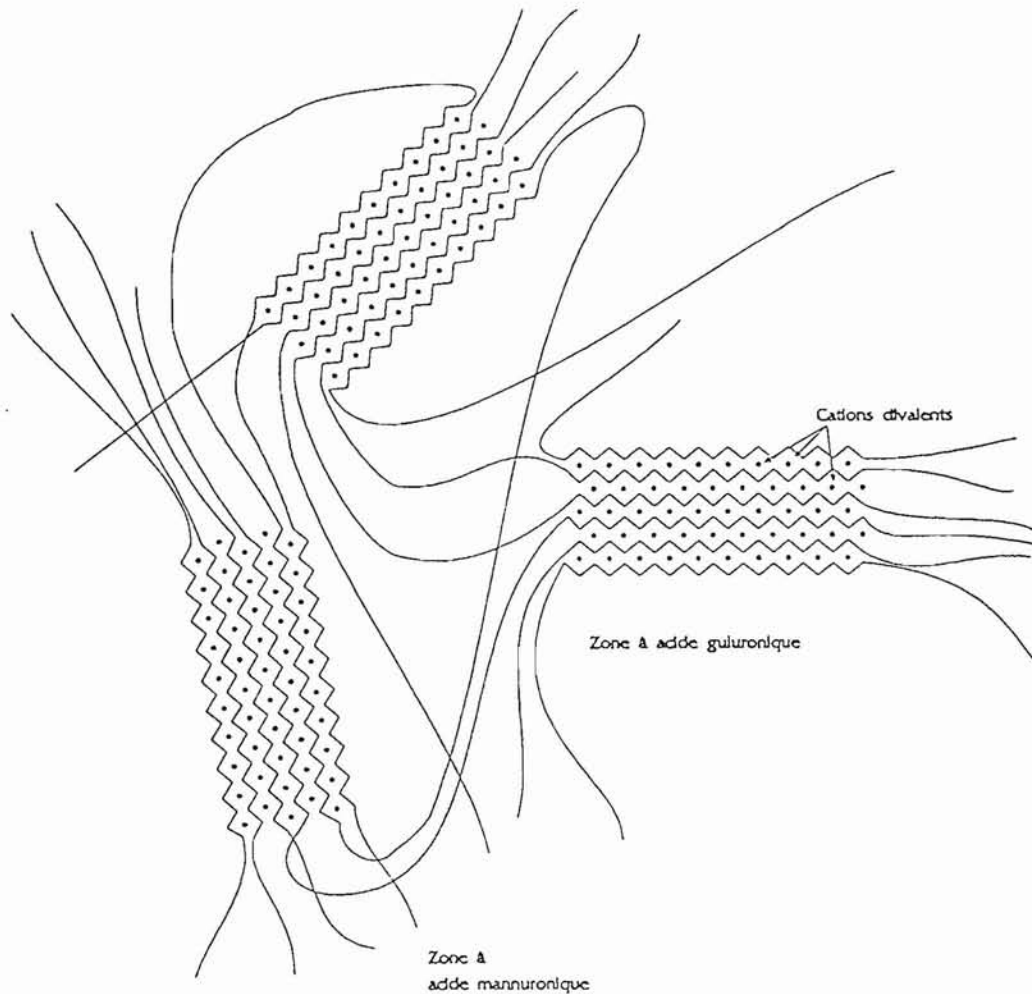


Figure 4 – Disposition spatiale des molécules d'acide alginique, organisation en « egg-box ».

Les cations réagissant avec l'acide alginique se placent à l'intérieur de chaque alvéole. Si, comme les ions Na, K, Fe, NH_4 , ils sont de petite taille par rapport à la taille de l'alvéole, leurs liaisons avec les chaînes sont distantes, donc peu solides : l'ensemble de la structure continuera à bouger : les molécules d'eau pourront se déplacer, mais elles se déplaceront lentement, gênées par la longueur des chaînes uroniques qui constituent une résistance au flot, c'est-à-dire une viscosité. A mesure que la taille des cations augmente, ils remplissent mieux l'alvéole et créent un lien plus solide entre deux chaînes voisines : la possibilité de mouvement des molécules d'eau disparaît. L'ensemble se fige en un gel d'autant plus dur que la taille de l'ion s'approche de la dimension de l'alvéole. Le cation qui remplit le mieux l'alvéole est le strontium suivi du calcium. En présence de calcium, l'alginate de sodium se mo-

différentiel en alginate de calcium. En présence de strontium, l'alginate de calcium passe sous forme d'alginate de strontium. Nous verrons plus loin l'intérêt de cette affinité sélective. Du fait de la possibilité de se disposer en « Egg Box », les séquences d'acide guluronique sont plus réactives que celles d'acide mannuronique. Ainsi, l'acide alginique sera d'autant plus gélifiant que sa teneur en acide guluronique sera élevée. Le rapport acide mannuronique / acide guluronique indiquera la qualité du phycocolloïde.

– S'il est élevé, c'est qu'il y a dans la chaîne moléculaire plus d'acide mannuronique que d'acide guluronique, d'où une faible tendance à la gélification en présence de cations bivalents ou trivalents.

– S'il est faible, on pourra conclure à une forte aptitude à donner des gels car il a beaucoup d'acides guluroniques par rapport au nombre d'acides mannuroniques.

Tableau 3 – Valeur du rapport M/G selon les alginophytes.

ESPECE	RAPPORT M/G
<i>Ascophyllum nodosum</i>	1,56
<i>Laminaria digitata</i>	2,20 à 3,60
<i>Laminaria hyperborea lame</i>	1,36
<i>Laminaria hyperborea stipe</i>	0,65
<i>Laminaria japonica</i>	2,26
<i>Macrocystis pyrifera</i>	1,56
<i>Undaria pinnatifida</i>	1,50
<i>Ecklonia cava lame</i>	2,64
<i>Ecklonia cava stipe</i>	1,39
<i>Fucus serratus</i>	1,31

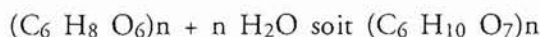
Le rapport varie aussi selon la partie de l'algue considérée. L'acide alginique extrait de la lame de *L. hyperborea* est peu réactif et à tendance épaississante ; celui extrait du stipe est par contre à forte tendance gélifiante : c'est la raison pour laquelle, le plus souvent, seul le stipe est utilisé par l'industrie, sauf en Norvège où tout le thalle est employé.

La transformation de l'acide mannuronique en acide guluronique est orchestrée par un enzyme isolé par Haug et Larsen (1971) : la C₅ épimérase. Plus l'algue est capable de synthétiser de C₅ épimérase, plus la chaîne uronique contiendra d'acides guluroniques. La C₅ épimérase peut être extraite de la bactérie *Azotobacter vinelandii*. Aussi est-il possible de modifier, *in vitro*, grâce à elle, le rapport M/G d'un acide alginique. Mais cette opération, relativement aisée en laboratoire, est difficile et coûteuse à appliquer dans l'industrie.

La formule chimique de l'acide alginique totalement déshydraté s'écrit :



En fait, naturellement, le colloïde fixe une molécule d'eau par monomère, ce qui donne la formulation :



Pour n = 2, le poids moléculaire est de 388.

La molécule d'acide alginique commercial est composée de 500 à 1 500 unités avec un poids moléculaire de 180 000 à 300 000.

POSITION ET RÔLE DE L'ACIDE ALGINIQUE DANS LA CELLULE

D'après Baardseth (1965), l'acide alginique se situe dans la lamelle moyenne et la paroi primaire de la cellule sous forme d'alginate de sodium, d'alginate de calcium et d'alginate de magnésium. On n'en trouve pas trace dans les autres composants cellulaires.

La teneur est forte au moment de la période de croissance (printemps), mais, à ce moment, les chaînes sont relativement courtes, d'où la faculté à donner des viscosités modérées. Par contre, la teneur baisse pendant l'hiver mais la polymérisation est maximale. On suppose que la polymérisation reste limitée lorsque la cellule est jeune, puis se réalise complètement après que la cellule a atteint sa taille définitive.

Les voies de synthèse et de dégradation de ce polymère sont mal connues. Les travaux de Hellebust et de Haug (1968), fondés sur l'utilisation de la molécule marquée $\text{Na H}^{14}\text{CO}_3$, montrent que la synthèse du mannitol et celle de l'acide alginique sont deux processus séparés. S'il est possible de dresser un schéma théorique de l'élaboration du colloïde, on n'a pu obtenir une confirmation *in vitro*. Les monomères se formeraient en quatre étapes.

- Le mannose 1 phosphate, sous l'influence de l'énergie délivrée par la Guanine triphosphate devenant Guanine diphosphate, se transforme en Guanine diphosphate mannose.
- Sous l'action d'une Guanosine diphosphate D mannose déshydrogénase et de 2 NADP (Nicotinamide adénine dinucléotide diphosphate), qui enlèvent 2H au carbone 6 du mannose, le Guanosine diphosphate D mannose devient l'acide Guanosine diphosphate mannuronique.
- Ce dernier, en présence de la C_5 épimerase, aboutit à l'acide guanosine diphosphate guluronique.
- L'acide guanosine diphosphate D mannuronique et l'acide diphosphate L guluronique se soudent entre eux par un pont oxygène grâce à un accepteur et une glycosyl transférase (Figure 5).

La dégradation de l'acide alginique se rapproche de celle des mucopolysaccharides et résulte de l'action d'au moins deux enzymes. Elle aboutit à des pyruvates et des triphosphates.

Il semble que, sur le vivant, il existe un lien entre l'acide alginique et la cellulose par l'intermédiaire d'un pont xylose qui disparaît après la mort de la cellule. De même, une liaison entre l'acide alginique et l'acide pyruvique paraît vraisemblable.

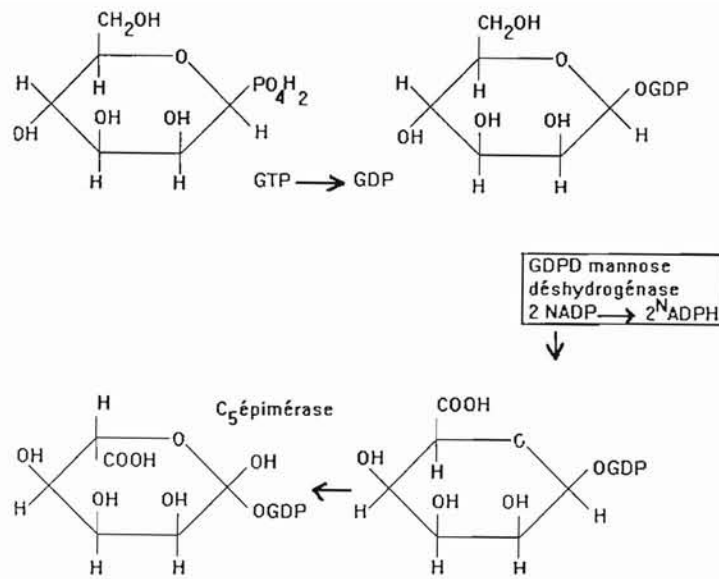
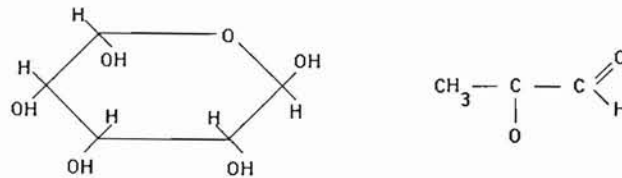


Figure 5 – Schéma hypothétique de la synthèse des monomères de l'acide alginique.



Le rôle du phycocolloïde dans la cellule n'a pas été défini avec certitude. Est-il une réserve de glucides, un échangeur d'ions, un protecteur contre la dessiccation par sa faculté à retenir l'eau, un produit de maintien, un précurseur ou un déchet du métabolisme que la cellule stocke à sa périphérie ? Toutes ces suppositions ont été faites sans preuve significative. Christiaen (1986) avance une hypothèse plus plausible, basée sur l'expérimentation et concernant tous les phycocolloïdes : ceux-ci joueraient le rôle de sas permettant à la cellule de se mettre en communication ou non avec le milieu extérieur ; nous y reviendrons lors de l'étude des agars.

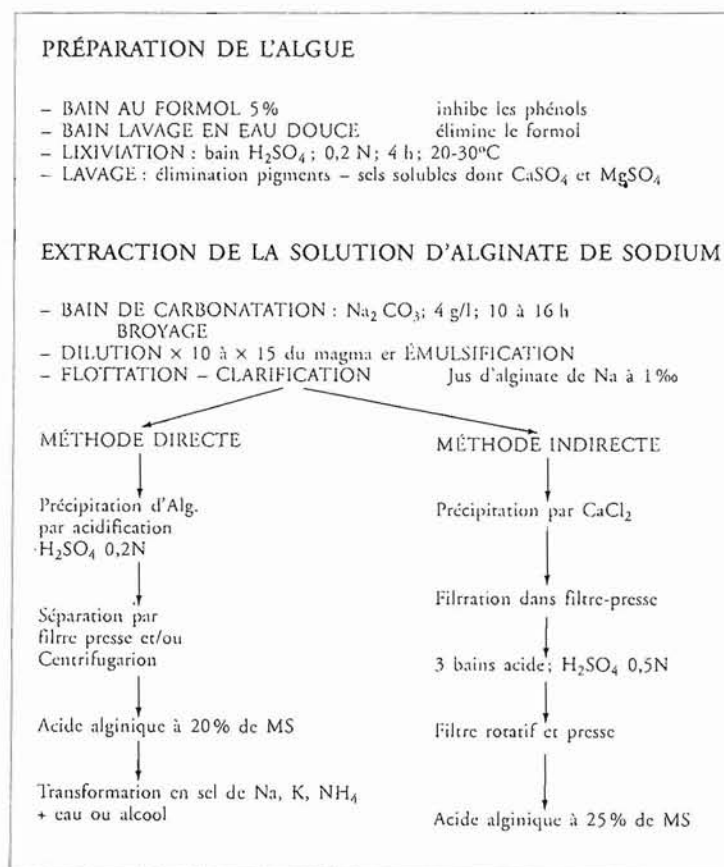
EXTRACTION DE L'ACIDE ALGINIQUE

L'extraction de l'acide alginique est réalisée selon deux procédés.

– A partir d'une solution d'alginate de sodium, on précipite l'acide alginique par acidification. On obtient un précipité gélatineux, difficile à filtrer (ce qui occasionne des pertes importantes au moment de la filtration), difficile à déshydrater car très hydrophile. Pour cette déshydratation, un trempage dans l'alcool sera nécessaire. Or, l'alcool coûte cher même si on parvient à en recycler une partie.

– A partir d'une solution d'alginate de sodium, on précipite l'acide alginique sous forme d'alginate de calcium par action de chlorure de calcium. Le précipité est fibreux, facile à filtrer. C'est la méthode la plus souvent utilisée.

Le cas de *Laminaria digitata* doit être signalé. C'est la seule espèce qui, traitée selon la première méthode, livre un acide alginique à longues fibres, de bonne qualité et de couleur blanche sans qu'un blanchiment soit nécessaire. *Fucus serratus*, traité selon la même technique, conduit à un extrait très épais difficile à déshydrater.



OPÉRATIONS COMMUNES AUX DEUX PROCÉDÉS

Préparation de la matière végétale

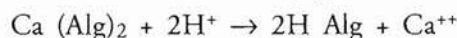
Les algues fraîches ou conservées dans une solution formolée sont découpées en fragments de 20 à 30 cm de longueur. Si les thalles ont été conservés séchés, il faut les réhydrater de préférence dans une solution formolée à 5 ou 6 %. Cette réhydratation a lieu facilement avec les laminaires ; elle est très difficile avec *Lessonia* et *Ecklonia*. La fragmentation permet une meilleure action des composants chimiques qui vont être appliqués et facilite le transport par pompage.

Formation de l'alginate de sodium

L'acide alginique se trouve dans la cellule sous forme de sels insolubles de calcium et de magnésium. L'objectif consiste à le transformer en sel de sodium soluble.

Acidification ou Lixiviation

On ne peut opérer directement en plongeant l'algue dans une solution de carbonate de sodium (Na_2CO_3) car l'alginate de calcium et l'alginate de magnésium ne seraient pas modifiés et resteraient insolubles. On est obligé d'avoir recours à une phase d'acidification par trempage dans une solution d'acide sulfurique à 0,2 N pendant une durée de 30 mn à 4 h selon l'espèce (4 h pour *L. digitata*), à une température entre 20 et 35°C. Au-delà, il y aurait dégradation du colloïde. Le calcium et le magnésium quittent l'acide alginique respectivement sous forme de sulfate de calcium et de magnésium avec les eaux de rinçage.



Deux à trois rinçages à l'eau douce sont nécessaires. L'eau doit être très pauvre en Ca^{++} , sinon on recrée la liaison Ca(Alg)_2 . Si cette eau contient du calcium, il faut, avant de l'utiliser, la déminéraliser par passage à travers des colonnes échangeuses d'ions. On rince jusqu'à ce que les eaux de lavage ne contiennent plus de calcium. Tout reste de calcium dans l'algue conduit inmanquablement à une perte puisque les molécules d'acide alginique qui auront fixé cet ion resteront piégées dans les produits insolubles.

Formolisation

Si les algues n'ont pas trempé dans une eau formolée au cours de la conservation ou au cours de la réhydratation (pour les algues sèches), on les passe, après le traitement acide, dans une solution de formol à 5 % pendant 45 à 60 mn, à 20-25°C. Cette opération a pour but de stabiliser les phénols ; les alginophytes contiennent des phénols qui s'oxyderaient lors du traitement alcalin qui va suivre. Une oxydation donnerait à l'acide alginique une teinte de gris à marron, qu'il faudrait éliminer par

la suite. Or, le traitement décolorant dégrade la qualité du phycocolloïde. Le bain dans le formol permet d'éviter l'apparition de la coloration ; une réaction formol-phénol transforme les phénols en produits insolubles ; ceux-ci ne peuvent plus s'oxyder et restent dans la phase solide.

Carbonatation

Après le traitement au formol, les algues sont rincées à l'eau douce, puis immergées dans une solution de carbonate de sodium à 4 %. Green (1936) montre que, si l'on opère à froid, il faut un temps de contact de 10 à 12 h et l'on obtient de hautes viscosités. Pour aller plus vite, on peut augmenter la température jusqu'à 90°C. Mais il y a une baisse importante de la qualité.

De plus en plus, on préfère les viscosités moyennes, car elles sont stables pendant longtemps alors que les hautes viscosités se dégradent vite.

Pour les algues coupées, 2 h de traitement alcalin à 50°C suffisent à une extraction totale. Pour *Laminaria digitata*, on préfère opérer à froid ou à 25-30°C de façon à préserver une haute viscosité. L'acide alginique qui est extrait de cette algue est destiné à des usages où les fortes viscosités sont indispensables.

Au terme de cette opération de carbonatation, l'acide alginique se trouve sous forme de sel de sodium dissous dans la phase liquide.

Isolation de la phase liquide : flottation et filtration

Théoriquement, la séparation de la phase liquide devrait se faire par simple filtration. En fait, les particules de cellulose et autres composés insolubles sont si fins et si mucilagineux qu'ils colmatent rapidement les filtres.

Flottation

On a essayé la centrifugation ; mais le jus d'alginate obtenu n'est jamais clair car la séparation entre les deux phases se fait très mal. De plus, le procédé est très onéreux en énergie et en quantité d'eau car il faut fortement diluer. La pratique la plus économique et la plus efficace est la flottation ; le jus provenant de la carbonatation est dilué 10 à 14 fois et passe dans une puissante pompe qui injecte de l'air et crée une émulsion. Les particules solides peuvent ainsi se déplacer aisément dans le liquide rendu moins visqueux par la dilution ; les bulles d'air créées par l'émulsion les amènent à la surface. Pour accélérer le phénomène, on injecte aussi un flocculant au moment de la mise en émulsion : il s'agit d'une substance ayant une charge positive telle que les polyacrylamides nommés Magnofloc. Les particules de cellulose, étant chargées négativement, viennent se regrouper autour du flocculant. On obtient des agrégats sur lesquels les bulles d'air peuvent mieux s'accrocher ; la montée à la surface est ainsi accélérée.

On peut travailler soit en continu : la partie liquide qui est sur le fond est pompée par le bas, tandis que la partie solide est prélevée en surface ; soit en statique : on attend que la flottation soit terminée, (ce qui demande 10 à 12 h) et que le

« gâteau » de surface soit consolidé pour l'enlever. Le résidu solide, séché, sera utilisé pour la fabrication d'isolants phoniques.

Filtration

Tous les composés insolubles ne sont pas enlevés par la flottation. Pour parvenir à un jus « pur alginate », il faut passer par une filtration d'affinage. Les particules solides restantes sont très fines et colmateront rapidement les pores des filtres. Pour contourner ce problème, on utilise un filtre rotatif sous vide : le tambour est habillé d'un matériel filtrant de 8 à 10 cm d'épaisseur, en pearlite (terre à diatomées), en silicate d'alumine ou en CZ (lave broyée). Durant la filtration, une lame de cutter élimine la surface colmatée du filtre, mettant à jour la couche sous-jacente. Après 10 h d'utilisation, toute l'épaisseur du filtre a été enlevée. On arrête l'opération et on dépose une nouvelle enveloppe filtrante. Le filtre doit être choisi avec soin : le mieux est de s'adresser à une entreprise spécialisée dans ce domaine comme Eimco Envirotech ou Dorr Oliver.

Pour parvenir à un liquide encore plus clair, une deuxième filtration peut être réalisée. Dans ce cas, les particules restantes à éliminer sont en faible quantité : un simple filtre-pressé suffit ; mais il est nécessaire d'ajouter à la solution d'alginate de sodium un pourcentage de terre de diatomées.

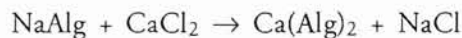
Certaines usines ont tenté d'éviter ce type de filtration par tambour rotatif en utilisant des filtres avec mèche en métal pouvant exercer de fortes pressions. En général, l'efficacité est médiocre, sauf lorsqu'il s'agit d'*Ecklonia*.

OPÉRATIONS SPÉCIFIQUES À CHAQUE PROCÉDÉ

Méthode indirecte : précipitation par le chlorure de calcium

Formation de l'alginate de calcium

Le but de l'extraction consiste à obtenir l'alginate de sodium ou l'acide alginique sous forme solide. L'évaporation pourrait apparaître comme la solution. Mais, elle soulève deux problèmes : elle dégrade la qualité de l'alginate ; elle coûte très cher car les volumes d'eau à évaporer sont considérables. On préfère donc passer par un précipité d'alginate de calcium. On verse la solution d'alginate de sodium dans une solution de chlorure de calcium à 10 % :



On obtient alors un précipité fibreux qui peut être séparé sur un écran métallique arrosé d'eau. L'aspect du précipité varie selon l'algue : *Laminaria* donne de longues fibres faciles à traiter, *Ascophyllum nodosum* des fibres courtes.

Le degré de mélange NaAlg - CaCl₂ doit être défini expérimentalement sur un échantillonnage. Trop peu de CaCl₂ et on obtiendra un gel difficile à traiter ; trop de CaCl₂ provoquera la rupture des chaînes uroniques et la déshydratation, qui

devra être faite par la suite, sera presque impossible. On prendra garde de verser l'alginate de sodium dans la solution de chlorure de calcium et non le contraire, car on obtiendra dans ce dernier cas aussi un gel à la place des fibres. La précipitation peut être faite en continu dans un mixer linéaire sur lequel arrive un courant de NaAlg et de CaCl_2 , ou en une seule masse dans un pétrin. Les résultats dépendent du tour de main de l'opérateur.

Blanchiment

Si, avant la carbonatation, l'algue a été soumise à un traitement au formol et à un traitement suffisant à l'acide, l'acide alginique aura une couleur blanche. Dans le cas contraire, une opération dite de blanchiment sera indispensable si l'on veut un produit de haute qualité. Il vaut mieux la réaliser sur l'alginate de calcium plutôt que sur l'acide alginique car l'alginate de calcium est plus résistant. On fait appel à une solution d'hypochlorite de sodium, NaOCl, à 12 %, qui est ajoutée à la suspension de l'alginate de calcium dans l'eau. Lorsque la coloration voulue est atteinte, on sépare l'alginate de calcium de l'eau sur un filtre écran et on rince abondamment la phase solide pour éliminer tout le reste de NaOCl.

Formation de l'acide alginique

On opère de la manière suivante pour des raisons d'économie. Trois bassins sont remplis d'une solution d'acide dilué : H_2SO_4 ou HCl à 0,5 N. On introduit l'alginate de calcium dans le premier bassin ; après agitation pendant 30 mn, on le sépare par passage sur un filtre-écran ; on agit pareillement dans le second bassin, puis dans le troisième. L'opération terminée, on conserve une partie de la solution acide pour l'opération suivante : à cet effet, le contenu acide du deuxième bassin est versé dans le bassin n° 1, celui du bassin n° 3 dans le bassin n° 2 ; seul le contenu du bassin n° 3 est remplacé par une solution neuve. On pourra utiliser les bains 1 et 2 en prenant soin que le pH reste toujours inférieur à 2.

Normalement, on obtient un acide alginique sans calcium ; mais, si on veut conserver un peu de calcium pour augmenter le pouvoir épaississant, il suffit de modérer les traitements ci-dessus.

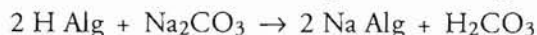
Déshydratation de l'acide alginique

Les fibres d'acide alginique obtenues par la précipitation à l'aide du chlorure de calcium sont faciles à déshydrater. On utilise un filtre-pressé tel que le « Rietz Horizontal Press » : l'acide alginique est poussé contre une paroi percée de trous très fins permettant l'écoulement de l'eau. A la sortie de la presse, l'acide alginique contient 25 % de matière solide.

Conversion acide alginique – alginate de sodium

L'acide alginique humide contenant 25 % de matière sèche est mélangé dans un mixer à pâte lourde à un produit alcalin, le plus souvent du CO_3Na_2 . S'il contient

moins de 25 % de matière solide, la pâte est trop fluide ; s'il en contient plus, le mixer a beaucoup de difficultés à donner un produit homogène.



La réaction peut être activée par la température : on travaille le plus souvent à 50 °C.

La pâte est extrudée à travers des orifices de 5 mm de diamètre : les cordons d'alginate ainsi obtenus sont coupés en morceaux. Le séchage se fait sur un tapis roulant vibrant formé d'une toile grillagée à travers laquelle passe de l'air chaud. Les particules ayant moins de 10 % d'eau peuvent être broyées en poudre, c'est-à-dire en grains de 250µm.

Méthode directe : précipitation acide

C'est le procédé utilisé en France pour *Laminaria digitata*.

Blanchiment

Comme il a été dit plus haut, le traitement nécessaire au blanchiment doit être de préférence réalisé en milieu alcalin pour que l'hypochlorite de sodium n'abaisse pas trop le pouvoir épaississant de l'acide alginique. Mais, dans le cas d'extraction par acidification directe, l'alginate de sodium (seul moment de l'extraction où le milieu est alcalin) se trouve en solution très diluée. La quantité de NaOCl nécessaire au blanchiment serait très importante et coûteuse. Les industriels préfèrent donc attendre la dernière opération où l'acide alginique à 25 % de matière solide sera transformé en pâte d'alginate de sodium. La quantité de NaOCl utile dépendra de la qualité recherchée, de l'efficacité des opérations précédentes, (formol, acidification initiale) et de la quantité de matières colorées restantes.

Formation de l'acide alginique

La solution clarifiée de NaAlg est traitée par une solution de HCl ou H₂SO₄ à la température de la pièce : un précipité gélatineux, non filtrable tel quel, se forme progressivement. Seule *L. digitata* donne un précipité fibreux assez facile à traiter.

Pour arriver à séparer les deux phases, on a pris la précaution de laisser un excès de carbonate de sodium dans la liqueur d'alginate ; sous l'effet de l'acide, le carbonate se décompose en libérant du gaz carbonique qui se prend dans les fibres d'acide alginique en formation et les amène à la surface : il se constitue ainsi sur le bassin une écume d'acide alginique, qui s'épaissit et se tasse progressivement jusqu'à former un gâteau. Cela doit se faire lentement pour que le gâteau ne se rompe pas et pour ne pas enlever le gaz carbonique de la structure, sinon, se désagrégeant de nouveau en particules, l'acide alginique se disperse dans le liquide. Si la flottaison est mal réalisée, les pertes peuvent être très importantes.

L'alginate de sodium doit être en contact assez longtemps avec l'acide pour que tous les ions Na⁺ soient enlevés et ne se refixent pas. Dans la pratique, on utilise

un acide fort (H_2SO_4 ou HCl) à 0,2N (5 %) ; le pH du bain doit être maintenu à 1,5 pendant 60 mn. On utilise un bassin en plastique ou à parois plastifiées ; le fond est en pente (Figure 6) dans la première partie (où a lieu le mélange à écoulement lent) puis plat (zone de flottation) où a lieu la séparation des deux phases. Au sommet de la paroi aval est installée une roue à aube qui, à chaque passage de ses pales, entraîne la mousse d'acide alginique. Après que toute l'écume a été enlevée, la phase liquide est neutralisée et évacuée vers l'éégout, non sans contrôler qu'elle n'y entraîne pas trop d'acide alginique.

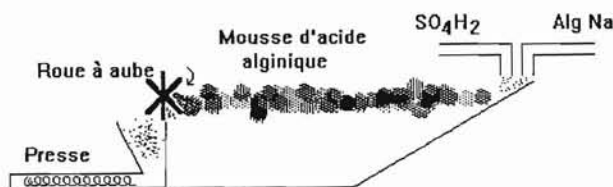


Figure 6 – La précipitation de l'alginate de sodium en acide alginique par abaissement du pH.

Déshydratation

Le gel obtenu après l'acidification contient à peine 1 à 2 % de matière solide ; de plus, il est très hydrophile. Il faut le déshydrater avant la conversion en alginate de sodium, sinon on obtiendrait un composé impossible à sécher. Selon les cas, on peut utiliser le filtre-presse, la centrifugation, l'alcool.

Pressage. Au départ, la consistance de la mousse est trop légère pour que le filtre-presse puisse agir dessus ; mais elle s'affirme au fil des heures. Aussi, avant le passage sur le filtre-presse, on prend soin de placer le gel dans des réservoirs à parois filtrantes d'où l'eau s'écoule goutte à goutte.

Au lieu du filtre-presse, on emploie aussi parfois des sacs poreux : on y place le gel, on ferme le sac et on le passe sous la presse : on obtient un acide alginique à 15 % de matière sèche (méthode chinoise). Si, avant la mise dans les sacs poreux, on a pris soin de tremper l'acide alginique dans de l'alcool, le pressage est plus aisé, les pertes moins importantes car l'alcool rend le gel plus fibreux : on parvient alors à 20 % de matière sèche.

Une autre méthode de pressage est appliquée en Australie : deux ceintures en toile poreuse amènent le gel d'acide alginique vers deux rouleaux dont la distance diminue : les deux ceintures sont écrasées l'une contre l'autre et l'eau s'échappe à travers leurs pores ; pour pouvoir faire appel à ce système, il faut que le gel ait déjà une certaine consistance sinon il passe aussi à travers les pores.

Centrifugation. L'acide alginique est placé dans les gobelets percés de la centrifugeuse. On peut parvenir à 7 à 8 % de matière sèche. C'est suffisant si, dans l'opération de conversion, on utilise l'alcool et la soude ; sinon, il faudra faire appel à une seconde étape : le passage au filtre-presse.

Alcool méthylique ou éthylique. Le procédé peut être utilisé au laboratoire mais il est peu économique au niveau industriel, car le prix de l'alcool est élevé ; même si on recycle l'alcool par distillation, les pertes sont importantes. En outre, l'alcool précipite les protéines contenues dans le gel : d'où un produit fini impur.

Conversion en alginate de sodium

On pourrait mélanger l'acide alginique contenant 20 % de matière sèche à une solution de carbonate de sodium. Cela reviendrait à augmenter encore la quantité d'eau qu'il serait ensuite très difficile et coûteux d'éliminer. On préfère donc traiter avec une solution concentrée de soude dans l'alcool. A la température de la pièce, le gel d'acide alginique à 20 % de matière sèche est mis dans un mélange alcool-soude à 40 %. La neutralisation est longue à obtenir car l'alginate et l'acide alginique ne sont pas solubles dans l'alcool. On prélève de temps en temps un échantillon que l'on dissout dans l'eau : on mesure le pH ; s'il est régulièrement à 6, la neutralisation est atteinte. On peut ensuite filtrer ou centrifuger la suspension. Généralement, le cas de *Laminaria digitata* excepté, l'alginate de sodium obtenu ainsi se compose de fibres très fines qui sont celles de l'acide alginique originel obtenu en direct par acidification : la taille des particules est faible ; elles s'agglutinent les unes aux autres, créant des grumeaux ; c'est l'inconvénient majeur de cet alginate : il se dissout mal. Au lieu d'utiliser un mélange alcool-base, on peut placer l'acide alginique dans un mixer « à pétrir » avec des cristaux de soude et un peu d'alcool pour aider le mixage. Après 15 minutes, ou dès que le pH se stabilise à 6, la réaction de neutralisation est terminée. On a besoin de moins d'alcool et le procédé est donc moins coûteux.

Le produit obtenu après neutralisation est mis à égoutter ; puis, écrasé, séché à chaud avec récupération des vapeurs d'alcool, il est réduit en poudre plus ou moins fine selon le débouché visé.

CARACTÉRISTIQUES DE L'USINE

Quel que soit le mode d'extraction, il faut environ de 1 000 à 1 500 m³ d'eau par tonne de produit fini sec ; l'usine doit impérativement être installée à proximité d'une réserve d'eau importante et près d'un déversoir permettant d'évacuer l'eau chargée de formol, de particules de cellulose, d'acide, de calcium, de divers sulfates et de pigments bruns décomposés. Un traitement d'épuration est indispensable.

L'eau d'arrivée doit contenir le moins possible de calcium ou de magnésium : ces cations piègeraient l'acide alginique dans les tissus de l'algue, empêchant sa dissolution sous forme d'alginate de sodium. En cas d'eau trop chargée, on devra la traiter dans des résines échangeuses d'ions jusqu'à ce qu'elle ne soit pas troublée par une addition d'oxalate de sodium : celui-ci précipite en oxalate de calcium, si l'eau contient du calcium. On utilise ce même révélateur pour vérifier que les eaux de lavage après l'acidification ont bien drainé tout le calcium. L'eau ne doit pas contenir de l'argile ou des matières en suspension qu'on risquerait de retrouver dans l'acide

alginique et qui colmatent les filtres. Si c'est le cas, un réservoir de décantation sera nécessaire.

Le niveau bactérien doit être bas, surtout lorsqu'il s'agit d'obtenir des alginates alimentaires ou pharmaceutiques. En outre, les bactéries de type *Pseudomonas algino-
novora* décomposent l'acide alginique en polymères courts à pouvoir gélifiant et épaississant nul. En raison de ces bactéries pouvant être amenées par l'eau ou par les algues, il faut faire en sorte que leur prolifération ne soit pas possible : d'où la nécessité d'une bonne conservation des algues dans des locaux propres où elles ne doivent pas être gardées trop longtemps.

En cas de conservation par le formol, on surveille la température du stock pour vérifier qu'il n'y a pas de fermentation. La concentration en formol ne doit pas être inférieure à 5 %.

Les bassins doivent avoir des parois lisses, le moins poreuses possible, permettant un nettoyage et une stérilisation faciles.

PURETÉ DE L'ACIDE ALGINIQUE

La poudre blanche d'acide alginique obtenue après l'extraction contient toujours un certain pourcentage d'impuretés, principalement après la précipitation de l'alginate de sodium par le chlorure de calcium et le lavage à l'alcool qui précipite les protéines restantes. On évalue donc la pureté de l'acide alginique, c'est-à-dire la portion de poudre qui est uniquement acide alginique. Cette détermination est fondée sur le principe de la neutralisation de l'acide alginique par la soude avec titrage en retour par l'acide sulfurique. Le processus analytique consiste à prélever 1,94 g d'acide alginique sec et à le laver avec 300 cc d'eau distillée, puis à centrifuger pour éliminer l'eau et recommencer trois fois la même opération. On effectue de la même façon trois lavages à l'alcool suivis de trois autres à l'eau distillée tamponnée. L'acide alginique est extrait du tube à centrifuger au moyen d'eau distillée tamponnée et le volume est complété à 100 cc. On ajoute 100 cc de soude à 0,1 N : la solution est agitée 2 à 3 mn puis laissée au repos pendant 2 h. On la titre par de l'acide sulfurique à 0,1 N, la phénolphthaléine servant d'indicateur de virage.

Si V est le volume en cc d'acide sulfurique nécessaire à la neutralisation, la pureté P exprimée en pourcentage de matière sèche est donnée par la relation :

$$P = 100 - 2V$$

Dans l'industrie, P tourne autour de 86 % ; en laboratoire, on parvient à 97 ou 98 %.

SELS DE L'ACIDE ALGINIQUE

L'acide alginique (code E 400), l'alginate de sodium (code E 401), l'alginate de calcium (code E 403) apparaissent au cours du processus d'extraction et peuvent

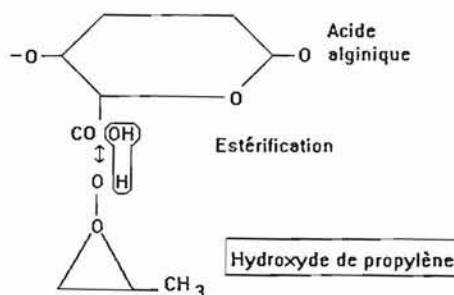
être isolés à ce moment-là. Par la suite, d'autres produits peuvent être obtenus à partir d'acide alginique neutralisé, en milieu humide, avec une base appropriée.

- l'alginate de potassium K Alg (code E 402)
- l'alginate d'ammonium NH₄ Alg (code E 404)
- l'alginate propylène glycol C₃H₆-O-Alg (code E 405)
- l'alginate de triéthanolamine (CH₂-CH₂-O)₃ NH Alg₃

L'acide alginique réagit aussi avec le fer, le brome, l'aluminium, le cuivre, le baryum, le nickel, l'argent, le mercure, le strontium, le béryllium, le lithium.

L'alginate de triéthanolamine qui est hygroscopique est séché en couches minces puis broyé en une poudre fine qui sera placée en enceinte étanche.

L'alginate propylène glycol a été découvert par Steiner en 1947 ; le procédé a été revu par Steiner et Mac Neely (1950, 1954). C'est la réaction de l'hydroxyde de propylène avec le COOH de l'acide alginique : les groupes carboxyles des chaînes uroniques sont estérifiés à pH 3. La stabilité du produit, formé tel quel, est faible tant en solution qu'à sec.



On obtient un composé plus stable entre pH 3,8 et 4,6 en partant d'acide alginique partiellement neutralisé. L'acide alginique neutralisé est obtenu par réaction de 5 à 20 % des COOH de la chaîne uronique avec une base : on choisit de préférence l'ammoniaque car l'excès peut être enlevé aisément. On peut aussi utiliser Na₂CO₃ et NaHPO₄.

On agit de la manière suivante : l'acide alginique et la base sont mélangés par passage sous un marteau de broyage et l'utilisation d'un courant d'air chaud, avec un taux d'humidité de 45 à 55 %. Ce taux d'humidité donne une meilleure réaction d'estérification. La réaction hydroxyde de propylène-acide alginique neutralisé a lieu à 45-60 °C sous pression en 8 h. 80 % des COOH sont estérifiés et le produit a un pH de 3,9.

Petit et Nato (1973) ramènent la durée à 2 h en enlevant l'air par aspiration et en le remplaçant par un courant d'oxyde de propylène. En 1980, ils font appel à de l'oxyde de propylène liquide et de l'acide alginique partiellement neutralisé à 0,5 % ayant 20 % de matière sèche. L'alginate propylène glycol obtenu, estérifié à 80 % est stable pour un éventail de pH entre 3,8 et 4,6. La réaction a lieu à 75-85 °C.

PROPRIÉTÉS DES ALGINATES

Les deux principales caractéristiques de l'acide alginique sont de permettre :

- d'épaissir très fortement les solutions aqueuses par ses sels d'ions monovalents tels que Na^+ , K^+ , Li^+ , NH_4^+ , $(\text{CH}_2\text{-CN}_2\text{-O})_3\text{NH}^+$ avec des concentrations relativement faibles ;
- de produire des gels, soit des gels durs avec les cations bivalents et trivalents Ca^{++} , Fe^{++} , Al^{+++} , Cu^{++} , Mg^{++} , Ba^{++} , Ni^{++} , Be^{++} , Hg^{++} , Sr^{++} , soit des gels souples en milieu acide.
- de donner des films protecteurs ou des filaments par évaporation.

Les alginates sont utilisés en tant qu'épaississants, gélifiants, stabilisants, réducteurs de cristaux, protecteurs, homogénéisants.

SOLUTIONS VISQUEUSES

La principale utilisation des alginates solubles dans l'eau réside dans le pouvoir d'augmenter fortement la viscosité des systèmes aqueux avec des concentrations relativement faibles. Le degré de polymérisation de la molécule, DP, (de 500 à 1 500) mesure le poids moléculaire moyen et le nombre d'acides uroniques constituant la chaîne. Le DP et le poids moléculaire sont liés à la viscosité : plus les chaînes sont longues, plus elles gênent et freinent le déplacement des molécules d'eau, d'où augmentation de la viscosité. Une perte de viscosité traduit une dépolymérisation et réciproquement.

Solubilité

Les sels monovalents de sodium, potassium, ammonium, triéthanolamine de l'acide alginique et son ester propylène-alginate-glycol se dissolvent dans l'eau mais l'acide lui-même et ses sels de cations bivalents ou trivalents sont insolubles. Du fait que les solutions d'alginates sont en liaison avec un cation monovalent, elles ne peuvent être combinées avec une solution contenant des anions : ces derniers réagiraient avec le cation en donnant un composé insoluble. La solution d'alginate ne peut entrer en contact avec des cations bivalents, des cations trivalents, des ammoniums quaternaires tels que certains bactéricides, des acides forts qui précipiteraient l'acide alginique, des bases fortes qui briseraient les chaînes uroniques.

La solubilité est influencée par un certain nombre de facteurs physiques et chimiques ainsi que par le mode de dissolution.

Facteurs physiques. Quand la poudre d'alginate est versée dans l'eau, chaque particule s'entoure d'une surface collante. Si on ne prend certaines précautions, les par-

ticules se collent les unes aux autres et forment des grumeaux qui sont ensuite difficiles à désagréger et à humecter à cœur. La taille des particules affecte la solubilité. Les particules grossières sont préférées car elles sont plus faciles à disperser et à garder séparées même si elles sont plus longues à s'hydrater et à se dissoudre. Les particules fines se dissolvent plus rapidement ; mais il y a davantage de grumeaux. Les risques sont diminués si l'alginate est en mélange avec une autre poudre telle que le sucre.

L'alginate obtenu par mélange avec un cation dans l'alcool donne des particules fibreuses qui s'hydratent généralement plus rapidement que les particules granuleuses obtenues par mélange d'un ion et d'eau ou de la pâte humide. Dans ce dernier cas, les particules tendent à s'unir les unes aux autres.

La quantité d'alginate qu'il est possible de dissoudre dans un volume d'eau donné est limitée plus par l'état physique que prend la solution que par le taux de solubilité réel : lorsque, ayant épaissi, la solution devient si visqueuse qu'elle évolue en pâte, il est impossible d'y disperser plus d'alginate.

Facteurs chimiques. Il est plus difficile de dissoudre l'alginate dans l'eau si celle-ci contient des composés qui entrent en compétition avec lui pour sa propre hydratation comme le sucre, l'amidon, les protéines. Le temps nécessaire à la dissolution sera plus long.

Les sels ayant un cation monovalent comme le chlorure de sodium ont un effet identique pour un taux supérieur à 5 %. Il est donc préférable que l'alginate soit dissous avant que l'on ajoute ces éléments. La présence de petites quantités de cations polyvalents empêche l'hydratation de l'alginate ; les grandes quantités entraînent la précipitation. L'alginate de sodium est difficile à dissoudre dans une eau contenant des ions Ca^{++} et dans le lait (qui contient du calcium). Pour parvenir à le dissoudre, il faut séquestrer le calcium avec un chélateur comme l'hexamétophosphate appelé aussi Calgon (NaPO_3)_n ou l'acide éthylènediamine tétracétique (EDTA : $\text{C}_{10}\text{H}_{16}\text{NO}_2\text{O}_8$). L'alginate propylène glycol est moins sensible aux ions Ca^{++} lorsqu'il est estérifié à 80-85 % : il peut être alors dissous dans le lait.

Les alginates sont insolubles dans les solvants organiques tels que les alcools et les cétones. Mais, des solutions aqueuses à 1 % d'alginate de sodium peuvent tolérer sans précipitation 10 à 20 % d'alcool, l'alginate propylène glycol jusqu'à 40 %, l'alginate triéthanolamine jusqu'à 65 %. La présence de ces solvants dans l'eau avant la dissolution empêche celle-ci.

Mode de dissolution. On conseille en général trois méthodes.

La forte agitation. Le principe consiste à empêcher les grumeaux en évitant que les particules ne se collent. La poudre d'alginate est versée lentement dans la partie haute du vortex créé par la vitesse d'un agitateur à pales. Les lames de celui-ci doivent toujours être submergées pour éviter l'entrée d'air dans le liquide et doivent être capables de briser les grumeaux. Pour les grandes quantités, Kelco propose un entonnoir relié à une trompe à vide au-dessus de laquelle se trouve la poudre. Un rapide courant d'eau dans la trompe crée une aspiration ; la poudre d'alginate est entraînée par le courant et envoyée dans un bassin où l'eau est agitée.

La dissolution à sec. Elle concerne les cas où l'alginate doit être mélangé à d'autres ingrédients, sucre, amidon, aspartame. La meilleure solution est d'effectuer le mélange intime de ces poudres avant la mise dans l'eau. Les particules des autres solutés séparent les particules d'alginate et les empêchent de se coller. La mixture est ajoutée lentement à l'eau très agitée. Le rapport idéal est de cinq volumes d'ingrédients pour un d'alginate.

La dissolution par liquide. On verse la poudre d'alginate dans un liquide non solvant de l'alginate, comme l'éthanol ou le glycérol, jusqu'à obtenir une boue fluide. La boue est ensuite versée dans l'eau bien agitée. Les particules d'alginate sont dispersées. Le temps d'hydratation dépend de la durée que met le produit non solvant pour libérer la surface des particules. On utilise aussi un non-solvant d'alginate, insoluble dans l'eau, comme des huiles végétales.

Stabilité

La stabilité de l'acide alginique et des alginate dépend de nombreux facteurs, tels que la nature du produit, le degré de polymérisation, le pH, la température, les antibactériens employés, la présence d'ions Ca^{++} .

L'acide alginique est plus fragile que ses sels : il subit une dégradation naturelle des longues chaînes à la température ambiante. Mais, lorsque les chaînes arrivent à moins d'une quarantaine d'unités, la dépolymérisation devient négligeable. En fait, cette perte de degré de polymérisation n'est pas un handicap car la principale utilisation de l'acide alginique en pharmacie réside dans son effet dispersant par absorption brutale de grandes quantités d'eau. Or, cette propriété n'est pas altérée par la dépolymérisation.

L'alginate à haute viscosité se dépolymérise plus vite qu'un alginate moyen ou de basse qualité, excepté celui de *Laminaria digitata* qui est relativement stable en raison de sa faible teneur en « séquences molles ». Les alginate de basse qualité peuvent être stockés entre 10 à 20 °C sans présenter de modification sensible. Pour un alginate moyen, on doit s'attendre à une baisse de qualité de 10 % à 25 °C, 45 % à 33 °C en un an.

L'alginate propylène glycol subit une baisse de 40 % en un an à 25 °C ; du même coup, il devient moins soluble. Entre pH 3 et 4 il est stable à la température de la pièce. Mais avec un pH au-dessous de 2 et au-dessus de 6, il se dégrade très rapidement même à 20 °C.

Toutes les solutions d'alginate se dépolymérisent lorsque la température monte. L'humidité accélère cette dégradation, d'où la nécessité de les stocker dans une enceinte sèche. Elles sont stables dans l'échelle de pH comprise entre 5 et 11. L'adjonction d'un pourcentage de calcium augmente la stabilité.

Si on ajoute un produit antibactérien, les solutions moyennes ou de basse qualité peuvent être conservées à 25 °C sans perdre leurs propriétés. Par contre, il n'est pas possible de maintenir intégralement les hautes qualités ; même en présence d'antibactérien, il y a une certaine dégradation qui découle d'une instabilité intrinsèque de la chaîne au niveau de certains ponts oxygène entre C_1 et C_4 des « séquences molles ». Des microorganismes (bactéries ou myceliums) peuvent se développer dans les solutions commerciales d'alginate et dans l'acide alginique qui contiennent sou-

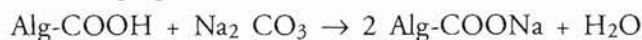
vent des restes de composés azotés et des sels minéraux. Ils parviennent parfois, par leurs enzymes, à dépolymériser l'alginate et à provoquer des baisses du pouvoir épaississant, ainsi que la contamination des préparations où les alginates sont mêlés.

Pour les produits alimentaires et les cosmétiques, on fait appel aux préservateurs traditionnels : acide sorbique, acide benzoïque, sorbate de potassium, benzoate de sodium, esters éthyle ou méthyle de l'acide hydroxybenzoïque. Pour les alginates destinés aux composés moins nobles, on utilise des préservateurs du type formaldéhyde, pentachlorophénate de sodium, dérivés phénolés. Les solutions de cuivre ou d'ammonium ne peuvent être employées car elles réagissent avec l'alginate.

Viscosité

La viscosité se mesure à la concentration de 1 % à pH 8, à 20 °C avec, soit le viscosimètre de Hoppler pour les basses viscosités, soit celui de Brookfield synchro-électrique. Dans le viscosimètre de Hoppler, une bille traverse une colonne d'alginate disposée en oblique : le temps qui lui est nécessaire pour parcourir la distance entre deux repères permet de calculer la viscosité de la solution. Le viscosimètre de Brookfield concerne principalement les solutions très visqueuses qui sont très éloignées d'un liquide type newtonien : un disque mù par un moteur à mouvement uniforme tourne dans la solution : la résistance qu'il rencontre décale son mouvement par rapport à celui du moteur : ce décalage tend un ressort dont l'allongement apparaît sur le cadran sous forme du déplacement d'un index. La position de l'index donne la viscosité par référence à une table de conversion. On constate que la viscosité varie selon le disque utilisé : en principe, la valeur la plus approchante de la viscosité réelle est obtenue avec le disque et la vitesse permettant la déviation la plus proche de 100. Mais, souvent, entre industriels, on convient d'utiliser le même disque, généralement le n° 4.

La solution test se prépare en considérant les formules suivantes :



On en déduit que, pour obtenir un gramme d'alginate de sodium, il faut mettre en présence $388/432 = 0,898$ g d'acide alginique et $106/432 = 0,241$ g de carbonate di-sodique. Si X est la teneur en substance sèche de l'acide alginique, la quantité Y d'acide alginique à utiliser sera :

$$\frac{1 \times 0,898}{X} = Y$$

Pour faire appel au viscosimètre Brookfield (type RVT), il faut disposer d'au moins 300 cc de solution ; on dissout donc 0,72 g de carbonate de sodium ($0,241 \times 3$) dans 297 cc d'eau auxquels on ajoute, par pincées, 3 Yg d'acide alginique. La mesure devant se faire à pH 8, on rajoute 0,1 g de Na_2CO_3 par 100 cc. Le tout est mis en agitation magnétique pendant une heure puis placé à 10 °C pendant 15 h. Ce séjour au froid permet une dissolution complète de l'alginate de sodium et le départ des bulles d'air qui ont pu se former au moment de l'agitation. La température

de la solution est ramenée à 20 °C ; on agite 10 mn pour parfaire son homogénéité. On peut alors effectuer la mesure.

Les viscosités proposées dans le commerce vont de :

- hautes viscosités : 2 000 à 5 000 centipoises (400 à 1 000 mPa. s⁻¹)
- moyennes viscosités : 1 500 à 2 000 centipoises (300 à 400 mPa. s⁻¹)
- basses viscosités : 75 à 1 500 centipoises (15 à 300 mPa. s⁻¹)

Les comportements visqueux des alginates sont pseudoplastiques (caractérisés par le fait que la viscosité diminue avec l'agitation); l'effet est réversible dès l'arrêt de l'agitation sauf pour les solutions dites thixotropiques. Pour ces solutions comme l'alginate de sodium enrichi en ions Ca⁺⁺ ou l'alginate propylène glycol à plus de 1 %, à une agitation donnée, la viscosité augmente jusqu'à un maximum avec le temps ; à l'arrêt de l'agitation, elle ne revient au niveau initial qu'après un certain délai. Cinq facteurs influent sur la viscosité : le poids moléculaire, la concentration, la température, le pH, les ions Ca⁺⁺.

Poids moléculaire. Plus le poids moléculaire est élevé, plus forte est la viscosité. Or, les producteurs peuvent fixer le poids moléculaire en jouant sur les conditions d'extraction. L'alginate de sodium à 200-400 mPa.s⁻¹ a le plus large éventail d'application.

Concentration. Les relations entre la concentration et la viscosité ne sont pas simples. On utilise en général l'équation de Mac Dowel qui peut s'appliquer à une large quantité d'alginates :

$$\log_{10} V = a \sqrt{c - b}$$

V la viscosité,
c la concentration,
a une constante liée au DP,
b une constante pour un type particulier d'alginate.

Température. La viscosité décroît lorsque la température augmente. Pour une élévation de 1 °C, la viscosité diminue de 2,5 fois. Après refroidissement, elle revient à une valeur inférieure à la valeur initiale. Mais, si la solution est laissée au-dessus de 45 °C pendant plusieurs heures, il peut y avoir dépolymérisation totale et perte définitive de la viscosité. Les solutions d'alginates peuvent être refroidies et gelées sans modification de la viscosité tant qu'elles ne contiennent pas plus de 0,5 % d'ions Ca⁺⁺. Si le calcium est présent à plus de 0,5 %, la viscosité augmentera jusqu'à la formation d'un gel non réversible.

pH. Il n'y a pas de variation de viscosité entre pH 5 et pH 11.

- Entre pH 5 et 4, les ions COO⁻ qui repoussent le COO⁻ des autres chaînes deviennent COOH et la répulsion s'estompe. Il se forme des ponts oxygène, ce qui entraîne une élévation de la viscosité.
- Entre pH 3 et 4, un gel se forme si l'alginate contient des ions Ca⁺⁺.
- Si le pH tombe brusquement de 6 à 2, un précipité gélatineux d'acide alginique apparaît.
- Au-dessus de pH 11, il y a une dépolymérisation et baisse de la viscosité.

L'alginate propylène glycol se comporte différemment car beaucoup de radicaux COO^- sont estérifiés. Il n'est pas affecté par le pH qui baisse ; la viscosité est inchangée jusqu'à pH 3. En-dessous, il y a précipitation et formation d'un gel. Au-dessus de 6-7, il y a hydrolyse des liaisons $\text{C}_1\text{-C}_4$, dépolymérisation et baisse de la viscosité.

Ions calcium. La présence d'ions Ca^{++} à faible concentration dans la solution d'alginate augmente la viscosité. Une forte concentration provoque la gélification. L'addition de calcium est donc un moyen d'accroître la viscosité sans avoir à augmenter la concentration et sans faire appel à un alginate à poids moléculaire plus fort. Or, on peut faire varier le taux de calcium disponible avec des agents chélateurs tels que le Calgon ou l'EDTA. Mais, si on agite, la baisse de viscosité est plus forte par rapport à une solution sans calcium. À mesure que la concentration en calcium augmente, la solution passe de pseudoplastique à thixotropique.

La plupart des alginates commerciaux extraits par la voie du chlorure de calcium renferment du calcium résiduel. L'alginate de sodium distribué par Kelco pour l'alimentation en contient 1,2 % que l'on réduit à 0,2 % si on veut une viscosité plus basse. Ce taux de calcium de 1,2 % représente 17 % de Na^+ remplacé par Ca^{++} . Des solutions épaisses mais coulantes peuvent aller de 7 à 20 % de Ca^{++} . À 30 %, le gel d'alginate se forme. Entre 20 % et 30 % de Ca^{++} , l'alginate de sodium donne des solutions épaisses et thixotropiques. Si la chaîne d'acides uroniques est plus riche en acide mannuronique qu'en acide guluronique (M/G élevé 1,5 à 2,5), la transition solution-gel est lente. Dans le cas contraire (M/G = 0,5), elle est brusque. L'effet de la présence de calcium peut être estimé, dans une solution d'alginate de sodium, en mesurant la viscosité avant et après l'addition d'un produit piégeant le calcium (hexamétaphosphate de sodium, ou EDTA).

L'alginate obtenu par précipitation acide directe contient très peu de calcium. De ce fait, l'élévation de la viscosité est directement liée à la concentration. Mais, on peut ajouter du calcium sous forme de sulfate ou de citrate. L'effet de l'ajout est difficile à prévoir. Il faut faire des essais pour l'apprécier. En principe, il dépend de la composition de la molécule en acides uroniques (Rapport M/G) et du degré de polymérisation. Les alginates à M/G élevé et à PM fort montrent des variations importantes. L'alginate propylène glycol avec 85 % de radicaux COO^- estérifiés est peu affecté par la présence d'ions Ca^{++} . À 60 % d'estérification ou moins, on a une solution identique du point de vue viscosité à une solution d'alginate de sodium, excepté l'effet thixotropique nettement plus marqué.

Méthode d'addition. La manière dont est faite la solution influe sur la viscosité. Selon qu'on agite fortement ou lentement, pendant plus ou moins de temps, la viscosité sera différente. De même, une solution à 1 %, créée à partir d'une solution à 3 % que l'on a diluée, n'a pas la même viscosité qu'une solution préparée directement à partir de 1 % d'alginate.

GELS

On distingue deux types de gels dérivant de l'acide alginique :

- les gels durs formés avec des ions divalents ou trivalents : ce sont des gels qui ne fondent pas à la chaleur ; les plus largement utilisés sont les gels calciques.
- les gels acides dérivant des solutions d'alginate : ce sont des gels souples qui donnent la sensation de fondre dans la bouche, d'où de nombreuses utilisations dans l'industrie alimentaire.

Gels calciques

Ils sont obtenus en faisant agir un sel de calcium sur l'acide alginique ou en précipitant une solution d'alginate par un sel de calcium. Le fait qu'ils soient **bon marché, faciles à créer, non toxiques**, permet leur emploi dans de nombreuses branches industrielles.

La force du gel, son aspect fibreux ou granuleux, dépendent de la source, c'est-à-dire de l'algue utilisée, de la concentration en alginate, de la concentration en calcium, du degré de polymérisation de la chaîne uronique, du rapport M/G et de la répartition des blocs M et des blocs G. Plus la proportion de blocs G sera importante et le rapport M/G faible, plus le gel sera vite obtenu et rigide : c'est le cas des gels utilisant l'acide alginique extrait des stipes de la laminaire *L. hyperborea* dont le M/G est voisin de 0,5. Un alginate avec beaucoup de blocs M conduira à un gel souple, doux, élastique. Rappelons que Rees (1969) explique ces particularités par l'hypothèse des « Egg Box » admise à peu près unanimement aujourd'hui.

La formation du gel de calcium peut se faire de deux façons : alors que le calcium est à l'extérieur par rapport à la solution d'alginate, alors que le calcium est à l'intérieur de la solution d'alginate. Dans le premier cas, il se forme à l'interface entre la solution contenant le sel de calcium et celle contenant l'alginate, une pellicule plus ou moins épaisse d'alginate de calcium. Dans le second cas, le gel est général : on peut contrôler la réaction en jouant sur la température, la solubilité du sel de calcium, la présence de chélateurs du calcium et le pH.

La température. Elle influe sur la vitesse de la réaction et sur la solubilité du sel de calcium.

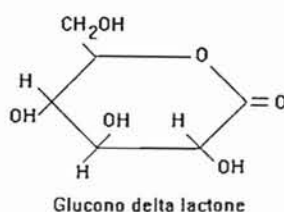
La solubilité du sel de calcium. Le tableau 4 indique la solubilité de quelques sels de calcium dans l'eau à 20° et à 100°C. Plus vite le sel se dissoudra, plus vite il s'ionisera en donnant des ions Ca^{++} allant se fixer sur l'alginate. Ainsi, la réaction sera plus rapide avec le chlorure de calcium qu'avec le carbonate de calcium ; et pour un même sel, elle sera plus rapide à 100° qu'à 20 °C car la solubilité est plus élevée à 100° qu'à 20 °C. On pourra aussi augmenter la vitesse de réaction en réduisant la taille des particules et en élevant l'agitation.

Le pH. Il a un effet important dans la mesure où il augmente la solubilité du sel de calcium. On fait appel en ce cas à des acides doux comme l'acide adipique ($C_6H_{12}O_7$ ou $HOOC(CH_2)_4COOH$) ou à des précurseurs d'acides qui deviennent acides pro-

Tableau 4 – Solubilité de certains sels de calcium souvent utilisés pour l'obtention d'alginate de calcium.

Nature du sel	Solubilité à 20°C	Solubilité à 100°C
Chlorure de calcium	40	59
Gluconate de calcium	3,2	16,6
Sulfate de calcium	0,27	0,30
Citrate de calcium	0,09	0,09
Phosphate de calcium	0,02	0,05
Carbonate de calcium	0,0015	0,0019

gressivement par réaction avec l'eau à la température ambiante et plus activement à des températures supérieures, tels que le glucono delta lactone ($C_6H_{10}O_6$), le pyrophosphate de sodium ou le phosphate d'alumine sodique (Na_2AlPO_4).



Les chélateurs. Le calcium est capté par des complexes tels que l'hexamétaphosphate de sodium ($(NaPO_3)_n$) ou le phosphate tri-sodique (Na_3PO_4) qui sont plus rapides que l'alginate pour fixer les ions Ca^{++} . La réaction sera retardée jusqu'au moment où tout le chélateur sera saturé. La réaction peut être ainsi ralentie ou retardée, ce qui donne le temps d'ajouter au mélange sel de Ca-alginate des adjuvants tels que le sucre, le miel, un parfum, pour la synthèse de flans ou de desserts.

L'alginate propylène glycol estérifié à moins de 60 % et formé à partir d'une chaîne uronique hautement polymérisée peut donner des gels doux et souples avec les ions Ca^{++} . Plus le degré d'estérification est élevé, moins l'incidence du calcium est prononcée.

Notons que les alginates de calcium et de zinc sont solubles dans l'ammoniaque.

Gels acides

Les gels acides ont été moins étudiés car ils sont moins employés. A mesure que l'on acidifie la solution d'alginate, un certain nombre de radicaux COO^- deviennent $COOH$ neutre, ce qui réduit la répulsion électrique entre les chaînes uroniques et il se crée des liaisons par des ponts oxygène. Entre pH 7 et pH 4, cette

évolution crée de hautes viscosités, puis, vers pH 4, des gels : un petit pourcentage d'ions Ca^{++} (environ 0,01 %) doit être présent pour que la réaction de gélification ait lieu. On n'explique pas pour l'instant la nécessité de cette présence.

Pour une concentration d'alginate égale, les gels acides ont une force deux fois moins élevée que celle des gels calciques et n'ont pas de synérèse. Leur souplesse au goûter pousse à les utiliser dans de nombreuses fabrications alimentaires à la place de la gélatine. On les préfère aux gels calciques, même les plus souples, qui restent toujours épais sur la langue. Cependant, ils ne sont pas stables à la chaleur, et deviennent mous avec le temps, même à la température ambiante, du fait de la dépolymérisation rapide de la chaîne uronique en milieu acide. Ils sont néanmoins stables pendant environ un an au réfrigérateur à 5 °C.

L'alginate propylène glycol ne donne pas de gels acides : il reste en effet soluble dans l'eau jusqu'à pH 3, puis précipite brusquement.

FORMATION DE FILMS ET DE FILAMENTS

Films

On connaît deux sortes de films obtenus à partir de l'acide alginique : les films solubles et les films insolubles.

Les films solubles. Ils résultent de l'évaporation de la solution aqueuse ou de l'introduction de la solution d'alginate dans un mélange eau-acétone ou eau-éthanol. Ces films sont imperméables à la graisse mais permettent le passage de la vapeur d'eau. Ils sont certes fragiles quand ils sont secs, mais ils peuvent être « plastifiés » avec du glycérol, du sorbitol ou de l'urée. Ils n'ont pas d'adhérence et sont utilisés comme agent protecteur dans les fabriques de plastique transparent. Pour un film peu résistant, on fait appel à un alginate de faible viscosité. Pour un film solide, il sera nécessaire d'utiliser un alginate de forte viscosité à haut degré de polymérisation (alginate de *L. digitata*). Les films flexibles doux sont réalisés à partir de l'alginate triéthanolamine.

Les films insolubles. Les films insolubles peuvent être obtenus en traitant les films solubles par un cation di ou trivalent : Ca^{++} est le plus employé. Un autre moyen consiste à faire passer une pellicule d'alginate dans une solution de sels de calcium. Quelques alginates tels que l'alginate de calcium ou l'alginate de zinc sont solubles dans un excès d'ammoniaque : lorsque l'ammoniaque s'évapore, il reste sur la surface où a été étendue la solution un film d'alginate de calcium ou de zinc qui résiste à l'eau. A la longue, ces films gonflent car l'eau les pénètre par capillarité.

Filaments

Si la solution d'alginate s'écoulant en fins filets tombe dans une solution de sel de calcium, il se forme des filaments d'alginate de calcium. Mais, ces films ne résistent pas aux solutions alcalines. En outre, ils sont d'un coût élevé. Le dévelop-

pement des fibres synthétiques a fait perdre de l'intérêt à ces fils d'alginate. On les utilise cependant pour fabriquer des pansements : ceux-ci, au contact du sang, donnent naissance à un gel à l'interface entre la blessure et le pansement : ainsi, le pansement ne colle pas à la blessure. Les filaments d'alginate de beryllium et d'alginate de brome résistent à la flamme : on les emploie pour construire la trame des vêtements et des matériaux ignifugés.

PROPRIÉTÉS COLLOÏDALES

Pour expliquer certaines réactions des alginates, on dit qu'ils ont des propriétés colloïdales. Ce terme général traduit notre ignorance des phénomènes que l'on constate.

Ainsi, l'alginate de sodium peut être un agent flocculant, un agent de suspension ou un agent stabilisateur dans les crèmes glacées, les jus de fruits contenant des morceaux, la mousse de la bière. Dans ces cas, on fait appel à l'alginate propylène glycol.

Il joue également le rôle de réducteur de cristaux. Ainsi les cristaux d'argent obtenus à partir d'une solution de sels d'argent sont plus fins lorsque la solution a reçu de l'alginate de sodium, processus utilisé pour recouvrir d'une fine pellicule d'argent certains objets métalliques (cuillères, couteaux, fourchettes, etc).

INNOCUITÉ

Le codex « Food chemical » classe l'acide alginique et ses sels de calcium, ammonium, sodium, propylène glycol dans la catégorie des substances « Generally Recognised As Safe » (G.R.A.S.). L'alginate propylène glycol est même reconnu comme un excellent « additif alimentaire » émulsifiant, stabilisant et épaississant. Les normes journalières préconisées sont de : 50 mg par kg pour l'acide alginique et ses sels et de 25 mg par kg pour l'alginate propylène glycol. On ne connaît pas de dose toxique.

UTILISATIONS

Les 24 300 tonnes d'acide alginique extraites dans le monde sont employées à :

- 50 % dans l'industrie textile,
- 30 % dans l'alimentaire,
- 6 % dans l'industrie du papier,
- 5 % dans la production d'électrodes de soudure,
- 5 % dans l'industrie pharmaceutique,
- 1 % dans les biotechnologies, nouveau débouché en croissance,
- 4 % dans les divers, dont l'industrie du bâtiment.

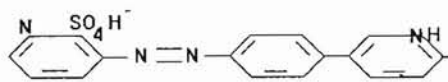
INDUSTRIE TEXTILE

Les sels d'alginate jouent un rôle fondamental dans la coloration des tissus. On utilise des types ayant un M/G supérieur à 1,4.

Pour colorer un tissu, on a besoin d'un colorant. Si ce colorant est trop fluide, au lieu de se fixer sur la zone qu'on a prévu de colorer, il s'étend tout autour par capillarité. Afin d'éviter ces bavures, on l'épaissit. Il existe de nombreux épaississants, mais la plupart réagissent avec le colorant, ce qui conduit soit à des couleurs pâles comme avec l'amidon, soit à des complexes qui sont difficiles sinon impossibles à éliminer.

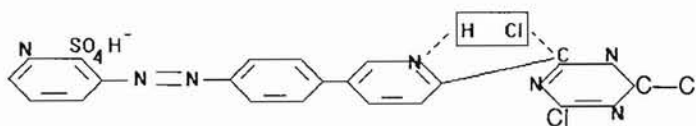
Colorants anioniques

Ce sont les plus nombreux. Ils correspondent à la formule



Colorant

Le principe consiste à faire agir sur eux l'acide chlorocyanurique. Le chlore chasse un H⁺ et s'installe à sa place, fixant ainsi l'acide chlorocyanurique et formant le complexe A :



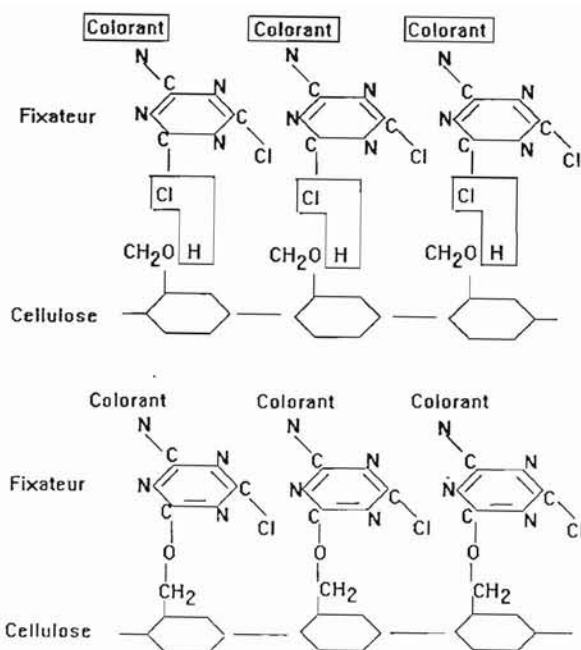
Colorant

Fixateur

Les fibres du tissu à colorer sont, soit la cellulose avec ses radicaux CH₂OH, soit des dérivés de la cellulose, soit des fibres synthétiques avec aussi des radicaux CH₂OH. C'est sur le radical CH₂OH que se fixe le complexe A par une liaison oxygène entre le C - N du fixateur et le CH₂OH.

Il est clair que si l'épaississant est l'amidon, avec ses radicaux CH₂OH, il va lui aussi fixer du colorant et, au lavage, il emportera avec lui le colorant fixé : d'où des couleurs pâles, de plus en plus pâles au fur et à mesure des lavages. Par contre, l'alginate n'a pas de radicaux CH₂OH mais des radicaux COOH ne réagissant pas avec le fixateur du colorant. Lorsque l'alginate est éliminé par lavage, il n'entraîne pas le colorant et les couleurs restent vives.

L'alginate a donc dans ce domaine une action remarquable : outre le fait qu'il permet des couleurs vives, il joue aussi un rôle dans la souplesse de la fibre. Son défaut est d'être plus cher que d'autres épaississants tels que l'amidon et que la car-



boxyméthylcellulose (C.M.C.) ; mais il est de loin le meilleur, car il empêche ensuite les taches d'atteindre le fond de la fibre. Lorsque l'on souhaite obtenir une pénétration profonde de la coloration ou parvenir à des impressions fines, on utilise une pâte fine légèrement coulante. Un contrôle de la viscosité est toujours nécessaire. On se sert pour cela d'alginate de sodium avec de petites quantités de calcium pris en chélation et libéré progressivement par des chélateurs du type polyphosphates.

S'il est nécessaire d'avoir une forte agitation, on évite d'utiliser les alginates à haute viscosité car, sous l'agitation, la viscosité risque de diminuer. On préfère employer dans ce cas une forte concentration d'un alginate de basse ou moyenne viscosité. Les concentrations classiques varient de 1,5 % pour les hautes viscosités à 5 % pour les alginates à basse viscosité.

Colorants cationiques

Vu la présence de cations divalents et trivalents dans les colorants cationiques, on ne peut épaissir avec des alginates. On a vu en effet qu'avec les cations de ce type, les alginates donnent des gels. En fait, lorsque l'on mélange le colorant cationique avec des surfactants avant l'addition de l'alginate, on évite la réaction de géification entre le cation et l'alginate. Cette méthode permet d'aborder l'impression des habits en coton, en viscose, en rayonne, en coton synthétique, qui nécessitent des colorants à cations. De nombreux travaux et brevets traitent ce problème et indiquent comment éviter la formation de complexes gênants. Dans cette utilisation, les résultats obtenus avec l'alginate sont supérieurs à ceux permis par le CMC. On le préfère donc, même s'il est deux fois plus cher.

INDUSTRIE ALIMENTAIRE

Sous les noms de code E 401 à E 405, les alginates ont une longue histoire dans l'alimentation en tant qu'épaississants et gélifiants.

Ils entrent dans la composition des sauces, moutardes, mayonnaises, et assaisonnements, qui sont ainsi épaissis et stabilisés : c'est le cas des assaisonnements en bouteille, des jus de viande, des sauces à barbecue ; le pH étant souvent acide, on fait appel à l'alginate propylène glycol. Mélangé au beurre, il protège la vitamine A.

L'utilisation s'est étendue aux boissons dans lesquelles l'alginate propylène glycol maintient la pulpe en suspension ; il joue aussi un rôle dans la stabilisation de la bière. Dans la fabrication du sucre à partir de la betterave, dans la clarification des vins et de la bière, l'acide alginique est souvent utilisé.

Les desserts contiennent de l'alginate de sodium qui les épaissit ; les cristaux fins de la crème glacée sont aussi dûs à la présence d'alginate de sodium au moment de la congélation. Celui-ci est aussi un stabilisant des crèmes de fromage, des crèmes battues, du lait traité : il évite la formation d'une « peau » de surface. On l'emploie en boulangerie pour stabiliser les décors des gâteaux, pour la fabrication des meringues ; pour éviter que le papier d'emballage ne colle aux gâteaux, on l'imprègne d'alginate de calcium.

La congélation des poissons est précédée par un trempage dans une solution d'alginate de sodium, suivi par un bain dans du chlorure de calcium : il se forme une pellicule d'alginate de calcium qui évite le contact avec l'air et les oxydations.

L'utilisation des alginates a permis la fabrication de nouveaux produits qui modifient progressivement nos habitudes alimentaires.

Les fruits fabriqués ou reconstitués. Le premier brevet date de 1946 ; il est l'œuvre de Peschardt. On peut produire des cerises, des pommes, des poires, du cassis semi-artificiels ou totalement artificiels.

Semi-artificiels. La pulpe de fruit ou le fruit entier est broyé en une purée à laquelle on ajoute du sucre, de l'acide citrique et de l'alginate de sodium. Le magma ainsi obtenu est extrudé dans du lactate de calcium. On obtient ainsi des grains de cassis, de pomme, de poire, de cerise, « reconstitués » qu'on peut conserver dans l'eau ou passer au four sans qu'ils s'écrasent : l'alginate de calcium qui s'est formé et lie les particules est en effet insoluble dans l'eau et résiste à la chaleur. Un autre brevet concernant les fruits a été déposé par Unilever en 1974. Dans ce cas, on ajoute au magma de fruit, de sucre, de colorant et d'alginate de sodium une petite quantité de chlorure de calcium avec un retardant ; le mélange est placé dans un moule ayant la forme du fruit désiré ; lorsque le chlorure de calcium a réagi avec l'alginate de sodium pour donner un gel d'alginate de calcium, on démoule le produit obtenu : il a la forme du fruit, le goût du fruit, la couleur du fruit, l'odeur du fruit. Pour les fraises semi-synthétiques, on agit de même : le mélange est constitué par la fraise broyée, de l'alginate de sodium, de chlorure de calcium, une solution de méthaxylpectine pour la structure, un retardateur de la réaction Alg-Ca.

Fruits artificiels. Si, au lieu du fruit, on crée un mélange de pectine dénaturée, d'alginate de sodium et de chlorure de calcium, un retardant, du sucre, un goût artificiel, on arrive à créer des « fruits » sans fruit. C'est le cas des fragments de « fruits » inclus dans les yaourts. On peut les congeler, les décongeler, les lyophiliser sans perte de structure. C'est aussi le cas des « cerises » de pâtisserie, qui, si elles étaient naturelles, s'écraseraient à la cuisson.

Légumes artificiels ou reconstitués. Pour les pommes de terre, on crée une purée avec de l'alginate de sodium, du chlorure de calcium et un retardant : à l'aide d'un moule, on reforme des pommes de terre ou des frites, toutes de même taille, toutes de même qualité ; on peut y ajouter de la purée tout autour avant de les passer au four pour obtenir une peau dorée.

Pour les oignons qui sont un plat prisé par les Américains sous forme de tranches panées et frites, la fabrication à la main des tranches rendait le produit cher en raison du personnel nécessaire et du fort pourcentage de déchets. L'utilisation de l'alginate a permis de relancer ce marché qui, en raison du coût, déclinait. L'oignon est broyé avec sa peau ; on obtient une purée à laquelle on ajoute l'alginate de sodium pour disposer d'un fluide épais : on l'extrude à travers une fente circulaire dans une solution de chlorure de calcium : à la prise en masse, on obtient un cylindre creux que l'on coupe en rondelles, qui sont ensuite trempées dans un mélange œuf-mie de pain, puis frites à l'huile végétale, congelées et emballées.

On élimine ainsi les déchets ; on obtient l'uniformité de la qualité ; la manipulation est aisée ; la texture constante ; la portion toujours égale. Cette pratique a permis de relancer un marché avec un produit nouveau et, par répercussion, une réactivation du produit vrai.

De même, les olives au poivron et les olives anchoitées seraient trop coûteuses s'il fallait une main pour découper l'anchois et le poivron afin de le caler à l'intérieur de l'olive. Poivron et anchois sont en fait des pâtes « alginate de sodium + chlorure de calcium + retardateur + anchois ou poivron broyé » : un pulseur à bec introduit la pâte dans l'olive : la formation du gel d'alginate la durcit en un morceau d'anchois ou de poivron reconstitué.

Poissons et autres animaux marins reconstitués. On utilise les poissons qui ne sont pas habituellement achetés par les consommateurs. La structure est améliorée en ajoutant des ingrédients divers. Le mélange avec l'alginate de sodium et le chlorure de calcium permettra d'obtenir des filets de poisson reconstitués qui peuvent être entassés sans se coller, coupés en tranches, frits ou panés. Wylie (1976) a pris un brevet pour la fabrication de « soles » en filet à partir de chair d'autres poissons. Morimoto (1985) utilise les muscles des poissons pour parvenir à une imitation de la chair de crabe et de crevette. Il est même parvenu à remplacer la chair de poisson par la protéine de soja mélangée au caséinate de sodium. Le mélange additionné de l'alginate de sodium est extrudé dans une solution de chlorure de calcium, ce qui donne des fibres comestibles. Après avoir été gelées, décongelées, habillées d'alginate de sodium, regroupées, passées au moule avec du chlorure de calcium, ces fibres constituent un produit analogue à la chair de crabe.

Viandes. De nombreux brevets ont été déposés à ce sujet. Avec la montée vertigineuse du prix de la viande et l'apparition de nouvelles sources de protéines, la technologie a créé des produits moins coûteux en utilisant la protéine végétale ou la protéine animale de morceaux peu demandés, les déchets de poissons, les reliquats de volailles : le lien est constitué par l'alginate de sodium ou de calcium. Boyer fut le pionnier en 1940 : il utilise la fibre de soja pour obtenir des « viandes » en la solubilisant, la cassant, la reformant d'une façon comparable à la fibre musculaire. Selon les ingrédients que l'on ajoute, on peut modifier l'élasticité, la teneur en eau, la stabilité à la congélation et à la décongélation, la dureté au mâcher. Deux pratiques sont utilisées ; soit on mélange un groupement de fibres à une solution d'hydrocolloïde, soit on fait passer chaque fibre dans le colloïde pour la recouvrir d'une pellicule et on les assemble ensuite. Le liant est constitué par l'alginate de sodium, du carbonate de calcium et de l'acide lactique. A partir de cette méthode, on peut obtenir n'importe quel morceau (« entrecôte », « gigot », « escalope »).

Autres produits. On arrive à fabriquer du caviar avec la gélatine, l'alginate de sodium et une protéine. La solution « alginate de sodium + protéine + goût + colorant + sel » tombe goutte à goutte dans une solution de chlorure de calcium. En faisant varier la taille de la goutte, la concentration en chlorure de calcium, la concentration en alginate de sodium, le temps de trempage, on parvient à la structure et à l'apparence du caviar. Les morceaux de « fruits » pour crèmes glacées, yaourts, gelées, confitures, pâtisseries, les morceaux de poivron pour pizzas, les feuilles de « choux » pour boules de viande suédoises, les boules de viande pour conserves, les carottes et les champignons pour conserves sont fabriqués à l'aide de sels d'alginate selon des procédés voisins de ceux décrits ci-dessus.

Confitures, pâtés. Pendant longtemps, on provoquait la gélification des confitures avec de la pectine. Mais cette gélification exige beaucoup de sucre. On obtient le même résultat en remplaçant la pectine par de l'alginate de sodium qui joue en même temps un rôle stabilisateur permettant une meilleure conservation ; on pourra mettre moins de sucre jusqu'à réaliser des confitures allégées. Le liant des pâtés de riz, de légumes, de poissons fait aussi appel aux alginates.

Protection des plats. Pour protéger certains plats, ou certains produits, on les trempe dans l'alginate de sodium puis dans une solution de chlorure de calcium : la pellicule d'alginate de calcium se forme tout autour ; le plat pourra être placé tel quel au four.

La liste n'est pas exhaustive ; elle s'allonge de jour en jour, tant l'avantage à employer les alginates dans l'alimentation est élevé. Il y a certes des colloïdes concurrents ; mais l'aptitude des alginates à produire de fortes viscosités et de fortes gélifications avec des concentrations relativement faibles qui ne modifient ni la couleur, ni la texture, ni l'odeur du produit initial les fait souvent préférer.

INDUSTRIE DU PAPIER

L'industrie du papier utilise l'alginate comme apprêt de surface : mélangé à l'amidon, il donne un film continu et doux sans barbules.

S'il s'agit de papiers ou de cartons qui doivent être vernis, l'addition d'alginate donnera du lustre à la surface ; on utilise généralement 5 à 10 % d'alginate dans l'amidon. Pour obtenir un fin apprêt du papier d'emballage, on fait appel à un papier contenant 5 à 25 % de carbonate de calcium ; l'alginate de sodium mis par dessus se transforme en film d'alginate de calcium, résistant au solvant et ayant une faible porosité. On associe souvent cet alginate à l'amidon (6 à 20 parts) ou avec un alcool polyvinyle pour renforcer la douceur de surface.

Pour fabriquer des papiers de très haute qualité à un prix modique, l'industrie a mis au point des systèmes en continu où le papier défile à 1 000 m par minute dans un mélange argile + latex synthétique : 1 % d'alginate de sodium est ajouté à l'empois pour maintenir la viscosité constante et éviter l'évaporation. Une lame balayant le papier enlève l'excès d'empois ; si la viscosité changeait, la lame enlèverait trop ou pas assez d'empois, ce qui conduirait à une surface de papier irrégulière. On fait appel à des alginates de haute viscosité (alginate de *L. digitata*) à un taux de 0,4 à 0,8 % par rapport à l'argile sèche.

L'incorporation d'alginate d'ammonium dans la pâte à papier joue le rôle de retardant au feu.

ÉLECTRODES DE SOUDURE

L'habillage des électrodes de soudure a pour rôle de maintenir toute l'énergie du courant électrique dans un seul flux et pour contrôler les conditions au voisinage immédiat de la soudure. Le silicate de sodium constitue ce revêtement isolant ; mais, humide, il coule. Pour le maintenir, on l'épaissit avec de l'alginate de sodium et de potassium lorsque la température de séchage de l'électrode est modérée. Cela concerne les électrodes à revêtement cellulosique et minéral « acide ».

L'alginate de sodium peut aussi être utilisé pour les électrodes basiques. Mais, on préfère de l'alginate de calcium avec un peu d'alginate de sodium pour régler la viscosité. Si on utilisait uniquement l'alginate de sodium, à la température de séchage qui doit être élevée, celui-ci, en perdant son eau, se craquellerait. Ce n'est pas le cas de l'alginate de calcium qui, contenant peu d'eau, reste uniforme. Le mélange silicate de sodium, alginate de calcium et un peu d'alginate de sodium est thixotropique : la viscosité baisse au moment de l'habillage de l'électrode par extrusion, ce qui facilite l'opération.

Pour les électrodes à faible taux d'hydrogène, on emploie 0,4 à 1,22 % d'alginates ; pour celles de type acide ou organique (cellulosique) 0,15 à 0,25 % ; pour celles devant être séchées à 450°C. On préfère 0,4 à 0,6 % d'un mélange d'alginate de calcium et d'alginate de sodium. La firme Protan s'est spécialisée dans ce genre de production. Lorsque les industries navales et aéronautiques sont en pleine activité, la demande en électrodes s'élève ; celle en alginates aussi.

INDUSTRIE PHARMACEUTIQUE

L'acide alginique est insoluble dans l'eau, mais il s'hydrate considérablement, jusqu'à cent fois son volume initial. Cette propriété en fait un agent désintégrant dans les comprimés. Il est plus cher que les agents traditionnels (amidon), mais il est beaucoup plus efficace et son coût par rapport à celui du comprimé est négligeable car il en faut très peu, beaucoup moins que d'amidon. Il est ajouté pendant le processus de granulation.

L'alginate de sodium est employé dans les médicaments pour les épaissir ou pour maintenir des particules en suspension. L'alginate propylène glycol est utilisé pour stabiliser les suspensions acides.

L'alginate de sodium associé à du carbonate de calcium constitue le contenu de capsules absorbables permettant de protéger l'inflammation du haut de l'estomac et de l'oesophage contre les projections gastriques acides et protéolytiques. L'acide de l'estomac précipite l'alginate de sodium en fibres d'acide alginique ; il décompose le carbonate de calcium avec dégagement de gaz carbonique : le gaz carbonique entraîne les fibres d'acide alginique à la surface du contenu gastrique ; il se forme ainsi un barrage d'acide alginique stable qui empêche les projections vers l'oesophage : ce produit connu sous le nom de Gaviscon est fabriqué par la Société Beecham.

Les empreintes dentaires font appel à l'alginate de calcium associé à un retardateur.

Les alginates sont aussi des éléments de régime, particulièrement dans les biscuits qui, en gonflant lorsque l'acide gastrique précipite l'acide alginique, jouent le rôle de coupe-faim sans apporter de calories. En permettant la formation de « fruits reconstitués » pauvres en pulpe de fruit et en sucre, en permettant la création de confitures pauvres en sucre mais néanmoins bien gélifiées et se conservant bien, les alginates interviennent dans la diététique et le traitement du diabète.

L'alginate de calcium en fibres permet la formation de tampons hémostatiques qui ne collent pas à la plaie en raison d'un film d'alginate de calcium qui se forme au-dessus de la blessure. Le calcium présent favorise la coagulation du sang.

On utilise l'alginate dans les cas de contamination radioactive. Ajouté à l'alimentation contaminée par du strontium, l'alginate de calcium fixe celui-ci et l'entraîne hors de l'organisme. Il a un pouvoir de captage tel qu'il en élimine 98 à 99 %, alors que la carboxycellulose arrive à peine à en retenir 75 %. On traite également avec l'alginate de sodium des malades absorbant trop de fer, ce qui déséquilibre leur métabolisme. Dans ce cas, on additionne à la nourriture un pourcentage d'alginate de sodium qui aura pour action de fixer le fer et de le retenir dans les fèces. Le patient reçoit ensuite une dose calculée de fer (on y ajoute une dose de calcium car l'alginate élimine également le calcium du bol alimentaire).

DIVERS

La firme Protan emploie les alginates pour enrober et lier *la nourriture pour animaux aquatiques* spécialement faite avec les abats de poissons et de volailles.

Les films d'alginate sont peu collants sur certaines surfaces : les alginates insolubles dans un solvant non aqueux constituent des *films séparateurs* pour les moules de fonderie, qui peuvent être détachés facilement de la moulure, des feuilles de papier plastique, des plaques de résines synthétiques ou des planches décoratives formées par pression à chaud.

L'alginate à 1 % est utilisé pour fabriquer *des bois de synthèse* où l'amidon sert de colle. Il permet de stabiliser la colle et de régler, par la viscosité, le taux de pénétration.

Pour *le traitement des eaux* et plus précisément pour l'abaissement de la turbidité, on utilise l'alginate de sodium : une fois celui-ci dissous dans le milieu, on abaisse le pH à 3 ; les fibres d'acide alginique qui se forment créent un nuage qui sédimente rapidement, entraînant vers le fond toutes les particules en suspension. Des vins que l'on veut clarifier, des bières, le jus de betterave destiné à la fabrication du sucre sont traités selon le même procédé : on accélère ainsi la décantation d'où une utilisation plus fréquente des cuves.

Des pulvérisations d'alginate semi-raffinés sur les bas-côtés des autoroutes favorisent la *stabilisation des bordures*, celle des graines et de la végétation qui s'y développent ; la pluie qui ruisselle s'écoule sans raviner le sol, dont les particules sont liées par les sels de l'acide alginique.

L'épaississement du latex pour la *fabrication des pneus* fait aussi appel aux alginates, notamment l'alginate d'ammonium.

La fabrication des *pellicules cinématographiques* s'effectue par un mélange de gélatine et d'alginate : ce dernier abaisse le point de fusion de la gélatine. L'alginate de sodium protège les pièces sensibles et les objectifs des appareils photographiques et des caméras contre les poussières, les graisses, les traces de doigts et les rayures.

L'alginate de calcium dissous dans l'ammoniaque coloré ou incolore, additionné d'un insecticide pénètre, *colore et protège le bois* sur lequel on l'étend.

Le plâtre et les peintures sont épaissis par des sels d'alginate. L'eau sous pression injectée dans les puits de pétrole pour activer la montée de ce dernier est épaissie de la même façon.

L'imperméabilisation des tentes, des parapluies et des vêtements s'obtient par imprégnation avec un sel d'alginate insolubles (Ca Alg).

ACIDE ALGINIQUE ET BIOTECHNOLOGIES

Beaucoup de synthèses ou de conversions sont réalisées au moyen de biocatalyseurs, tels les enzymes ou les cellules contenant ces enzymes. On peut citer pour exemple d'enzymes celles intervenant dans la conversion de glucose en fructose qui est plus « sucré », la production d'acides aminés pour la nourriture, la synthèse de nouvelles pénicillines par hydrolyse de la pénicilline G. La conversion d'amidon en éthanol, la fermentation de la bière, la production de yaourts font appel à l'action de cellules.

Pour être utilisables sur une grande échelle, les biocatalyseurs doivent être sous une forme concentrée et doivent pouvoir être retirés du milieu. Cela se faisait, au début, en fixant les cellules ou les enzymes sur un support immobile ou dans une sphère : la surface de contact avec le substrat était faible et les réactions lentes. De plus en plus, on préfère employer les cellules vivantes plutôt que d'extraire et d'utiliser les enzymes, parce que les cellules sont des systèmes « pluri-enzymes » plus efficaces que l'enzyme isolée. La fixation, l'immobilisation et le groupement des cellules accroissent la stabilité et la durée de vie. Ainsi, une suspension cellulaire a une longévité de deux à trois jours, un groupement peut vivre plus de trente jours.

Les alginates constituent un excellent milieu pour l'englobement car ils permettent la pénétration des substances nutritives et la diffusion des produits fabriqués. La suspension cellulaire est mélangée à de l'alginate de sodium à 2 ou 4 % et le tout est extrudé en goutte à goutte à travers une grille dans une solution de chlorure de calcium à 0,05 ou 0,1 N (Figure 8). Une peau se forme autour, constituant une « bille », puis, à mesure que le calcium pénètre, la « bille » se gélifie. La taille de la « bille » est déterminée par le diamètre des pores de la grille, généralement 0,2 à 3 mm. Les « billes » peuvent être séparées, utilisées directement ou séchées avant utilisation. Le séchage diminue la taille ; on peut donc augmenter le nombre de « billes » par volume, ce qui augmente la force d'action. On fait appel aux alginates ayant une très forte force de gel, c'est-à-dire un rapport M/G bas : stipe de *L. hyperborea*, *Sargassum* de Malaisie et du sud de l'Inde, *Cystoseira* du Sri Lanka.

On peut, de la même façon, enfermer les enzymes et les catalyseurs. Pour les levures, Johansen et Flink (1986) préconisent la méthode suivante : la levure est mélangée à une solution d'alginate de sodium avec un sel de calcium insoluble et du D glucono 1-5 lactone ; ce dernier s'hydrolyse lentement, abaisse le pH du milieu, ce qui décompose le sel de calcium et libère peu à peu les ions Ca^{++} ; ceux-ci, en s'associant à l'acide alginique, provoquent la gélification : on obtient un produit à action fermentaire homogène.

Ainsi, l'immobilisation par l'alginate de calcium peut être réalisée dans des conditions douces qui ne modifient pas le métabolisme cellulaire et l'activité des cellules reste stable pendant de longues périodes tant que le pH reste neutre et que

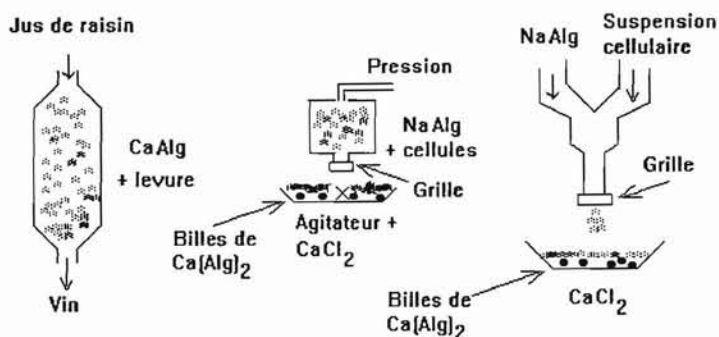


Figure 8 – Diverses utilisations de l'alginate de calcium pour l'immobilisation d'organismes vivants.

le milieu ne contient ni citrates ni phosphates qui fixeraient les ions Ca^{++} et détruiraient le gel. On notera qu'il existe un moyen de stabiliser le gel d'alginate de calcium dans un milieu à pH acide : le brevet a été pris par Birnbaum en 1981. L'alginate de calcium supportant aisément les températures de 0 à 100°C, il peut être stérilisé. En outre, il est dépourvu de toxicité. Les cellules, les enzymes, les catalyseurs peuvent être récupérés en utilisant des agents absorbant ou chélatant le Ca^{++} , tels que EDTA et les polyphosphates.

Le nombre de procédés utilisant l'immobilisation cellulaire par les alginate est très élevé et beaucoup de pratiques sont actuellement à l'étude.

- production d'alcool (éthanol) à partir de sucre par levures immobilisées ;
- production de vins à partir de jus de raisin par levures immobilisées ;
- brassage de la bière par levures immobilisées (Masschelin, Ste Kirin) ;
- production de yaourt en continu (travaux de Prevost *et al.*, 1985) ;
- production de butanol et isopropanol par fermentation ;
- production d'acétone ;
- production de prédnisolone pour la synthèse de l'hydrocortisone ;
- refermentation des vins en bouteille, procédé utilisé pour le « Champagne » (brevet Bidan - Divies - Dupuy, 1978).

De la même façon, on cherche à créer des organes artificiels en piégeant dans une capsule d'alginate des cellules sécrétrices telles que celles produisant de l'insuline dans les îlots de Langerhans, capsule que l'on envisage de placer dans le corps des diabétiques. La présence de l'enveloppe polysaccharidique qui empêche le passage des lymphocytes « tueurs » évite les phénomènes de rejet.

L'immobilisation des cellules et des enzymes dans l'alginate permet de lever un certain nombre d'obstacles que rencontrait le génie enzymatique : la faible stabilité de la protéine en dehors de la cellule, la difficulté de manipulation et de récupération, la contamination par d'autres molécules ou autres cellules. Le tableau 5 regroupe un certain nombre d'exemples où l'action est menée par des cellules immobilisées dans l'alginate de calcium.

La figure 8 bis montre comment s'effectue la production de yaourt en continu. Le lait aspiré du réservoir n° 1 est envoyé dans le bac n° 2 par la pompe p1. Là, il se trouve en mélange avec des capsules d'alginate de calcium contenant la bactérie *Lactobacillus bulgaricus* qui produit l'acide lactique, base du yaourt. Un système « pH » a pour rôle de maintenir le pH optimal. Le jus du bac n° 2 est amené par la pompe n° 2 dans le bac n° 3 servant de tampon de maturation avant d'être entraîné par la pompe n° 3 vers la buse remplissant les pots.

L'utilisation des microorganismes inclus dans l'alginate de calcium va sans doute connaître des développements importants dans les domaines suivants, la fermentation à forte productivité grâce à des confinements cellulaires élevés, l'utilisation de microorganismes obtenus par génie génétique, la diminution des dérives génétiques, la gestion des cultures mixtes performantes.

Tableau 5 – Diverses utilisations de l'alginate de calcium pour l'immobilisation des cellules vivantes.

PRODUITS OBTENUS	CELLULES IMMOBILISEES DANS L'ALGINATE	NATURE DES ORGANISMES
Acide lactique	<i>Lactobacillus bulgaricus</i>	Bactéries
Vin	<i>Leuconostoc ænos</i>	Bactéries
Ethanol	<i>Saccharomyces cerevisae</i>	Levures
Anticorps monoclonaux	Hybridomes	Cellules animales
Insuline	îlots de Langerhans	Cellules animales
Acétone butanol	<i>Clostridium acetobatylicum</i>	Bactéries
Eau potable	<i>Pseudomonas denitrificans</i>	Bactéries
Ethanol	<i>Zymomanas mobilis</i>	Bactéries
α amylase	<i>Bacillus subtilis</i>	Bactéries
Acide L aspartique	<i>Escherichia coli</i>	Bactéries
Hydrocarbure	<i>Botryococcus braunii</i>	Microalgues
Eau potable	<i>Scenedesmus fragilis</i>	Microalgues
Ammonium	<i>Anabæna</i>	Cyanophycées
Glutamate	<i>Synechococcus</i>	Cyanophycées
Acide citrique	<i>Aspergillus niger</i>	Champignons
Pénicilline	<i>Penicillium sp.</i>	Champignons
Ergotoxine	<i>Claviceps purpurea</i>	Champignons
Actinomycine	<i>Streptomyces parvillus</i>	Champignons
Acide giberellique	<i>Fuvarum sp.</i>	Champignons
Alcaloïdes	<i>Daucus carota</i>	Cellules de végétaux supérieurs
Digitoxines	<i>Digitalis lanata</i>	Cellules de végétaux supérieurs
Epuration du sang	Hepatocytes du rat	Cellules animales

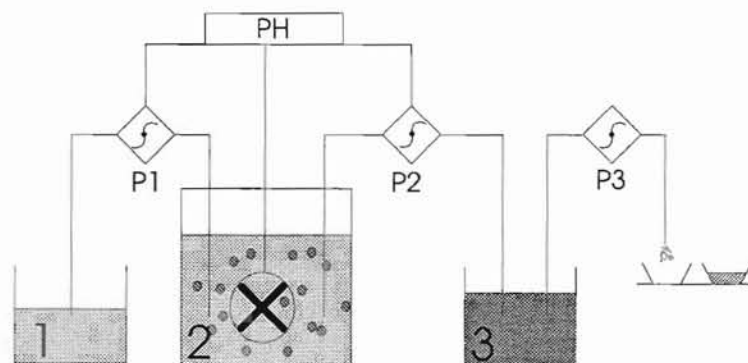


Figure 8 bis – Fabrication en continu de yaourt au moyen de bactéries immobilisées dans des billes d'alginate de calcium.

MARCHÉ

Parfois, un colloïde peut en concurrencer un autre ; parfois, un seul colloïde peut intervenir dans une situation donnée. Souvent, les alginates sont en compétition avec les colloïdes obtenus à partir des plantes terrestres (guar, caroube) ou des dérivés de la cellulose, carboxyméthylcellulose (CMC) et carboxyéthylcellulose (CEC).

Le prix est un facteur important, mais il n'est pas le seul à influencer le choix du client. Ce choix est aussi déterminé par la constance de la qualité et de la reproductivité de l'action. L'acheteur utilise moins de 1 % de colloïde dans le produit final. Ainsi, une différence de 20 % dans le coût du colloïde n'a pas d'incidence sur le prix de revient du produit fini. Un client satisfait du colloïde ne prendra pas le risque d'en changer, même s'il y a une différence de prix avec un colloïde concurrent. Les marques vendues ont donc une position solide. Pour s'imposer, un groupe devra avoir aussi une équipe commerciale très efficace, n'hésitant pas à faire de très nombreux tests pour convaincre. Cela demande une bonne connaissance de l'industrie cliente.

Il y a en fait deux types d'acheteurs : ceux qui utilisent de grandes quantités et qui ont leurs propres ressources de colloïdes (ce sont les compagnies qui préparent les mélanges) et ceux qui sont de petits utilisateurs, mais qui réclament constamment un support technique adapté à leur problème. Ces derniers sont plus exigeants, mais, à terme, c'est cette catégorie qui rapporte le plus car ils demandent des formules spécifiques au prix fort et, une fois satisfaits, ne changent pas de source.

Ainsi, les producteurs d'alginates vendent directement aux grands consommateurs. Pour les petits clients, ils préfèrent passer par des agents intermédiaires qui s'occuperont de pénétrer eux-mêmes les marchés et assureront le service après-vente nécessaire. Ces agents doivent, en amont, bien connaître les caractéristiques du phycocolloïde et, en aval, avoir une bonne connaissance de l'industrie du client ; l'idéal serait d'avoir un agent par type d'industrie ; exemple : un agent pour la filière alimentaire.

Le marché des alginates est estimé entre 30 000 et 35 000 t d'acide alginique sec. La production de la Chine, déclarée à 10 000 tonnes par les officiels chinois, n'intervient qu'épisodiquement du fait que la consommation intérieure en absorbe la majeure partie. On distingue trois qualités d'alginates :

- Le grade NF à destination pharmaceutique, accordé par la National Formulary,
- Le grade FOOD à destination alimentaire accordé par le Food Chemical Codex,
- Le grade Technique.

En 1990, les prix étaient pour l'alginate de sodium :

- NF : 60 à 70 F le kg
- FOOD : 30 à 50 F le kg
- Technique : 25 à 30 F le kg

IDENTIFICATION DES PHYCOCOLLOÏDES

Tableau 6 – Caractéristiques des trois principaux phycocolloïdes industriels.

Phycocolloïdes	Monomère	OSO ₃ ⁻ %	3,6 Anhydro	Géification	T*	Force du gel 1,5 % g.cm ⁻²	Viscosité à 1 % mPa.s ⁻¹	Stabilité pH
Agar	Galactose	4-5	nombreux	spontanée réversible synérèse hystérèse	stérilisable sans dégradation	200 à 1 500 rigide	-	5 à 8
Carraghénane	Galactose	20-24	+ 50 % chez kappa et iota rare chez lambda	Présence de Ca et K, de protéines, de caséine	sensible avec dégradation	doux	< 800	5 à 8 (à froid)
Alginate	Acide mannuronique Acide guluronique	0	0	en présence de cations bi ou trivalents gel non réversible	ininflam- mable	très dur	1 000 à 5 000	5 à 11 exception 3 (APG*)

* Alginate propylène glycol.

CHAPITRE II

LA CULTURE DE *MACROCYSTIS PYRIFERA* (L.) C.A. AGARDH EN CALIFORNIE

La culture de *Macrocystis pyrifera* (L.) C.A. Agardh diffère des autres types parce qu'il s'agit d'une algue de grande taille, occupant par pied un large espace (10 m²) et qui a une longévité de 8 à 10 ans.

POSITION SYSTÉMATIQUE ET DISTRIBUTION

Le genre *Macrocystis* appartient au phylum des Chrysophytes, à l'embranchement des Phéophycophytes, à la classe des Phéophycées, à la sous-classe des Hétérogénératés, à l'ordre des Laminariales et à la famille des Lessoniacées.

Son aire de répartition (Setchell, 1932 ; Papenfuss, 1942 ; Moore, 1943 ; Scagel, 1948 ; Cribbs, 1954 ; Neushull, 1959) s'étend le long des rivages antarctiques et subantarctiques (îles antarctiques, Terre de Feu, côtes chiliennes, Sud argentin, Afrique du Sud, Nouvelle-Zélande). Mais, on en trouve aussi dans l'hémisphère nord, des côtes californiennes à l'Alaska (Figure 9).

Depuis les travaux de Womersley (1954), qui a fondé la monographie du genre sur l'aspect du crampon (Figure 10), on admet l'existence de trois espèces : *Macrocystis pyrifera*, (L.) C.A. Agardh, *Macrocystis integrifolia*, (Bory), *Macrocystis angustifolia*, (Bory).

Chez *Macrocystis pyrifera*, le crampon est constitué d'haptères naissant à la base de la partie dressée. Chez *M. integrifolia* et *M. angustifolia*, le crampon se compose d'une partie rampante d'où émergent les haptères. Pour *M. integrifolia*, la zone rampante est légèrement aplatie, presque cylindrique, et les haptères naissent sur les trois côtés tournés vers le substrat; la foliole est à bord lisse. Pour *M. angustifolia*, la zone rampante est très aplatie et les haptères naissent uniquement sur deux bords parallèles; la foliole est dentelée.

On note cependant qu'entre *M. pyrifera* et *M. angustifolia* il existe des intermédiaires, notamment *M. pyrifera* variété « Terre de Feu » (North, 1971), chez laquelle la base du stipe s'élargit au point de naissance des haptères jusqu'à la constitution d'une ébauche de zone rampante.

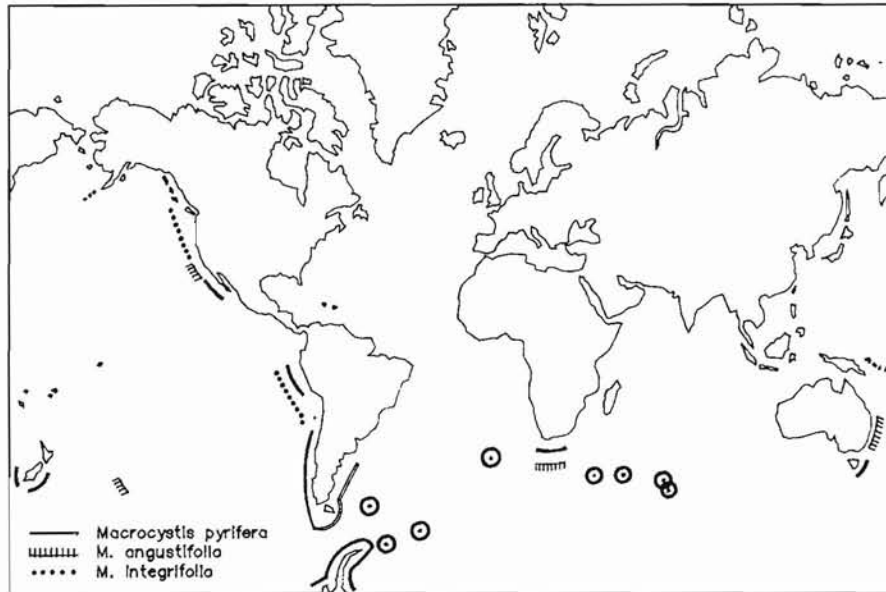


Figure 9 – Aire de répartition de *Macrocystis pyrifera*, *M. angustifolia*, *M. integrifolia* (d'après Womersley (1954)).

La culture de *Macrocystis pyrifera* n'est réalisée que sur le rivage californien.

Macrocystis pyrifera se développe sur des fonds rocheux situés généralement entre -15 et -20 m. Mais, certains individus se fixent parfois plus près du littoral (jamais moins de 6 m de fond) ou plus profondément (jusqu'à 40 m). C'est donc une algue des mers profondes préférant les localités où elle peut être protégée de la violence des vagues. Le thalle est constitué de trois parties (Figure 11) :

- à la base, un système de fixation composé d'haptères divisés dichotomiquement qui cramponnent l'algue au substratum rocheux,
- partant de ce système volumineux, des axes dressés en nombre variable selon l'âge du plant,
- fixées sur ces axes, des folioles allongées, chacune munie sur son pédicelle d'un renflement, sorte de flotteur ou « pneumatocyste ».

Grâce à ces flotteurs, l'algue a un port dressé ; sa partie supérieure s'étale à la surface de la mer formant un radeau végétal. Des thalles de 150 m de long pesant plus de 200 kg ont été signalés, mais la taille moyenne d'un adulte se situe entre 50 et 70 m pour un poids pouvant aller de 80 à 90 kg. *Macrocystis pyrifera* est, de ce fait, la plus grande algue connue. Les peuplements de cette espèce occupent le tour des îles antarctiques, le sud de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande, l'extrême-ouest de l'Afrique, le littoral s'étendant de la frontière chilio-péruvienne à la Terre de Feu et le long des côtes californiennes.

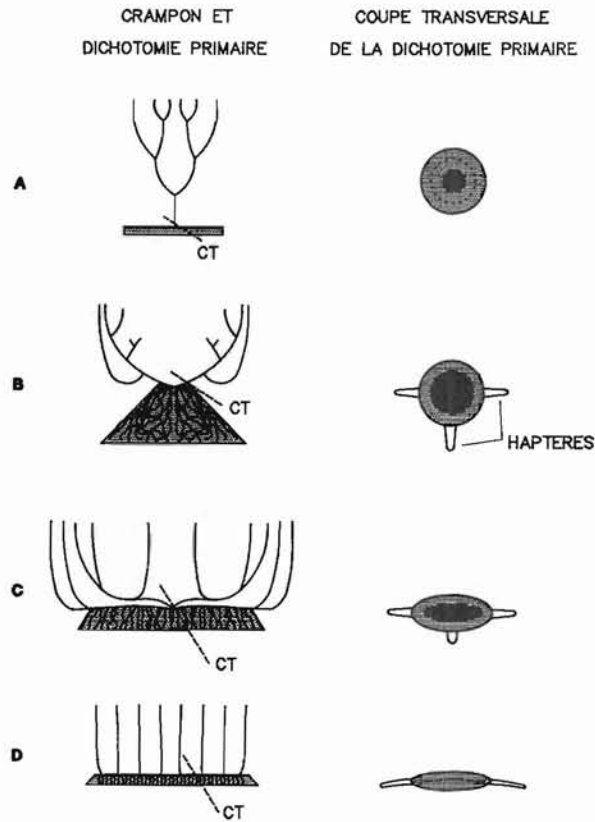


Figure 10 – Aspect du crampon permettant d'identifier les espèces du genre *Macrocyctis*.
On notera cependant que l'on trouve dans la nature des cas intermédiaires issus sans doute d'hybridations, d'après Serchell (1932), Womersley (1954), Neushull (1959). A : *M. pyrifera* ; B : *M. Pyrifera* « Terre de Feu » ; C : *M. integrifolia* ; D : *M. angustifolia*.

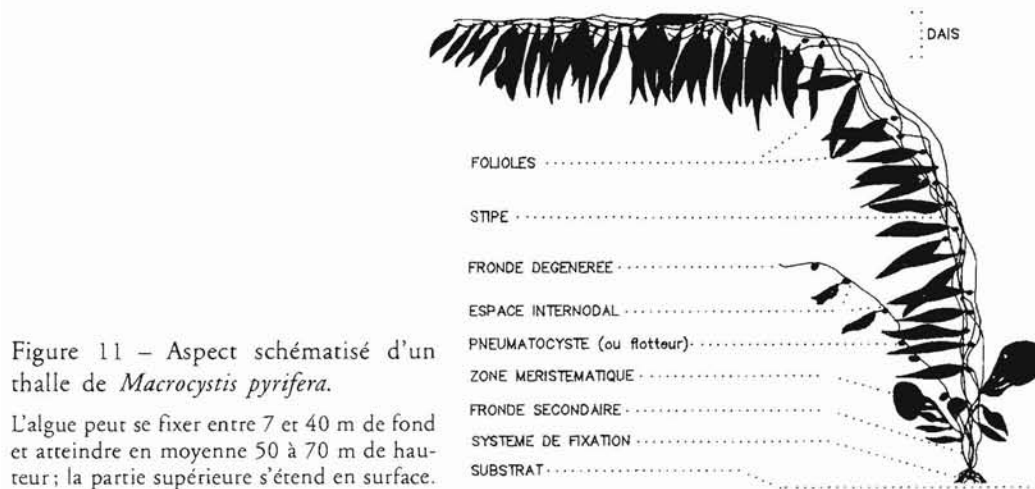


Figure 11 – Aspect schématisé d'un thalle de *Macrocyctis pyrifera*.

L'algue peut se fixer entre 7 et 40 m de fond et atteindre en moyenne 50 à 70 m de hauteur ; la partie supérieure s'étend en surface.

Macrocystis integrifolia se fixe entre 4 et 7 m de fond. Dans certaines criques des côtes chiliennes (à Ventana près de Concepcion par exemple), on peut l'atteindre à marée basse. On trouve aussi des champs de *M. integrifolia* du nord de la Californie à l'Alaska ; des plants fixés ont été repérés par 5 m de fond près de Sitka (57° de latitude nord).

Macrocystis angustifolia, reconnaissable à ses folioles longues à bord lisse, constitue des peuplements sur les rives australiennes, tasmaniennes et sudafricaines, à des profondeurs de 2 à 6 m.

La culture concerne uniquement *Macrocystis pyrifera*. Elle est réalisée le long des côtes californiennes depuis 1963. Les efforts consentis sont liés au fait que *Macrocystis pyrifera*, qui constitue pour les rivages de la Californie une ressource de grande valeur, était depuis 1940 en régression persistante. D'après les archives, les statistiques de récolte, les vieilles cartes et les photographies, on évalue à plus de 250 km² la superficie occupée par cette espèce avant 1940 en une bande continue entre Santa Barbara et la frontière mexicaine. Il ne restait plus que 130 km² en 1955 et moins de 90 km² en 1963 répartis en bosquet épars (Figure 12).

Avant la culture proprement dite, l'entreprise de restauration a consisté, d'abord à définir les causes de la régression et à les neutraliser pour inverser la tendance, ensuite à reconstruire les champs tels qu'ils étaient avant 1940. Enfin, on s'est orienté vers la création de nouveaux peuplements.

IMPORTANCE ÉCONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE DE L'ESPÈCE

VALEUR INDUSTRIELLE

Avec une teneur en acide alginique de 18 à 27 % selon la saison, *Macrocystis pyrifera* est un alginophyte de valeur. A la concentration de 1 %, à pH 8, en solution aqueuse à 20°C, l'alginate de sodium correspondant donne des viscosités de 500 à 700 mPa.s⁻¹. Le rapport acide mannuronique-acide guluronique (1,56) en fait plus un colloïde épaississant qu'un gélifiant. C'est donc un extrait de valeur inférieure à celui délivré par *Laminaria digitata* (viscosité : 700 à 1 000 mPa.s⁻¹ ; teneur 19 à 32 %, Pérez, 1969) ; mais cet handicap est largement compensé par la quantité de matière disponible et le coût relativement peu élevé de la récolte.

Cette espèce constitue l'approvisionnement de l'industrie nord-américaine des algines : la « Kelco Company » installée à San Diego. Elle assure aussi l'approvisionnement (25 000 t) de la société « Ocean Lab » qui s'est spécialisée dans la production de farines d'algue pour l'alimentation animale, l'agriculture et la thalassothérapie.

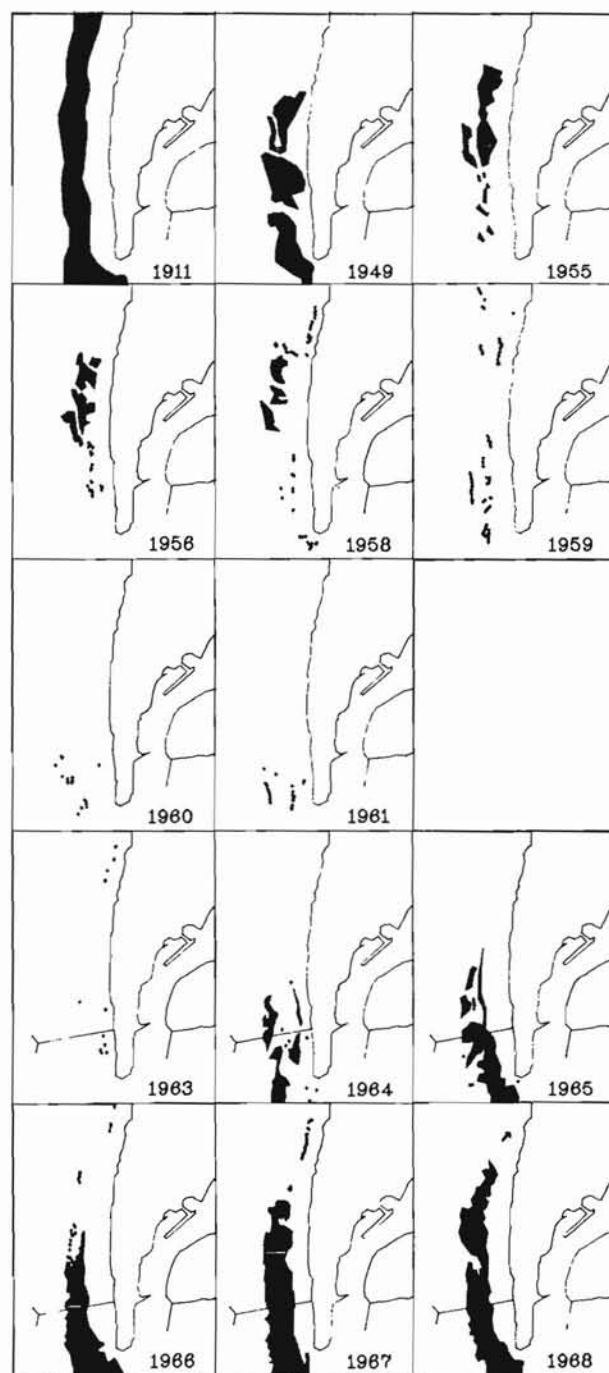


Figure 12 – État du peuplement de *Macrocystis pyrifera* de 1911 à 1968.

Au début, 250 km², la régression entre 1920 et 1961, puis la reconstruction jusqu'à l'état actuel (d'après North, 1981).

Le tonnage frais prélevé varie selon les années de 300 000 à 350 000 t avec une pointe à 400 000 t en 1981. Il a triplé depuis 1971. La récolte s'effectue à l'aide de grands bateaux de 100 m de long et d'une capacité de 350 t. L'avant en pointe et la puissance des moteurs permettent une vitesse élevée pour livrer l'algue à l'usine le plus rapidement possible afin de préserver intégralement la qualité. L'arrière porte l'outil de coupe : celui-ci se compose d'un tapis roulant, à mouvement ascendant, qui est poussé contre le dais végétal par le navire se déplaçant à reculons. Les frondes sont entraînées vers le haut par le déplacement du tapis et sectionnées juste à la surface de l'eau par un couple de lames travaillant en ciseaux. L'ensemble est disposé de telle sorte qu'il n'agit que sur les premiers 120 cm d'eau, hauteur imposée par la législation dans le but de préserver la ressource. Chaque thalle permet d'obtenir de 60 à 70 kg de tissus frais par an, en trois coupes espacées de 4 mois (North 1973, *com. pers.*). La récolte est homogène ; elle ne contient ni autre algue, ni caillou ; elle ne nécessite donc aucun tri.

En raison de ces caractéristiques (productivité du peuplement, facilité d'exploitation, mécanisation poussée, approvisionnement régulier de l'usine, pureté des apports), le coût de la matière végétale à la porte de l'usine atteint à peine 100 F la tonne. Par comparaison, celui des laminaires françaises dépasse 230 F. Sachant que le coût de l'algue entre pour 35 % dans le prix de revient de l'alginate, on comprend aisément pourquoi la Kelco Company a la possibilité d'obtenir un acide alginique à un prix relativement bas, donc fort compétitif. Elle se classe au deuxième rang mondial avec une production de 6 500 t d'acide alginique par an et elle a pu racheter en 1978 l'A.I.L. (Alginate Industries Limited) de Grande-Bretagne, 3^{ème} producteur mondial.

IMPACT ÉCOLOGIQUE

Les champs de *Macrocystis* diffèrent des populations algales ordinaires par le fait qu'ils constituent des forêts sous-marines. Leur influence ne se limite pas au substratum mais s'étend du fond à la surface. Ils conditionnent tout le biotope tant en ce qui concerne la vie animale que végétale.

L'espèce constitue la nourriture des herbivores marins, poissons comme *Girella nigrescens* ou *Medialuna californensis* dont les bancs consomment les jeunes folioles, échinodermes tels *Strongylocentrotus franciscanus*, *S. purpuratus* et *Lytechinus* sp. qui broutent les haptères et les bourgeons, mollusques du genre *Haliotis* tels que *H. rufescens*, *H. sorenseni*, *H. fulgens*, isopodes (*Idothea rescato*) et même gammaridés comme *Amithoe fumeralis*.

Le nombre de folioles, qui varie de 270 à 345 par m², représente une surface de 8 à 9 m² (Mac Farland et Prescott, 1950). L'existence d'un thalle se traduit donc par un accroissement considérable de la surface disponible pour la fixation d'une multitude d'épibiontes. En particulier, les bryozoaires du genre *Membranipora* (*M. serrulamella* ; *M. membranacea*) se développent sur les deux faces des folioles en

une couche pouvant atteindre 3 à 4 mm d'épaisseur. C'est elle qui donne au dais l'aspect argenté très caractéristique.

Bryozoaires et herbivores servent de nourriture à des bancs de microcarnivores tels *Chromis punctipinnis*, *Gibbonsia elegans*, *Atherinops affinis* qui, eux-mêmes, attirent (Figure 14) ou sont la proie de multitude de mésocarnivores (*Paralabrax clathratus*, *Sebastes serranoïdes*, *Scorpaena guttata*, *Pycnopolia heliantoïdes*, *Carcinus magister*, *Carcinus antennarius*, *Octopus* sp.). Ces derniers sont à leur tour recherchés ou attendus à la lisière des champs par les mégacarnivores du type *Stereolepsis gigas* dont le poids peut atteindre 35 à 40 kg. Il faut ajouter à toute cette faune les espèces attirées par thigmotropisme et les larves de crustacés, notamment les phyllosomes de *Jasus lalandei* qui se développent dans la pénombre de la « forêt ».

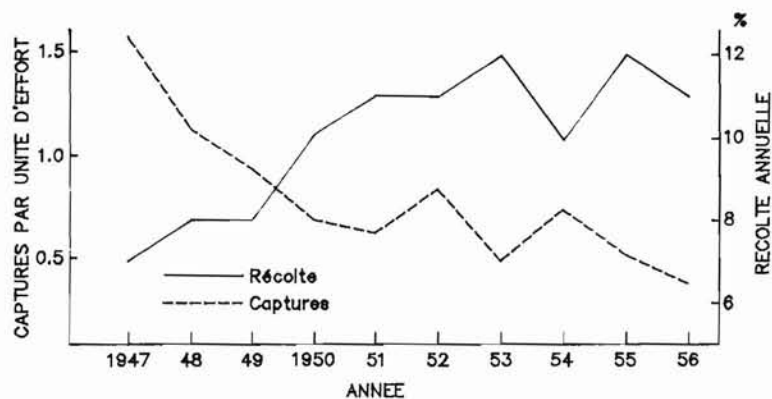


Figure 13 – Relation entre l'intensité de la récolte et le taux de capture de poissons entre 1947 et 1956.

L'accroissement des prélèvements se traduit par une baisse des tonnages pêchés. La réciproque a été également démontrée : la reconstruction des peuplements et la limitation de la récolte a pour conséquence une élévation des captures.

L'abondance animale et végétale explique pourquoi les tribus indiennes s'étaient jadis établies à proximité des peuplements de *Macrocystis*. On comprend aussi pourquoi les pêcheurs viennent y caler leurs nombreux filets et casiers. A mesure que les champs régressaient, les rendements de la pêche tant professionnelle que sportive accusaient une sensible diminution (Figure 13). Ils se sont redressés à partir de 1967, c'est-à-dire après que les effets de la restauration aient commencé à se faire sentir (Figure 12).

North (1968) a parfaitement démontré que la seule présence d'un plant de *Macrocystis* suffit à enrichir une zone faunistiquement pauvre : en effet, si l'on transpose un thalle loin du champ d'origine au milieu d'une aire sableuse déserte, on ne tarde pas à voir arriver dans les environs immédiats une quantité appréciable de crustacés (*Laxorynchus*, *Palinurus*) et de poissons (*Paralabrax*, *Sebastes*) ; si, par la suite, on remplace le végétal par un récif artificiel, la plupart des espèces rassemblées se dispersent à nouveau. *Macrocystis* n'est pas indispensable, certes, à la survie des espèces qu'il abrite ; mais, il permet une concentration puis un accroissement considérable de la biomasse. Les études (Beleau *et al.*, 1975) montrent qu'il multiplie

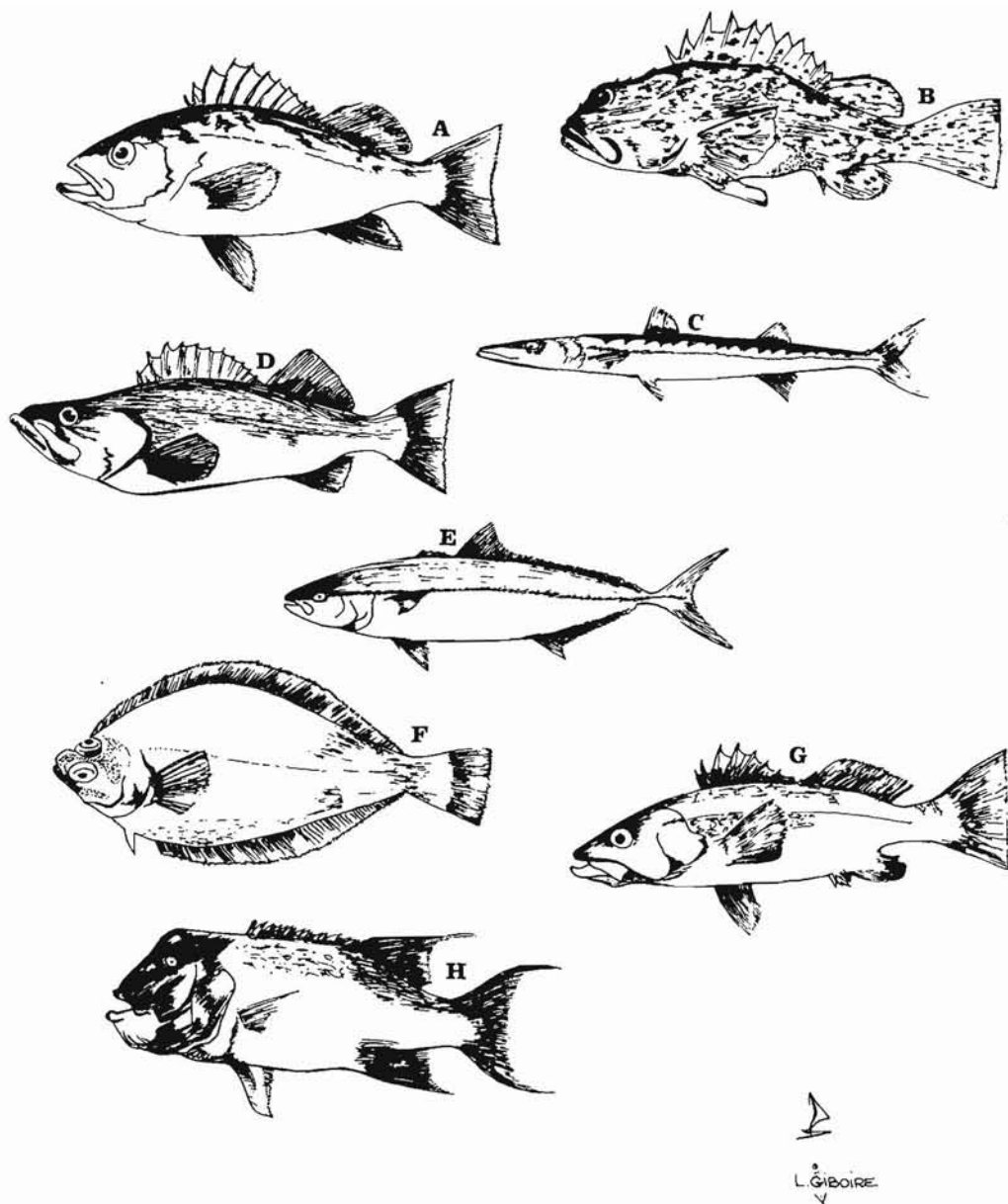


Figure 14 – Principales espèces se reproduisant et/ou évoluant dans les champs de *Macrocystis pyrifera* en Californie.

A : *Sebastodes serranoïdes* ; B : *Scorpaena guttata* ; C : *Sphyraena argentea* ; D : *Sebastodes paucispinis* ; E : *Seriola dorsalis* ; F : *Paralichthys californicus* ; G : *Paralabrax clathratus* ; H : *Pimelometopon pulchrum*.

par 5 le taux de protéines du milieu et apparaît comme un moyen moins onéreux et plus efficace que les récifs artificiels pour la valorisation des côtes.

RAISONS DE LA RÉGRESSION DES PEUPELEMENTS

Le long des côtes californiennes, l'espèce *Macrocystis pyrifera* est en équilibre biologique précaire bien qu'on soit à 500 km de la limite sud de son aire de répartition dans l'hémisphère nord. Les atteintes à cet équilibre se traduisent à l'intérieur des champs par une mortalité importante. Le rapport Limbaugh (1961) expose les trois raisons principales qui, selon les auteurs, expliquent la régression des *Macrocystis* de 1940 à 1960 ; la mortalité fut d'autant plus forte que ces causes ont agi simultanément.

RAISONS CLIMATIQUES

Pendant cinq années consécutives (1955 – 1960), la température des eaux de surface a atteint en été le long des côtes californiennes 25 °C et s'y est maintenue pendant près de deux mois. Or, on sait depuis longtemps que *Macrocystis pyrifera* supporte mal une eau au-dessus de 23 °C ; si la situation excède quinze jours, on assiste rapidement à une décoloration des folioles de surface et de la zone méristématique, ce qui perturbe la photosynthèse et la croissance. Les tempêtes d'octobre ont eu des effets dévastateurs amplifiés par le fait qu'elles s'acharnaient sur des peuplements affaiblis. Bon nombre de plants de la rangée face au large étaient arrachés ou cassés et venaient s'appuyer sur les plants de la rangée suivante, provoquant la rupture de ceux-ci ; l'ensemble s'accumulait sur la troisième ligne ; celle-ci cédait à son tour, et ainsi de suite. De larges zones ont été ainsi dénudées tandis que des milliers de thalles épaves s'entassaient le long des côtes.

RÉCOLTE

La récolte annuelle de 350 000 t de tissu frais constitue aussi une agression difficile à supporter pour des champs affaiblis. La méthode de prélèvement fut modifiée en 1958 sous la pression des organisations de pêcheurs. Le ramassage dit « en bœuf » (deux bateaux tirant un câble qui arrache les plants) fut interdit. La coupe, seule autorisée, fut limitée aux premiers 120 cm à partir de la surface, de façon à préserver les trois quarts de l'algue, les bourgeons basaux et les folioles fertiles. Elle élimine cependant les zones méristématiques et une grande partie de la couverture végétale qui assure la photosynthèse.

NUISANCES

Les grandes villes côtières, Los Angeles, Santa Barbara, San Pedro, San Diego, constituent une masse humaine qui provoque deux types de nuisances.

Nuisances directes – Elles proviennent des rejets urbains soit parce qu'ils contiennent des produits toxiques, soit parce qu'ils constituent des dépôts limoneux qui recouvrent les substrats et empêchent la fixation des éléments reproducteurs de l'algue. On a cependant observé des plants se développant au débouché des égouts. Une nuisance est aussi le fait de multiples bateaux de plaisance dont l'hélice du moteur hors-bord broie au passage la couche végétale ; la loi est intervenue à partir de 1963 pour réduire ce comportement : la circulation n'est autorisée que dans des chenaux spécialement ouverts.

Nuisance indirecte – C'est la plus néfaste et la plus insidieuse. Les rejets urbains ont provoqué la disparition de la loutre de mer, grand prédateur des oursins. Ceux-ci se sont alors multipliés jusqu'à constituer une immense population de brouteurs. Mangeant les plantules, les bourgeons et les sporophylles, ils empêchent le renouvellement des générations de *Macrocystis* ; en dévorant les haptères, ils transforment maints plants adultes en épaves qui s'échouent tôt ou tard sur le littoral. On pourrait penser que la neutralisation des causes de régression (limitation de la récolte et du nautisme, rejet des détritiques plus au large) permettrait à l'espèce *Macrocystis* de reprendre progressivement les surfaces perdues. Ce n'est pas du tout le cas. Paradoxalement, si cette algue possède une puissance méristématique exceptionnelle et une organisation relativement élaborée, elle n'en est pas moins extrêmement fragile et relativement peu compétitive.

BIOLOGIE DE *MACROCYSTIS PYRIFERA*

COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE

Entre la « forêt » de *Macrocystis pyrifera* et le littoral vit toute une flore de petite taille, *Cystoseira osmundacea*, *Callophyllis marginifracta*, *Polyneura latissima*, *Plocamium pacificum*, *Halymenia coccinea*, *Desmarestia herbacea*, *Botryocladia* sp., *Dyctiota* sp., *Gracilaria* sp., *Prionitis* sp., *Derbesia* sp., etc., ainsi que des algues de plus grande taille telles *Laminaria farlowi*, *Egregia laevigata* ou *Pterigophora californica* (Figure 15). Entre le peuplement de *Macrocystis* et le large, seul *Pelagophycus porra* parvient à s'installer ; les fonds sont trop importants pour les autres algues.

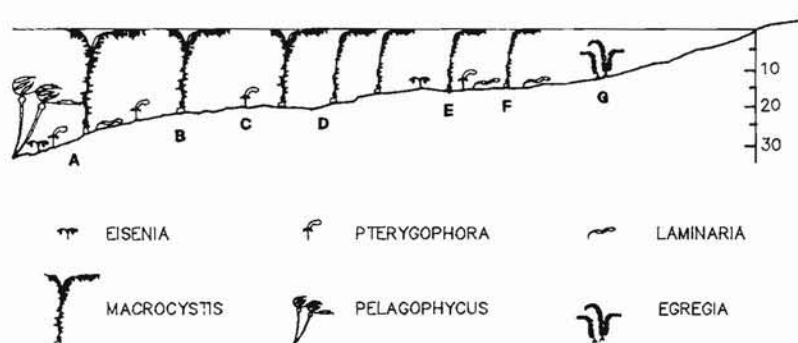


Figure 15 – *Macrocystis pyrifera* et les algues commensales implantées à la lisière des peuplements et dans les clairières.

Il est difficile alors pour *M. pyrifera* de reprendre le terrain perdu (d'après Dawson *et al.*, 1960).

Dès que les champs de *Macrocystis pyrifera* disparaissent d'une zone, les autres espèces végétales prennent immédiatement la place, aussi bien en lisière qu'à l'intérieur où elles créent des sortes de « clairières » que *Macrocystis* n'a plus la possibilité d'investir par lui-même en raison de sa faible compétitivité liée à la nature de sa reproduction et de son développement.

CYCLE DE REPRODUCTION

Au-dessus du crampon, certaines folioles sont démunies de pneumatocyste; elles sont souvent groupées par 2, 3 ou 4 et ont à la base du « limbe » un anneau bleuté : ce sont les sporophylles (Figure 16). Elles se recouvrent de taches brunes : les sores. Elles se situent généralement en 2^{ème}, 3^{ème} et 4^{ème} position sur l'axe, la première position étant occupée par le bourgeon de la prochaine fronde (Figure 17). Quel que soit le moment de l'année, on en trouve toujours quelques-unes fertiles.

Comme chez les laminaires, les sores sont principalement constitués de sacs microscopiques, les sporocystes, contenant autour de 50 cellules de 4 à 6 μm de diamètre. Chaque sporocyste, en s'ouvrant par le haut, libère une cinquantaine d'éléments biflagellés : les spores, toutes de même taille en général, bien que Levyns (1933) ait observé quelques fois des tailles différentes.

Les spores nagent 12 à 48 heures puis se fixent. Elles germent chacune en un filament qui est soit ramifié à petites cellules, le gamétophyte mâle, soit à grosses cellules et peu ramifié : le gamétophyte femelle. Certaines cellules du gamétophyte mâle libèrent leur contenu, qui, muni de deux flagelles, devient un gamète mâle (2 à 3 μm de diamètre). Quelques cellules (gamétocystes) du gamétophyte femelle accumulent des réserves et mettent leur contenu arrondi en communication avec le milieu ambiant par rupture d'une partie de leur paroi : ce contenu, poussé hors du gamétocyste, joue le rôle de gamète femelle. Lorsque le gamète mâle vient en contact

avec celui-ci, il y a fécondation et formation d'un zygote qui germe rapidement en une plantule. Le schéma (Figure 16) permet de suivre la variation du nombre de chromosomes ; la réduction chromatique a lieu sur le sporophyte au niveau des folioles.

Le délai entre la libération de la spore et la germination de la plantule, c'est-à-dire la durée de l'état microscopique, est dans la nature de 12 à 14 mois selon Neushull (1963), plus court selon North (1971), mais bien plus long selon Brandt (1923), Delf et Lewyns (1936). En fait, il dépend des conditions auxquelles sont soumis les gamétophytes. Au laboratoire, on parvient à le ramener à un mois (North, 1971). On remarque que :

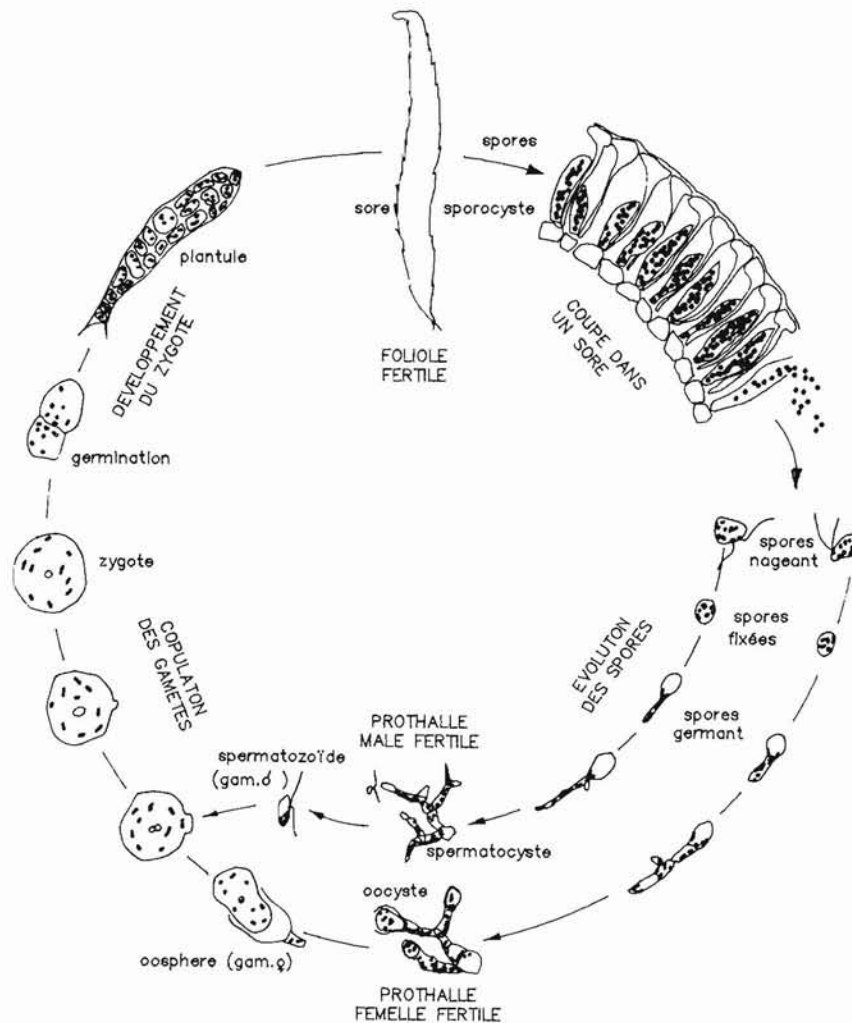


Figure 16 – Cycle de reproduction chez *Macrocyctis pyrifera*, cycle haplodiplontique typique des Laminariales.

- la période de production de spores a lieu toute l'année avec une légère baisse en avril, mai et juin ;
- les sporophylles sont à la base, donc peu affectées par la récolte qui ne prélève que le haut du thalle ;
- la quantité de spores libérées est très élevée, $3,5 \times 10^5$ d'après Neushull (1963) sur chaque face de sporophylle, ce qui fait écrire à North (1971) que chaque pied peut donner au cours de sa vie plus d'un trillion de spores (10^{18}).

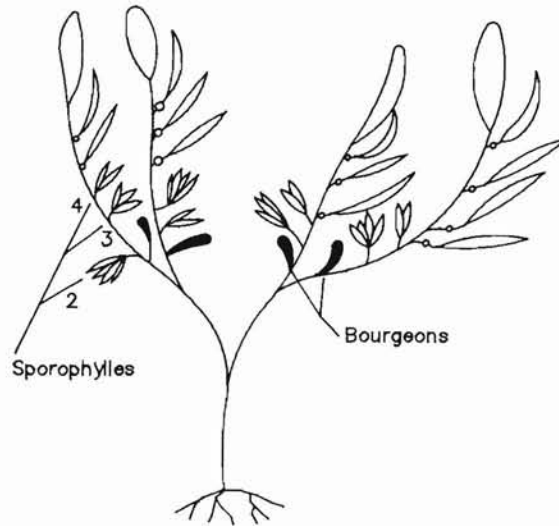


Figure 17 – Position des sporophylles sur la fronde de *Macrocyctis pyrifera*.

Elles se situent généralement aux niveaux 2, 3 et 4. Parfois, la foliole du niveau 5 peut assurer également la production de spores si celles des niveaux 2, 3 et 4 ont été détruites.

DÉVELOPPEMENT DU SPOROPHYTE

La morphologie du sporophyte a été étudiée par Skottsberg (1909) et par Setchell (1932). Le zygote germe en une plantule composée d'un court segment cylindrique, le stipe et d'une zone plus large à symétrie bilatérale, la lame (Figure 18, stade 1 et 2). La lame d'abord, le stipe ensuite, se scindent longitudinalement en deux (Figure 18, stade 3 et 4). A la fin de cette division, chacune des parties se découpe à nouveau (Figure 18, stades 5 et 6), ce qui aboutit au stade 7. Les quatre branches ainsi formées se développent vers le haut sous l'impulsion d'un méristème apical avec une nette prédominance des latérales sur les centrales : phénomène d'anisotomie décrit par Setchell (1932). C'est le méristème apical qui, en se fragmentant par sa bordure basale, donne naissance aux folioles avec un court « pédicelle » et un flotteur. Le stipe s'allonge rapidement séparant les folioles par des entre-nœuds de

plus en plus espacés. Le résultat de ces deux actions (activité méristématique et allongement) se traduit par une croissance pouvant atteindre chez les jeunes 60 cm par jour, ce qui représente l'une des productions les plus rapides enregistrées sur notre planète.

Sur la base des ramifications (Figure 18), naissent des bourgeons avec un stipe et une « aile » méristématique. Chacun d'eux va, à son tour, se développer en une *fronde secondaire* qui s'allonge très rapidement, plus vite que la fronde initiale.

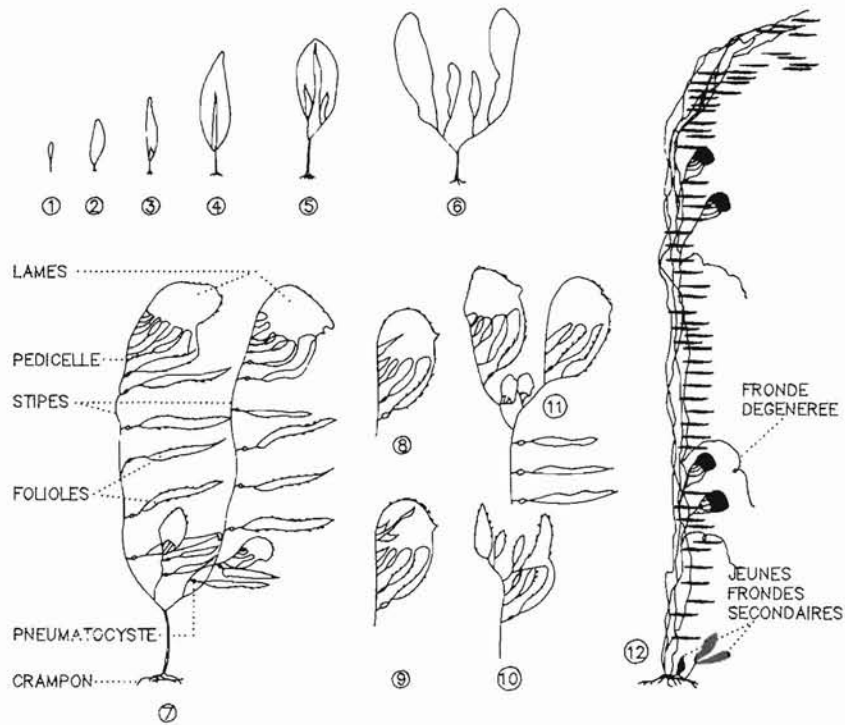


Figure 18 – Étapes du développement d'un plant de *Macrocystis pyrifera* depuis la plantule jusqu'au thalle adulte composé de frondes d'âges différents (d'après Setchell, 1932).

Sargent et Lantrip (1952), Clendenning (1971), montrent que la plupart des substances sont synthétisées au niveau de la partie supérieure recevant beaucoup de lumière puis distribuées par un système circulatoire primitif (pseudotrachéïdes) dans toute la plante et en particulier vers les frondes secondaires naissantes. Cette organisation, très évoluée pour une algue, explique la *pureté* des champs de *Macrocystis* : les frondes adultes n'étouffent pas les frondes secondaires par leur ombre : elles les aident à croître en les nourrissant par ces pseudotrachéïdes alors que les autres végétaux ne peuvent subsister sur un substratum maintenu à l'obscurité par le daïs.

Tandis que le crampon et le début du stipe ont une longévité de 8 à 10 ans, les frondes vivent seulement de 4 à 9 mois : elles dégèrent au terme de ce délai, remplacées par de nouvelles frondes secondaires. Un thalle se trouve aussi constitué par (Figure 18) :

- des frondes adultes formant le dais,
- des jeunes frondes encore sous le dais,
- des frondes dégérées dont il ne reste que quelques folioles broutées et épiphytées sur un reste de stipe,
- une base avec des bourgeons généralement en position 1, les sporophylles sans flotteur en position 2, 3 et 4; il arrive parfois qu'en position 5, se distingue une foliole normalement végétative (avec flotteur) mais devenant sporophylle lors de destruction des folioles sous-jacentes,
- un crampon avec ses nombreux haptères divisés dichotomiquement, le plus souvent fixé sur un substratum rocheux ou exceptionnellement ancré dans un sédiment vaseux, comme à Santa Barbara.

Lorsque la coupe sectionne la partie supérieure du dais, les entre-nœuds s'allongent rapidement pour amener vers la surface le plus de folioles possible tandis que les jeunes frondes secondaires, recevant plus de lumière, se développent plus vite par leur propre photosynthèse : le dais se reconstitue ainsi en moins de 4 mois. En choisissant judicieusement le moment et le lieu de la récolte, on peut assurer à l'usine un approvisionnement constant tout au long de l'année, alors qu'en France, avec les laminaires, il faut respecter une période de 3 à 4 mois pour permettre aux champs de se reconstituer.

HANDICAPS DE *MACROCYSTIS*

On peut s'étonner qu'une algue qui a un tel pouvoir méristématique et qui produit autant de spores, ne soit pas compétitive vis-à-vis du reste de la flore et ne réussisse pas à maintenir, sinon à étendre, son aire de répartition. En fait, elle a à faire face à deux types de handicaps.

Faiblesse du renouvellement intérieur

La pénombre qui caractérise le substratum d'un peuplement de *Macrocystis* et favorise l'homogénéité de celui-ci en empêchant la germination d'autres espèces, empêche aussi la germination des zygotes et le développement de nouvelles plantules de *Macrocystis* qui devraient assurer le renouvellement des générations. Le peuplement vieillit, ne se régénérant, d'ailleurs avec difficulté, que par sa lisière. Lorsqu'une partie du champ est détruite par une tempête, il n'y a pas de jeunes en sous-strate pour reconstruire immédiatement. Le temps que les zygotes en attente germent, d'autres espèces se sont implantées et leur disputent la place : il s'en suit la création de « clairières » que *Macrocystis* ne pourra récupérer.

Peu d'efficacité de la propagation des spores

La production de 10^{12} à 10^{18} spores pour un seul pied de *Macrocystis* ne doit pas faire illusion. Elle concerne toute la vie du plant qui est fertile vers le 10^{ème} mois parfois même à partir du 6^{ème}. Elle est donc beaucoup moins élevée par unité de temps. Or, l'efficacité dépend de la concentration.

En outre, sur cette quantité, une grande partie est perdue. En effet, de nombreuses spores meurent au moment de l'émission, ne trouvant pas de point de fixation, ou ne germant pas en gamétophytes ; de nombreux gamétophytes disparaissent avant la gamétogénèse ou, placés en conditions difficiles, ne donnent pas de gamètes ; de nombreuses oosphères ne sont pas fécondées et, parmi celles qui le sont, peu se trouvent dans des conditions leur permettant de germer ; enfin, il y a la compétition interspécifique et les brouteurs qui dévorent gamétophytes et plantules.

North (1968) montre qu'un plant isolé (Figure 19) placé dans les meilleures conditions possibles ne produit des plantules que dans un rayon de 5 m au maximum. A la lisière d'un peuplement dense, l'effet de la reproduction (Figure 20) se

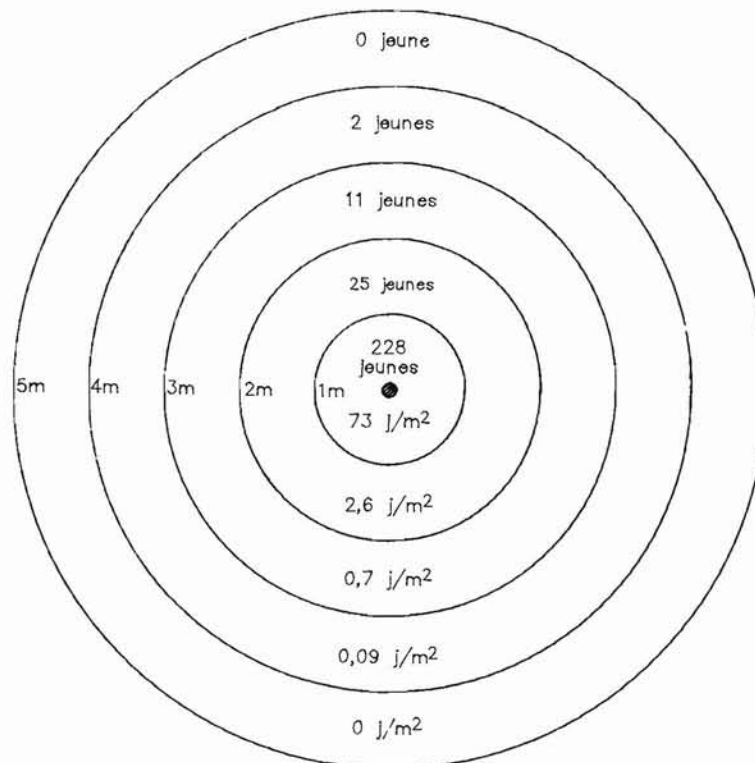


Figure 19 – Influence d'un plant de *Macrocystis pyrifera* sur l'apparition des plantules. Les résultats sont obtenus après que la zone autour du plant ait été débarrassée des algues commensales et des brouteurs.

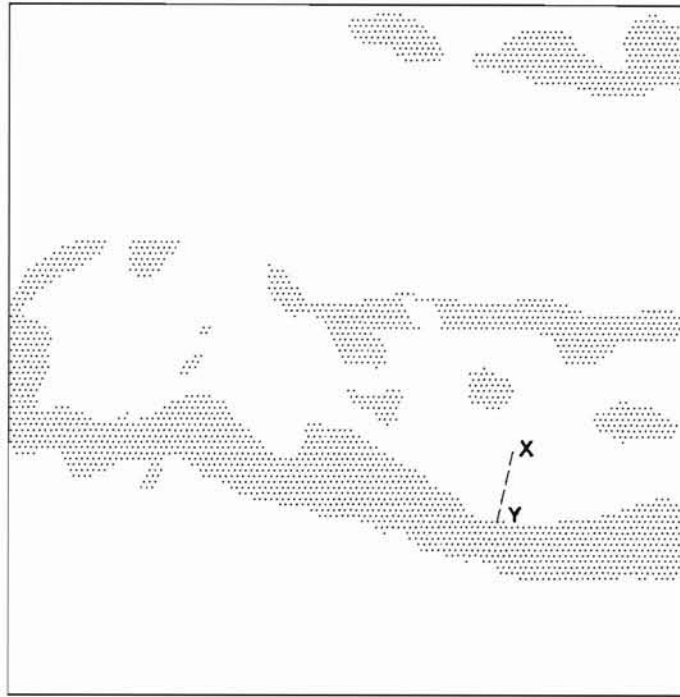


Figure 20 – Schéma de l'expérience qui permet de définir l'efficacité de la reproduction sexuée dans le cas d'un peuplement très dense.

Les parties en grisé représentent des peuplements denses de *Macrocyctis*.

Les algues commensales qui peuplaient la lisière et les herbivores qui y vivaient ont préalablement été détruits ou chassés par les plongeurs sous-marins.

X – Y : transit le long duquel ont été faites les mesures de densité.

fait sentir jusqu'à 80 m. Pour obtenir ce résultat, il a fallu préalablement, dans les deux cas, éliminer les autres algues qui assombrissaient le fond, tuer au marteau et à la chaux vive les ormeaux et les oursins, protéger la zone expérimentale par de fins filets pour empêcher l'arrivée des poissons. Les courbes obtenues (Figure 21) permettent de constater que le nombre de plantules apparues diminue à mesure que la distance par rapport au point d'émission augmente. Cette diminution s'effectue d'abord de façon logarithmique en corrélation avec la baisse de la densité de spores liée à la dispersion, puis brusquement, ce qui est au premier abord inattendu. Cette chute brutale s'explique par le fait que, même lorsque les gamétophytes mâles et femelles sont présents, il y a impossibilité pour les gamètes mâles de rencontrer des oosphères lorsque la distance entre gamétophytes est trop grande.

On retrouve cet handicap chez toutes les Laminariales : Sundene (1962) l'a vérifié chez l'espèce *Alaria esculenta* pour laquelle les chiffres trouvés sont les mêmes que ceux donnés par North (efficacité de 5 m pour un plant isolé, 80 m pour un ensemble de plants). Les travaux de ce dernier permettent d'établir aussi qu'une plantule sur 1 000 000 parvient à la taille adulte ; les autres sont le plus souvent détruites par les herbivores.

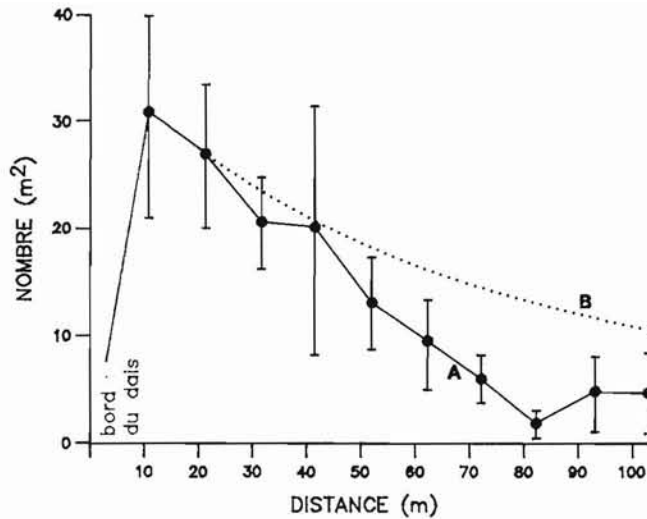


Figure 21 – Courbes établies par North (1968) lors de l'expérience réalisée à la limite d'un peuplement dense de *Macrocystis pyrifera*.

La zone devant le champ a été débarrassée des algues commensales et des herbivores (oursins). Courbe A : variation logarithmique théorique si la dispersion était le seul facteur actif. La courbe B montre une chute entre 70 et 80 m faisant suite au fait que les gamètes sont trop éloignés pour se rencontrer.

Ainsi, au fait qu'il y a peu de germinations à l'intérieur des peuplements pour en empêcher le vieillissement, s'ajoute le fait qu'en lisière la production de plantules est fortement limitée par la faible rentabilité du cycle reproducteur ainsi que par l'action des compétiteurs et des brouteurs. Tant que le peuplement est luxuriant, la consommation des herbivores ne représente qu'une faible partie de sa production. Elle est aisément supportable. Mais, lorsque, de tempêtes en tempêtes, de récoltes en récoltes, de destructions en destructions, le champ n'arrive pas à se renouveler, il se divise d'abord en bosquets séparés par des clairières de plus en plus larges. Puis, lorsque les bosquets arrivent à moins de 2 000 plants, la production devient inférieure aux pertes et leur disparition est inéluctable (North, 1971).

CULTURE

Les efforts pour développer la culture proprement dite ont été précédés par des initiatives, d'une part, pour diminuer les causes de la régression, d'autre part, pour augmenter l'effet de la reproduction.

PREMIERS EFFORTS

Lutte contre les nuisances – Pour tempérer les agressions d'origine humaine, les eaux polluées ont été amenées au large loin des peuplements de *Macrocystis* ; la récolte a été limitée à 120 cm de hauteur et l'arrachage interdit ; la traversée des peuplements par des embarcations à hélice a été interdite en dehors des chenaux prévus.

La lutte contre les agressions biologiques a consisté à réduire les populations d'ormeaux et de poissons par une pêche intensive et les populations d'oursins par une destruction systématique. Des équipes de plongeurs financées par l'industrie des algines, l'Institute of Technology et le Department of Fish and Game, ont eu pour mission de tuer le maximum d'oursins à coups de marteau et de dégager à la faucille les algues concurrentes à l'intérieur des peuplements, à la lisière de ceux-ci et dans les clairières. On n'a pas hésité, lorsque c'était nécessaire, à utiliser les ichtyocides pour éloigner les poissons herbivores et la chaux vive contre les échinodermes ou à entourer certains champs d'un réseau de filets afin de les protéger. C'est ainsi qu'une partie du peuplement de Point Loma (San Diego) fut reconstituée.

Utilisation de transplants – Scargel en 1947, puis Neushull en 1956, ont montré qu'on pouvait transplanter des plants de *Macrocystis* d'un point à un autre sans que l'algue soit affectée. Clendenning et Sargent (1957) ont affiné la technique en définissant les conditions à respecter. North (1975) l'a appliquée sur une grande échelle. Le but consiste à placer en zone dénudée des plants de *Macrocystis* prélevés dans un champ homogène de façon à ce que ceux-ci accélèrent le repeuplement en émettant des spores. Certes, préalablement à l'implantation, la zone a été « préparée » par les équipes détruisant tous les compétiteurs. L'opération est assez délicate car, en principe, un thalle est strictement adapté à la place où il est né ; sa position par rapport à la houle, à la profondeur, à l'ensoleillement, ont conditionné l'emplacement de ses folioles et la pression de l'air à l'intérieur des pneumatocystes. Si les parties proches de la surface acceptent assez bien les variations de lumière, celles habituées à l'obscurité y sont fort sensibles. Lorsque le transplant est déposé à un niveau trop différent du niveau d'origine, de nombreuses folioles se décolorent, les pneumatocystes éclatent, le plant acquiert un port incliné ; la photosynthèse se réduit ; la croissance chute et l'algue dégénère. Autre précaution à prendre : il ne faut pas toucher à la dichotomie de l'algue.

Deux procédés peuvent être utilisés. L'équipe de North décolle le crampon de l'algue, dispose ça et là sur le plant des flotteurs en polystyrène de façon à ce que l'algue reste en position verticale, et la remorque lentement jusqu'au point choisi qui ne peut être trop loin du point de départ. Les plongeurs du « Department of Fish and Game » ont préféré une méthode qui permet de parcourir des distances plus grandes. Avec d'innombrables précautions, le plant, une fois le crampon décollé, est remonté sur le pont du bateau, recouvert d'une bâche pour être maintenu à l'obscurité et constamment arrosé d'eau de mer afin d'éviter l'évaporation ; Clendenning (1962) a démontré qu'une évaporation létale pouvait advenir en quelques minutes. Dans les deux techniques, une fois arrivé au lieu de transplantation, le crampon est attaché sur une bouée, elle-même reliée à une ancre de façon à ce qu'il se maintienne à 1 m ou 2 du fond : les échinodermes ne peuvent ainsi pas y avoir accès.

La transplantation, malgré les efforts consentis, n'a pas apporté les résultats escomptés. Si l'on parvenait à freiner la régression, on n'arrivait pas à inverser la tendance. Il a fallu se résoudre à la culture de masse sachant que, pour obtenir un plant adulte, il fallait immerger au moins 1 000 000 plantules.

CULTURE DE MASSE

La technique de culture est basée sur le cycle de reproduction. Elle a été développée par l'« Institute of Technology » de Pasadena et le « Kerckoff Marine Laboratory » de Corona del Mar, à la suite des travaux de Neushull et Haxo (1963) puis de North (1965).

Des folioles fertiles sont cueillies à la base des différents pieds de *Macrocystis pyrifera* puis étalées à l'air et à l'obscurité pendant quelques heures, le temps nécessaire pour que leur teneur en eau tombe de 85 % à 40 %. On les plonge ensuite dans un bac d'eau de mer froide enrichie. Il y a brusque libération des spores. On obtient une suspension S. A partir de cette suspension, trois procédés sont possibles.

Méthode de l'accordéon – On prépare un aquarium (100 cm x 50 cm) dans lequel on dispose en accordéon une bande de coton de 45 cm de largeur et 9 m de longueur (Figure 22). La suspension S est versée dans l'aquarium. Les spores nageantes viennent se fixer sur le coton, perdent leurs flagelles et germent. Trois ou quatre jours sont nécessaires pour que la fixation soit solide. La bande de coton est alors dépliée et étendue sur un canal en plan incliné parcouru en permanence par un filet d'eau de mer à 5 °C, préalablement filtrée, traitée aux rayons ultraviolets et enrichie en azote (20 mg/litre) ; l'éclairement est fixé à $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et la photopériode à 16 h. Dans ces conditions, les gamétophytes se développent rapidement et deviennent matures entre le 3^{ème} et le 7^{ème} jour. Les plantules naissent immédiatement après.

Bien que, selon Neushull (1963), le meilleur éclairage pour la gamétogénèse, la germination du zygote et les premiers stades de développement des plantules soit autour de $26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et la température optimale autour de 15 °C, North (1971) préfère éclairer plus fortement mais travailler à 5 °C ; il empêche ainsi la prolifération des bactéries et des diatomées. Dès que les sporophytes atteignent 2 à 3 mm, des plongeurs descendent la bande de coton sur le fond de la mer et la secoue. Les plantules se détachent. Etant d'une densité élevée, elles tombent sur le substratum. Comme elles sont gélatineuses, elles s'y collent puis y fixent leur crampon.

L'inconvénient de ce procédé réside dans le fait que les bulles d'air provenant de la respiration des plongeurs entraînent de nombreuses plantules à la surface où l'éclairement trop intense les décolore et les détruit.

Méthode des anneaux – Au lieu d'utiliser une bande de coton, on emploie des anneaux en PVC, de 2 cm de diamètre et 3 mm d'épaisseur que l'on a enfilé dans un manchon de 50 à 60 cm de longueur (Figure 23). Le tout est disposé dans l'aquarium où la suspension S de spores est versée. Les spores se fixent sur les anneaux ; comme dans le cas précédent, après un délai de 3 jours, le manchon et ses anneaux sont placés dans le courant permanent d'eau de mer à 5 °C. Les plantules apparaissent entre le 3^{ème} et le 10^{ème} jour. Dès qu'elles atteignent 2 à 3 mm de longueur, les anneaux sont prélevés un par un ; chacun porte 10 à 15 plantules.

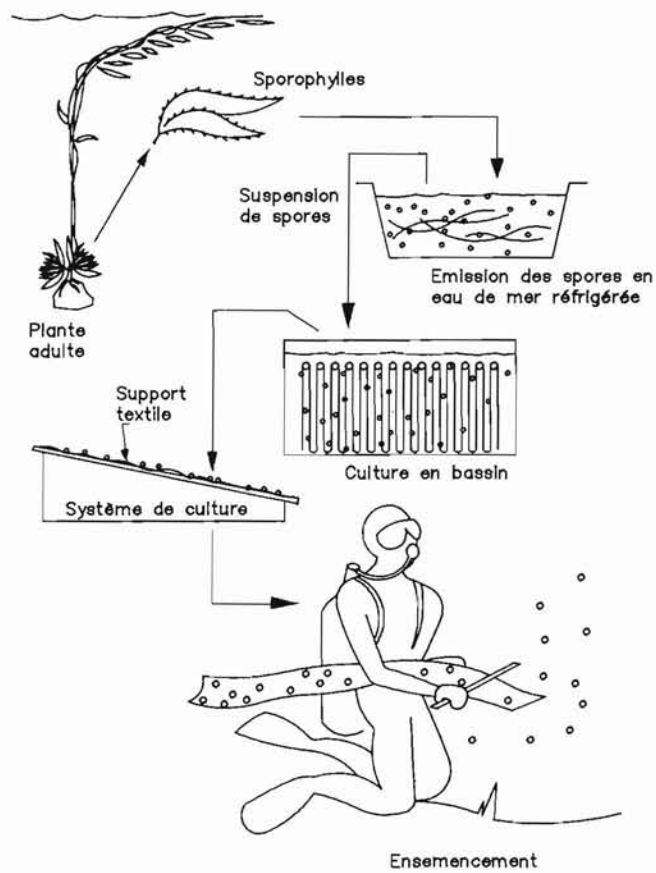
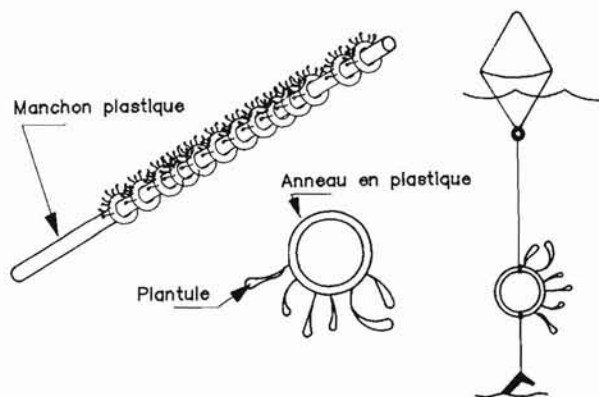


Figure 22 – Méthode de l'« accordéon » pour la culture de masse de *Macrocystis pyrifera*. Le plongeur secoue sur le fond de la mer la bande de coton « en accordéon » portant les plantules.

Figure 23 – La méthode des « anneaux ».

L'anneau sur lequel sont fixées des plantules est placé en mer, suspendu à 30 cm du fond sous un flotteur ou fixé sur un stipe de *Pterigophora*. Le procédé s'applique surtout dans les zones à hydrodynamisme élevé.



Dans un premier temps, on les fixait sur le fond de la mer avec une colle époxy. Les résultats furent décevants jusqu'au moment où on se rendit compte que la colle époxy attirait les étoiles de mer. Celles-ci en étaient fort friandes et, en la dévorant, écrasaient les plantules sur lesquelles elles rampaient. On préfère actuellement couper des thalles de *Pterigophora californica* ou de *Laminaria farlowi* et, sur le morceau de stipe restant fixé au substratum, attacher l'anneau portant les plantules de *Macrocystis*. Les haptères de celles-ci viennent en quelques semaines se cramponner au substratum.

Ces deux méthodes précédentes ne permettent d'opérer que sur des surfaces relativement modestes. C'est pourquoi les marins du « Department of Fish and Game » ont choisi un autre procédé dit de « l'entonnoir » utilisable pour le repeuplement de larges superficies.

Méthode de « l'entonnoir » – Au lieu de secouer en mer la ceinture en coton de la première méthode, on la secoue au laboratoire dans un aquarium contenant de l'eau de mer enrichie. Les plantules se détachent et flottent dans l'eau ; celle-ci est ensuite versée dans une enceinte cylindrique en alu-glas de 1 m de hauteur et 20 cm de diamètre. L'enceinte porte à sa partie supérieure un petit moteur électrique à piles qui actionne une hélice maintenant en permanence les plantules en suspension dans le milieu enrichi. Lorsque de nombreuses enceintes de ce type ont été remplies, on les transporte sur un bateau dont l'arrière comporte un entonnoir (diamètre : 50 cm) à 2 m au-dessus de la surface de l'eau ; de cet entonnoir part un tuyau de 6 cm de diamètre dont l'extrémité distale traîne sur le fond de la mer (Figure 24). A mesure que le bateau se déplace selon des radiales définies à l'avance et espacées de 5 m, les marins déversent le contenu des enceintes dans l'entonnoir : les plantules sont entraînées vers le fond sur lequel elles se fixent. Quelques mois plus tard, les observations révèlent l'alignement sur plusieurs kilomètres de milliers de plantules de *Macrocystis* en rangs parallèles.

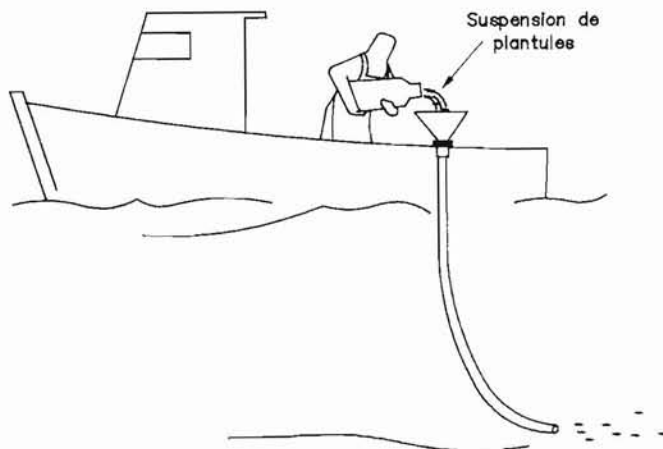


Figure 24 – L'ensemencement par la méthode de l'entonnoir.

Mise au point par les chercheurs du Department of Fish and Game, cette méthode permet de construire des peuplements sur de vastes surfaces.

Dans les zones calmes, on a préféré l'ensemencement par le procédé de l'entonnoir (Santa Barbara ; San Pedro) ; par contre, dans les baies agitées (Corona del Mar), on a choisi le procédé des anneaux.

Le choix des folioles fertiles n'est pas fait au hasard. Parmi les plants de *Macrocystis pyrifera* poussant près de la frontière mexicaine, on a distingué quelques rares thalles qui résistent sans détérioration notable à des températures de 29-30 °C, alors qu'en général l'espèce est fortement affectée au-dessus de 24 °C. Or, ce caractère de résistance est héréditaire. Les plantules utilisées pour la culture sont produites à partir des spores provenant de ces plants exceptionnels. Cela permet de créer des peuplements beaucoup plus résistants à la montée de la température que les précédents.

Grâce à ces travaux, les peuplements ont pu être intégralement reconstitués (Figure 12). Depuis 1985, on s'attache surtout à les préserver. Les prédateurs principaux potentiels restent les échinodermes, mais la stratégie adoptée vis-à-vis d'eux diffère de celle appliquée durant les années 1965-1980 ; elle concilie à la fois les intérêts des pêcheurs et ceux de l'industrie des alginales. Ces oursins ne sont plus détruits à coups de marteau ou à la chaux vive, mais nourris. Des marins préparent deux fois par semaine un broyat de *Macrocystis* ou de *Pelagophycus* avec des thalles récupérés en épaves ; des plongeurs sous-marins l'étaient sur le fond à la lisière des peuplements. Il est étonnant de voir comment les oursins l'accumulent sous eux en quelques minutes et le consomment puis attendent, gavés, la prochaine distribution sans pénétrer à l'intérieur des peuplements qu'ils délaissent. Les pêcheurs disposent ainsi d'une abondante population d'échinodermes qui sont exportés, vivants, au Japon, par avion-cargos entiers ; le gain ainsi obtenu est aussi élevé que celui procuré par l'extraction de l'acide alginique.

Outre l'intérêt économique et écologique de *Macrocystis pyrifera* au temps présent, l'espèce pourrait avoir dans l'avenir un rôle capital pour l'humanité : c'est du moins la thèse que défend Hall (1977), dont il va être question ci-dessous.

PERSPECTIVES D'AVENIR

THÈSE DE HALL SUR L'ÉNERGIE DE DEMAIN

Hall (1977) constate que l'histoire de l'homme peut être divisée en trois périodes : la période de la cueillette, la période insouciance, la période sérieuse.

Durant la première période allant de la naissance de l'humanité jusqu'à la pré-histoire, la nature produisait plus que l'homme ne consommait.

Dans la seconde, celle que nous vivons, la nature ne parvient plus à satisfaire les besoins démesurés de l'homme qui, de ce fait, puise dans les réserves fossiles, charbon, gaz, pétrole, minéraux, qui ont demandé des millions d'années pour se constituer. Vu la consommation moyenne prévue pour la fin du XX^e siècle et l'ac-

croissement de la population mondiale (8 à 10 milliards d'habitants en 2030), dans 40 ans, prévoient les plus pessimistes, dans 80 ans pour les optimistes, ce sera la pénurie si la tendance actuelle n'est pas inversée. En outre, si l'utilisation immodérée de l'énergie fossile et de l'énergie nucléaire n'est pas freinée, il y aura un accroissement de la température du globe et une élévation du taux de CO₂ tels qu'ils pourraient engendrer une situation insupportable pour la vie.

La troisième période sera raisonnable ou ne sera pas. L'homme n'aura à consommer que ce qu'il produira. Le principal problème sera la source d'énergie. On sait déjà que la fission nucléaire, y compris celle des surgénérateurs, sera limitée en raison de la matière première et des inconvénients qu'elle engendre (déchets radioactifs, rejets thermiques, risques d'accident). La fusion constitue l'espoir de demain. Mais, n'est-il pas imprudent de lier l'avenir de l'humanité à une seule source d'énergie ? Qu'advient-il si les problèmes techniques ne permettraient pas d'y faire appel ?

Il est plus raisonnable de rechercher simultanément l'énergie de demain dans deux voies différentes, celle de la fusion nucléaire certes, mais aussi celle du rayonnement solaire, toutes deux inépuisables et utilisables sur une grande échelle.

Pour ce qui concerne l'énergie solaire touchant la terre, que l'on peut évaluer à 2×10^{14} KW par an, alors que les besoins pour 20 milliards d'humains seraient de $2,7 \times 10^{11}$ KW, les plantes chlorophylliennes par leur photosynthèse constituent les meilleurs capteurs. Mais, si l'on souhaitait les utiliser sous forme de culture sur sol, il faudrait, pour satisfaire la demande en énergie, faire appel à toutes les surfaces fertiles, ce qui reviendrait à s'interdire toute culture vivrière. La solution, selon Hall, est de se servir de l'espace océanique bien plus large et disponible. Or, dans cet espace, les végétaux les plus productifs sont les algues. *Macrocystis pyrifera* vient au premier rang. La fermentation anaérobie des frondes de *Macrocystis* s'effectue plus aisément que celle des autres substrats animaux et végétaux. On parvient à obtenir de 200 à 300 m³ de méthane par tonne de matière sèche. Pour une superficie de 10 000 hectares avec une production moyenne de 50 t algues.ha⁻¹, on aboutirait à 10⁸ m³ de CH₄, soit 100 000 T.E.P. (Tonne Equivalent Pétrole), auxquelles il faut ajouter 100 000 T.E.P. correspondant à la valeur de la phase solide, soit en tout 2×10^5 T.E.P. S'étalant en surface, *M. pyrifera* a, plus que les autres algues, la possibilité d'engranger l'énergie lumineuse ; il est facile à récolter, facile à cultiver et a une tolérance de température relativement large (0 °C sur les rivages antarctiques et 22 °C au sud californien). Ainsi, cette espèce représenterait la plante aquatique la mieux adaptée pour la production d'une énergie renouvelable propre et suffisante pour l'avenir de l'humanité. De là l'importance qu'il y a à maintenir et à accroître les peuplements, à apprendre à les cultiver de mieux en mieux sur de grands espaces, à définir les techniques de méthanisation et d'extraction de produits divers.

La nécessité de résumer la thèse de Hall n'a pas permis de faire mention de l'ensemble de la démonstration et de tous les arguments cités. On peut certes regretter que Hall ait sous-estimé la possibilité de recourir à d'autres sources d'énergie, comme l'énergie éolienne, géothermique, hydroélectrique, marémotrice, celle des courants océaniques ou celle offerte par les différences thermiques de la mer. On doit cependant reconnaître, au vu de l'analyse économique, que la fusion nucléaire et l'utilisation de la biomasse représentent les moyens les moins onéreux pour parvenir à produire la grande quantité d'énergie dont l'avenir aura besoin. De nombreux scien-

tifiques ont souscrit aux réflexions de Hall ; ils ont poussé à la réalisation d'une expérience de culture de *Macrocystis pyrifera* en pleine mer sur une grande échelle. Wilcox (1975) a été initiateur de ce projet qui a reçu le soutien financier de l'Etat par le canal de la « National Science Foundation » et la « ERDA » (Energy Research and Development Association), de la NAVY, de l'« AGA » (American Gaz Association), des Universités de Santa Barbara, Los Angeles et San Diego, de l'« Institut of Technology » de Pasadena, de l'« American association of the Advancement of Science » et de la « Kelco Company », entre autres.

PROJET WILCOX

Le projet Wilcox (1975) a pour but de réaliser une expérimentation qui soit susceptible d'apporter la réponse à la question suivante : « Est-il économiquement possible de produire sous contrôle des algues et des poissons en pleine mer et de transformer ces ressources en aliments, méthane et autres produits ? ».

Il prévoit trois étapes sur 20 ans : la construction d'un peuplement de 100 hectares, la mise au point des techniques de transformation, la transposition à une grande échelle (10 000 ha).

La première phase a commencé en 1976. Elle a consisté à construire à 60 miles au large de l'île San Clemente à l'ouest de San Diego, une ferme marine expérimentale. Elle se composait d'une colonne centrale de soutien (Figure 25), flottant verticalement malgré la force des vagues dans la mesure où les parties qui émergeaient étaient relativement courtes. Des canalisations immergées par 15 m de fond rayonnaient autour de la colonne. Elles étaient reliées à une canalisation centrale qui s'enfonçait dans l'océan et apportait des profondeurs de l'eau froide riche en nutriments. La circulation était accélérée par des pompes fonctionnant avec l'énergie de la houle. Entre les canalisations disposées en étoile étaient tendues des lignes de fil plastique. Sur ces lignes furent fixées, tous les 5 m, des anneaux portant des plantules de *Macrocystis pyrifera*.

L'activité de cette ferme a permis de constater que l'on peut facilement créer en pleine mer un peuplement de *Macrocystis pyrifera* dense. Les algues ainsi obtenues ont un taux de survie élevé aussi satisfaisant que sur le rivage ; les pieds se reproduisent très rapidement et sont capables d'auto-entretenir le champ ; la croissance s'effectue correctement, vu les éléments nutritifs présents.

En revanche, certaines difficultés ont été mises à jour. Ainsi, le trafic de bateaux a posé plus de problèmes de contrôle qu'on ne l'aurait pensé. En outre, les poissons escomptés ne sont pas venus, sans doute en raison de la force inattendue des vagues. Enfin, l'océan au lieu choisi n'était ni assez profond pour permettre des remontées suffisamment riches, ni assez calme pour qu'on puisse y remédier par des engrais artificiels. Ces problèmes, dont les solutions sont à l'étude au Kerckhoff Laboratory de Corona del Mar, ont entraîné le report à plus tard des étapes 2 et 3. La baisse brutale du prix du pétrole en 1981 a fait passer les recherches sur la biomasse au second plan. En outre, d'autres végétaux sont apparus comme des concurrents possibles de *Macrocystis*, notamment *Sargassum* parmi les algues et la jacinthe d'eau parmi

les phanérogames. Cependant, il y a fort à parier que l'inévitable quête de l'énergie par l'humanité, qui en demandera toujours plus alors que les sources traditionnelles se réduiront, obligera tôt ou tard à se pencher à nouveau sur la faisabilité des cultures végétales en pleine mer et sur l'utilisation, à cet effet, de *Macrocystis pyrifera*. Il est souhaitable que cela ne se produise pas trop tard. La société devrait s'efforcer de mettre au point une stratégie de recherches pour préparer le remplacement des énergies fossiles et nucléaire, tant qu'elle dispose encore de celles-ci et des possibilités d'investir. Lorsqu'elle sera en pleine crise, elle n'aura peut-être plus les moyens de le faire.

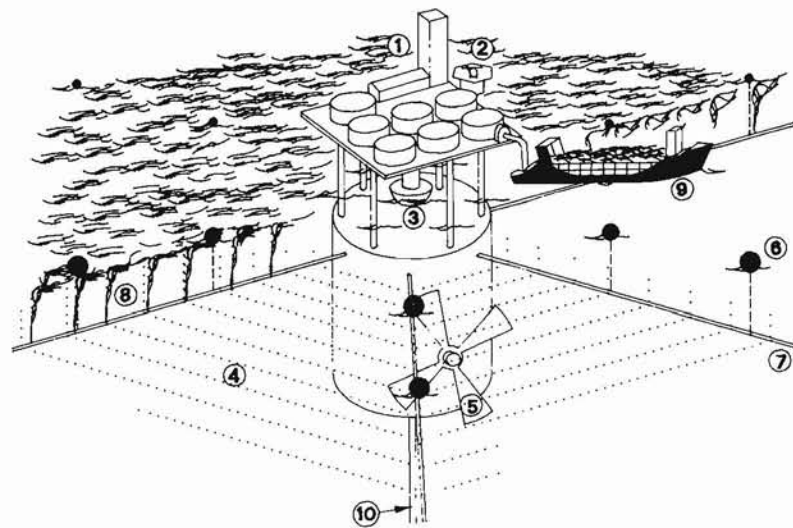


Figure 25 – Le projet Wilcox, première tentative pour établir un champ de *Macrocystis pyrifera* en pleine mer.

1 et 2 : île artificielle avec usine d'extraction et cuve de stockage pour la récolte – 3 : pompe puisant l'eau en profondeur pour former un upwelling – 4 : fil en polypropylène sur lequel sont fixées les plantules – 5 : moyen de propulsion – 6 : flotteurs – 7 : canalisations en rayon autour de la colonne centrale – 8 : champs de *Macrocystis* – 9 : Bateau-goémonier – 10 : Canalisation assurant la remontée d'eau profonde.

En attente de devenir peut-être une algue à vocation énergétique, *Macrocystis pyrifera* présente l'avantage de permettre dès à présent des cultures rentables par l'acide alginique qu'elle contient et par l'influence bénéfique sur le milieu. Elle offre ainsi l'occasion de préparer sans frais, dès aujourd'hui, les techniques de demain.



Récolte d'*Eucheuma cottoni* aux Philippines :
le travail s'effectue en apnée.



Récolte de *Laminaria japonica* en Chine en juin.
C'est le moment où les algues atteignent la meilleure qualité.
On remonte sur les barques les cordages chargés de frondes.



Vue typique des ports chinois en juin : les moissonneurs d'algues s'y présentent pour décharger la récolte.
La barque peut transporter jusqu'à 5 t de frondes.
Laminaria japonica est la plus importante production mondiale obtenue par culture (1 500 000 t).

Récolte de *Laminaria japonica* en Chine. L'étalement sur la grève pour le premier séchage : certaines lames mesurent plus de 10 m. L'opération est épuisante car toutes les frondes sont imbriquées les unes dans les autres. ▶



Conditionnement de la récolte ; une fois ébouillantée puis plongée dans l'eau froide, l'algue est saupoudrée de sel. Le salage, opération importante, évite le développement de microorganismes. ▼





La récolte d'*Undaria*
à l'île Wando en
Corée du Sud.



Jeunes plants d'*Undaria*
cultivés à l'île d'Ouessant
(France) par la méthode
du « free-living ».



Blanchiment des *Undaria*
en Corée.

En France, le traitement
est identique, même si les
machines qui l'effectuent
sont différentes : les algues
sont ébouillantées 30 sec.,
puis transférées dans la cuve
d'eau froide. L'opération
stabilise la couleur verte. ►

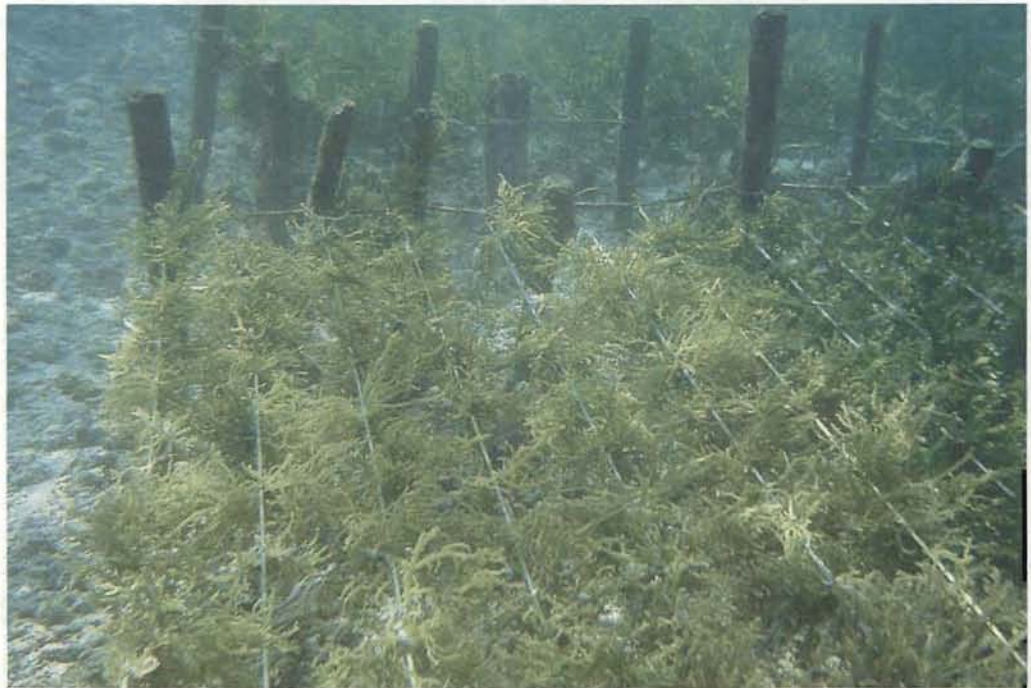


Récolte d'*Undaria pinnatifida*
à l'île d'Ouessant (France) :
on obtient 12 kg de matière
fraîche par mètre de cordage. ◀



▲ Récolte des *Eucheuma* aux Philippines : les plants sont amenés vers la plateforme de séchage.

Champs d'*Eucheuma spinosum* en Indonésie. La mer qui les avait découverts à marée basse commence à les recouvrir : la densité est plus importante qu'aux Philippines.





Culture des *Eucheuma* aux Philippines : l'homme protège son visage de la ▲
réverbération solaire par une cagoule. Il enfonce tous les 5 m dans le substrat
des pieux qui soutiendront les lignes de culture.

▼ Séchage de la récolte d'*Eucheuma spinosum* à Bali (Indonésie). Les algues
sont étalées sur des nattes que l'on pourra enrouler au moindre risque de pluie.





Culture de *Gracilaria sp.*
au sud du Chili. Pour créer un
peuplement, les boutures sont
placées parallèlement les unes
aux autres puis leur partie médiane
est enfoncée de 10 cm dans le sable.



Séchage de *Gracilaria* au sud
du Chili : les touffes sont
suspendues sur des fils en
▼ raison du climat humide.



CHAPITRE III

LA CULTURE DE *LAMINARIA JAPONICA* (ARESCH)

Laminaria japonica représente l'algue la plus cultivée dans le monde sans doute parce qu'elle peut être utilisée à la fois pour l'alimentation humaine et pour l'extraction de colloïdes. La Chine en produit en effet plus de 1 330 000 t (en poids frais), le Japon 44 000 t, la Corée près de 90 000 t. Alors que le Japon dispose de peuplements naturels, c'est au nord de la Chine que la culture de *L. japonica* a pris naissance vers 1952 dans la région de Dalian (Province du Liaoning) où l'algue n'existait pas avant d'y être introduite vers 1927 (Tseng *et al.*, 1957). Le Japon ne s'est orienté vers la culture qu'en 1970 (Hasegawa, 1971) après avoir largement puisé dans un stock sauvage en constante régression depuis 1960 sous l'effet des pollutions littorales et de l'invasion d'algues encroûtantes. La Corée a commencé encore plus tard, vers 1975, suite aux introductions volontaires réalisées par la F.R.D.A. (Fisheries Research And Development Agency) et l'Université de Busan (Hue, 1981). L'accroissement rapide des surfaces cultivées et l'amélioration permanente des techniques ont porté progressivement la part cultivée de 40 t en 1952 à 1 470 000 t en 1989.

Laminaria japonica a été accidentellement introduite sur la côte française de la Méditerranée en 1975 ; elle y devient fertile et se perpétue, constituant ainsi un stock de gémiteurs qui pourraient conduire à y développer la culture.

Ce travail de synthèse permet d'apprécier l'intérêt que représente cette espèce, d'analyser les techniques utilisées ici et là pour la cultiver et les contraintes qu'elles imposent, de choisir en connaissance de cause les procédés les mieux adaptés à notre littoral. Nous pourrions ainsi éviter des erreurs, bénéficier de l'expérience acquise par les autres, baliser avec précision la voie à suivre et, peut-être, apporter des améliorations sensibles.

SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DE *LAMINARIA* *JAPONICA*

POSITION SYSTÉMATIQUE

Laminaria japonica (Aresch) se situe dans le phylum des Chrysophytes, l'embranchement des Phéophycophytes, la classe des Phéophycées (algues brunes) caractérisées par la présence, à côté des chlorophylles a et c, de pigments bruns surnuméraires (fucoxanthine, carotène), la sous-classe des hétérogénératés avec générations assurant par l'intermédiaire de spores et de gamètes le cycle de reproduction, l'ordre des laminariales par le mode de reproduction, la famille de laminariacées par la structure en lame, la sous-famille des laminariées, le genre *Laminaria*. Elle fait en outre partie des laminaires à frondes entières par opposition aux laminaires digitées (Figure 26). Le nom commercial varie selon les lieux ; on l'appelle Kombu ou Makombu au Japon et en Corée, Haïda (= ruban) ou Kumbu (=large tissu) en Chine, bien que cette dernière appellation soit plutôt réservée au genre *Ecklonia*. Pour Miyabe (1957), *Laminaria japonica*, *L. ochotensis*, *L. diabolica* et *L. fragilis* seraient

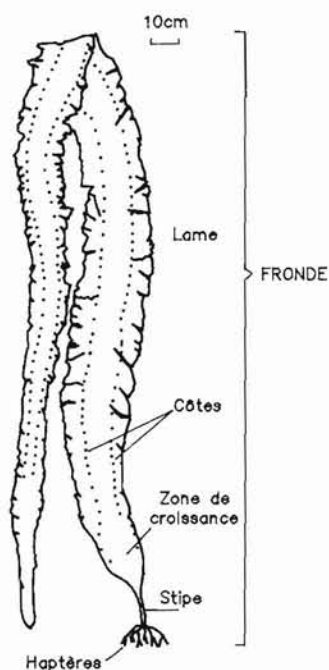


Figure 26 – Schéma de *Laminaria japonica*

La fronde comprend trois parties : le crampon, le stipe et la lame. Selon les variétés, les bordures sont plus ou moins plissées.

des espèces différentes. Hasegawa (1971) pense qu'il s'agit plutôt de variations de la même espèce au contact de conditions écologiques différentes. C'est aussi l'avis de Tseng et Wu (1962) ainsi que celui de Ruying (1988). D'après ces derniers qui ont suivi l'adaptation de *Laminaria japonica* sur les côtes chinoises depuis l'introduction volontaire de 1927, même *L. religiosa* serait une variété de *L. japonica*, induite par l'adaptation à l'environnement.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

L'espèce *L. japonica* serait native des côtes nord-ouest du Pacifique (Ruying, 1988). Elle s'est installée sur le rivage est et ouest de la péninsule du Kamtchatka, le long des côtes de la mer d'Okhotsk et de la mer du Japon jusqu'à la frontière entre la Chine et la Corée, dans la partie nord et nord-ouest de l'île d'Honshu et la pointe nord de l'île d'Hokkaïdo. Le peuplement « naturel » autour de Dalian (nord de la Chine) a été provoqué par une transplantation volontaire. Le stock sauvage ne descend pas en dessous de 36° de latitude nord en raison de l'inaptitude du gamétophyte à produire des gamètes lorsque la température est supérieure à 20 °C. Il a fallu faire appel à l'ensemencement artificiel pour que l'algue puisse atteindre en culture le 25° de latitude nord (Figure 27).

MORPHOLOGIE

Laminaria japonica adulte se compose d'un long ruban brun-sombre, la lame, d'une partie cylindrique, le stipe, et d'un crampon formé de nombreux rhizoïdes (ou haptères) qui fixent solidement l'algue au substrat. La lame atteint 2 à 6 m de longueur. Miyabe (1957) affirme l'existence de thalles mesurant plus de 12 m. La largeur se situe entre 20 et 40 cm. La partie médiane est plus épaisse que les parties latérales fines et parfois ondulées. Le stipe dépasse rarement 7 cm de longueur.

Bien que la longévité de l'espèce soit de trois ans, on prélève la plante dès la deuxième année dans les peuplements naturels et en culture normale. Huit mois suffisent à obtenir une algue convenable en culture forcée.

ANATOMIE

Une coupe transversale de la lame montre trois parties ; de l'extérieur vers l'intérieur, on observe l'épiderme, le cortex et la médulla (Figure 28).

L'épiderme comprend une cuticule mucilagineuse à la superficie et le méristoderme composé de petites cellules disposées en palissade, capables de se diviser et

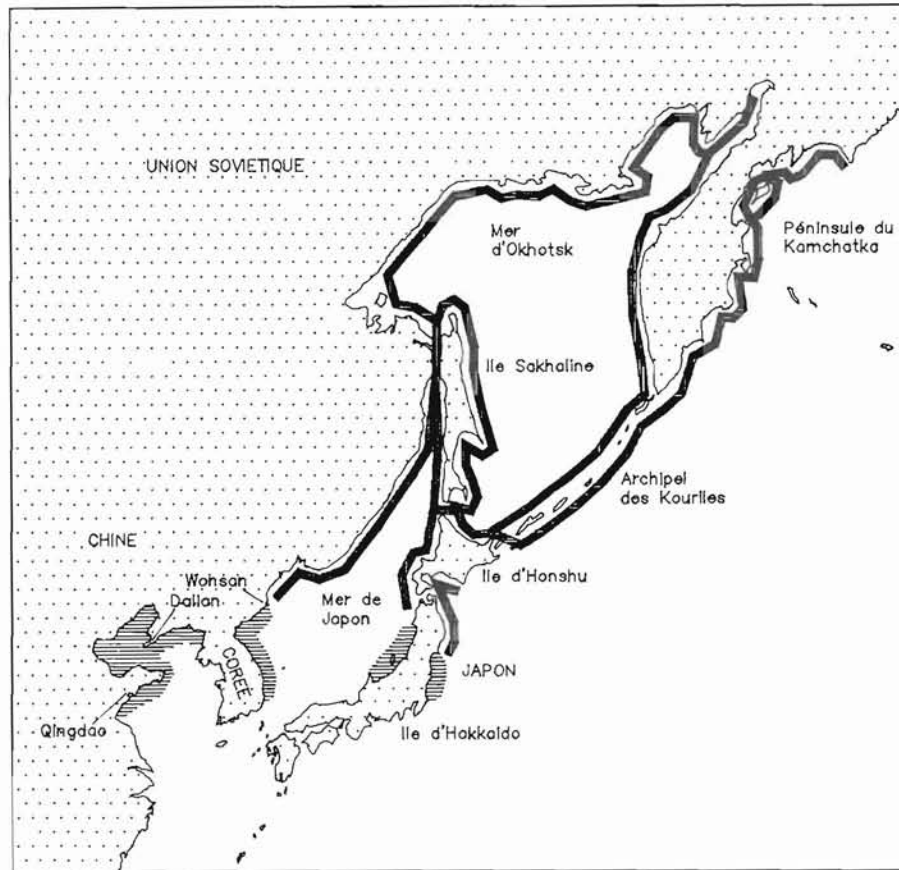


Figure 27 – Aire de répartition de *L. japonica* dans le Nord-Ouest du Pacifique.

Le trait noir indique la présence de peuplements naturels. Les zones hachurées correspondent aux côtes où *L. japonica* a été introduite volontairement.

fortement colorées par un chomatophore ellipsoïde. Ce sont elles qui assurent la photosynthèse.

Le cortex aux cellules allongées et pâles se divise en cortex externe à cellules hexagonales et le cortex interne à cellules rectangulaires plus grandes. La zone intercellulaire et la lamelle moyenne de ces cellules sont très riches en mucilages à base de fucoïdine et d'alginate de calcium. On note aussi la présence de groupes de cellules sécrétrices : leurs sécrétions s'unissent en amas qui s'étendent vers le méristoderme et percent la cuticule pour se déverser à l'extérieur.

La médulla est composée à sa périphérie de nombreux filaments qui s'entrecroisent et, au centre, de cellules dites « cellules trompettes » se disposant en files régulières. Ces cellules doivent leur nom au fait qu'elles sont étranglées dans leur partie centrale et élargies aux extrémités. Reliées les unes aux autres par de nombreux

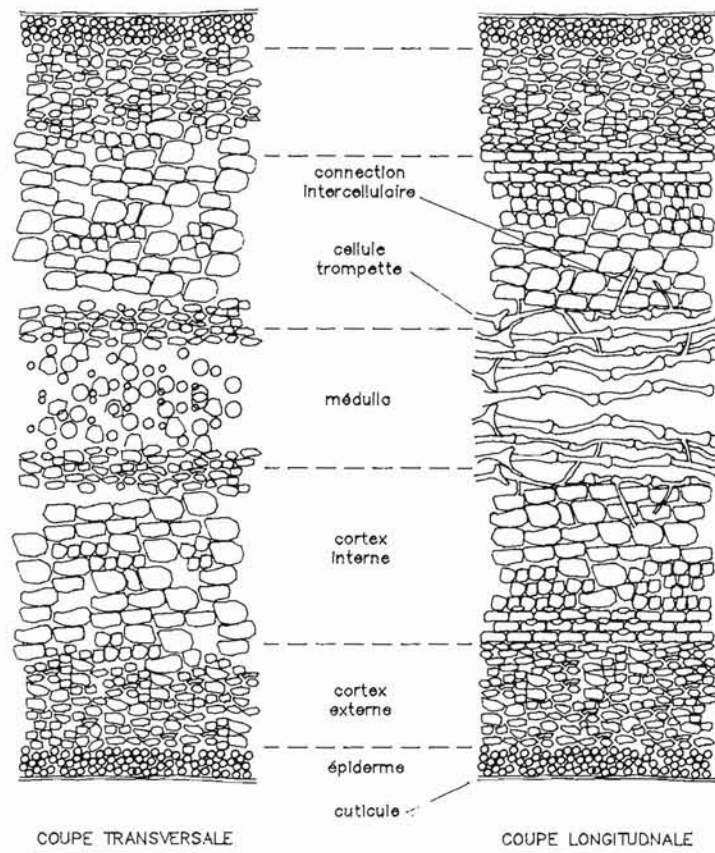


Figure 28 – Vue schématique d'une lame adulte de *L. japonica* en coupe transversale et longitudinale.

plasmodesmes, elles assurent la migration orientée des substances élaborées, notamment des protéines vers le méristème stipifrontale (à la jonction entre la lame et le stipe). Elles représentent donc l'ébauche d'un système de type libérien. Certaines d'entre elles qui acquièrent en vieillissant des parois épaisses par accumulation de cals, participent au maintien de la structure rigide de l'algue.

REPRODUCTION

Périodes de fertilité

En Extrême-Orient, le plant naturel devient fertile 8 à 9 mois après sa naissance qui a lieu en novembre-décembre. En général, on distingue deux périodes de repro-

duction : en juillet puis en octobre, sous forme de deux traînées sombres parallèles : les sores, qui s'étendent progressivement du haut vers le bas de la lame sur 2 cm de largeur (Miyabe, 1957). En culture forcée, la fertilité apparaît dès le quatrième mois dans la partie haute de la fronde et au huitième mois : dans ce dernier cas, les sores se forment d'abord au bas de la lame (Hasegawa, 1963). Par contre, en France, les plants de *Laminaria japonica* se développant dans l'étang de Thau ne portent des sores qu'entre décembre et février ; Kaas (*com. pers.*, 1987) a pu observer en plongée quelques traces de sores en juillet et août sur des échantillons vivant par 6 à 8 m de fond.

Formation des sores

Les travaux de Ohnori (1971) ont permis de comprendre comment se construisait la zone fertile. On distingue trois étapes (Figure 29).

– *Première étape* : Une cellule-basale de la couche la plus externe du méristoderme subit une première division périclinale ; la cellule fille externe qui en résulte s'allonge en une sorte de poil : la paraphyse, qui s'élargit à sa partie supérieure, devient mucilagineuse, s'enrichit en chromatophores et en vésicules de fucosane.

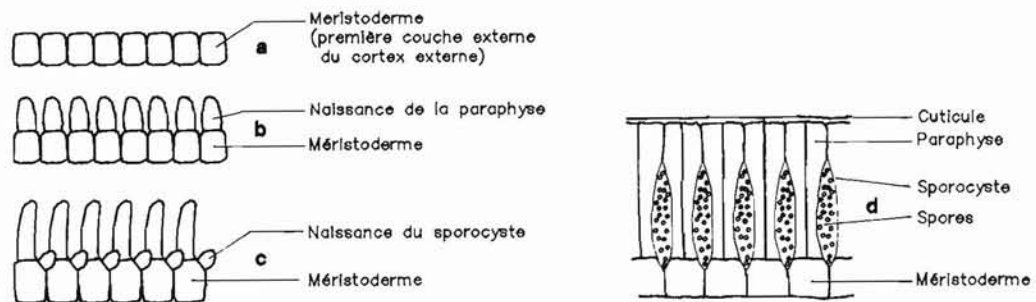


Figure 29 – Formation des sporocystes et des paraphyses, à partir des cellules du méristoderme.

La première division, centrifuge, donne la paraphyse, la seconde, latérale, conduit à la cellule sporophytique (d'après Ohnori, 1971).

– *Deuxième étape* : La cellule basale est le siège d'une nouvelle division débutant par une protubérance latérale qui évolue en une nouvelle cellule fille. Celle-ci se gonfle et se transforme en cellule mère de spores : elle divise en effet son noyau en 2 et 4 par méiose puis jusqu'à 32 noyaux fils. On observe le partage du chromato-

phore en autant d'éléments dont chacun s'associe à un noyau. Par clivage membranaire simultané, il se forme 32 spores dans l'enveloppe du sporocyste (Fristch, 1945 ; Yabu, 1964 ; Funano, 1981). Tous n'arrivent pas au terme de l'évolution ; certains se décolorent et disparaissent si bien que le nombre final peut varier de 20 à 30.

– *Troisième étape* : Les paraphyses entrent en contact les unes les autres par leur sommet mucilagineux, protégeant ainsi les sporocystes. La cuticule s'épaissit et renforce cette protection. A maturité, sous la pression des paraphyses (Sauvageau, 1918), les sporocystes s'ouvrent à leur sommet, libérant les spores.

Sous le microscope, la spore apparaît sous forme d'un zoïde de 6 à 8 μm de longueur, 4 à 6 μm de largeur, possédant un chromatophore périphérique et deux flagelles latéraux inégaux, l'un tendu sur l'avant de 18 à 20 μm de longueur, l'autre sur le côté de 7 à 8 μm de longueur. La cellule est nettement photophobe, mais aucun auteur ne signale de stigma.

Le nombre de chromosomes serait de $n = 31$ d'après Evans (1963, 1966) avec un chromosome sexuel Y plus long ; d'après Tai et Fang (1976), il n'y aurait que 23 chromosomes et pas de différenciation, du moins par la forme, d'un chromosome Y.

Gamétophytes

La zoospore nage pendant une période dont la durée est influencée par la température. Entre 10 à 20 °C, elle reste mobile pendant 25 à 50 mn ; à 5 °C, elle peut se mouvoir 48 h. Puis, perdant ses flagelles, elle adhère au substrat ou meurt. La fixation est indispensable à la germination (Figure 30). Celle-ci a lieu entre 1 et 10 °C selon Yamada (1957). En Chine, Fang et Li (1965) obtiennent des germinations entre 5 et 18 °C. La spore donne naissance à un tube de 19 à 33 μm de longueur dans lequel migre tout le cytoplasme, tandis que l'enveloppe primitive s'estompe : la nouvelle cellule ainsi obtenue, appelée embryospore, constitue une initiale : elle se multiplie et forme un organisme microscopique unisériel plus ou moins ramifié : le gamétophyte, dont le rôle sera, au terme de son évolution, de produire des gamètes. Le gamétophyte est mâle ou femelle selon la potentialité de la spore dont il est issu. Chez *Laminaria japonica*, la différence entre les deux types apparaît dès la première cellule.

– Le gamétophyte mâle se compose à terme, c'est-à-dire après 5 à 6 jours, de 8 à 18 cellules de petite taille (7 à 8 μm) réparties sur un axe principal et de nombreuses ramifications secondaires frêles : il a l'aspect d'un buisson touffu. Les cellules terminales et sous-jacentes arrondissent alors leur contenu et deviennent des gamétocystes mâles. Chaque gamétocyste mâle libère par rupture de sa membrane squelettique un gamète mâle biflagellé.

– Le gamétophyte femelle, entre 10 et 13 °C, sous 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, se limite soit à une seule cellule, qui grossit jusqu'à 15 à 22 μm de diamètre pour former un gamétocyste femelle, soit plus rarement à 2 cellules, chacune évoluant en un gamétocyste femelle. Le contenu devient le gamète femelle, ou oosphère, qui s'extrait seulement en partie de l'enveloppe cellulaire après rupture de la calotte apicale (Fang et Li, 1965).

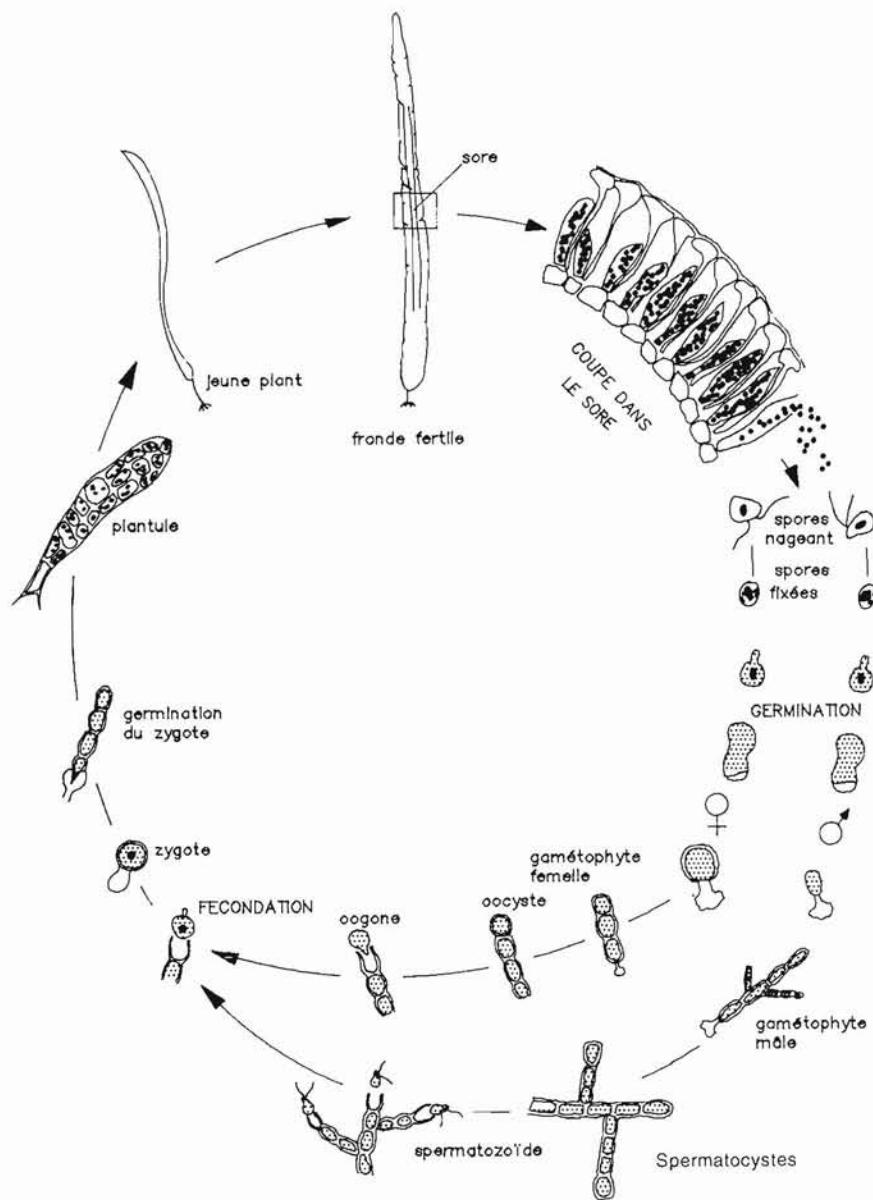


Figure 30 – Cycle de reproduction sexuée chez *L. japonica*.

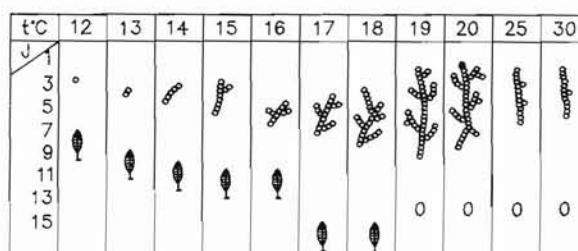
Les rapports d'échelle ne sont pas respectés. A 12 °C, le gamétophyte femelle se compose d'une seule cellule mais le nombre de cellules augmente lorsque la température est plus élevée.

La fécondation de l'oosphère par le gamète mâle produit un zygote. Celui-ci germe sur le gamétophyte femelle en une plantule, ou jeune sporophyte, dont le premier rhizoïde transperce le gamétocyste.

De nombreux travaux se sont attachés à étudier la phase gamétophytique pour en contrôler l'efficacité et la durée en intervenant en particulier sur l'éclairement, la température, la photopériode, les caractéristiques du milieu nutritif. Les résultats ainsi acquis sont souvent utilisés pour la maîtrise du développement en éclosérie.

Fang et Li (1965) ont démontré que la température a une influence importante sur l'apparition de la maturité du gamétophyte femelle. Entre 10 et 12 °C, ce dernier devient fertile dès la première cellule. Si la température dépasse 15 °C, le nombre de cellules augmente et la maturité est retardée : au lieu d'avoir un seul gamétocyste, on peut en obtenir ainsi plus d'une dizaine. Au-dessus de 22 °C, on note une forte mortalité (80 %) et l'absence de gamétogénèse. Les 20 % de gamétophytes ayant résisté sont capables de devenir fertiles si la température descend au-dessous de 15 °C. Perez (1990) a établi que la température critique permettant le développement méristématique indéfini du gamétophyte et suspendant la gamétogénèse est 19,5 °C. Nous verrons un peu plus loin quel est l'intérêt de cette réaction (Figure 31).

Figure 31 – Influence de la température sur la taille, le développement, la gamétogénèse et l'apparition des plantules chez *L. japonica*.



Bae, Chang et Seong (1977) ont testé la plupart des milieux nutritifs disponibles pour sélectionner le plus efficace. Ils affirment qu'à part le milieu de Provasoli ESP 1957 qui ne permet pas la gamétogénèse, les milieux Miquel A, Miquel B, P₁, P₆ donnent d'excellents résultats. Kang (1973) préconise un mélange Miquel A (1ml l⁻¹), Miquel B (0,5 ml l⁻¹) et Provasoli 6 (0,5 ml l⁻¹) pour lequel on note une meilleure vitalité du gamétophyte. Fang et Jiang (1965) y ajoute une dose de vitamine C (100 ml l⁻¹) pour accélérer la croissance et obtenir des gamétophytes femelles pluricellulaires ; mais, la maturation s'en trouve retardée de 2 mois après traitement avec trois doses consécutives.

Yabu (1964) met en évidence que l'éclairement n'a pas à ce stade une importance considérable sur la croissance des gamétophytes si l'on reste au-dessus de 10 μmol m⁻² s⁻¹ ; par contre, ce facteur a une incidence déterminante sur la gamétogénèse et la germination du zygote : un minimum de 20 μmol m⁻² s⁻¹ est nécessaire. Une période d'obscurité, même courte, favorise la libération des gamètes et la fécondation. Lüning (1981) confirme qu'en fait la libération des zoïdes et la fécondation sont stimulées principalement par le passage de la phase éclairée à la phase obscure et réciproquement (Figure 32).

Jours	ECLAIREMENT ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)										
	3	7	10	15	30	40	50	60	100	200	250
1						+	+	+	+	+	+
3					+	+	+	+	+	+	+
5	o	o	o	o	+	+	+	+	+	+	+
7											
9	o	o	o	+	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂
11											
15	o	o	+	+							
20											
25			+	♂							
30	o	o									
35											
40	o	o	♂								

o pas de développement ♂
 + bon développement ♀
 ♂ premières plantules

Figure 32 – Influence de l'éclairement sur le développement des gamétophytes de *L. japonica* et sur l'apparition des plantules.

Miao, Chen et Liu (1984) ont testé l'action de l'acide iodophénoxyacétique à 500 ml l^{-1} dans le but de contrôler la vitesse de croissance ; le procédé permet de ralentir la multiplication cellulaire et suspend la gamétogénèse ; le laps de temps nécessaire à la reprise dépend du temps de conservation dans l'état latent.

L'ensemble de ces études s'est traduit par une réduction sensible du délai séparant l'émission de la spore de la germination du zygote ; de 38 à 45 jours dans la nature, il passe à 10-12 jours en laboratoire et en éclosérie : 2 à 3 jours pour la formation de l'embryospore, 6 jours pour la croissance des gamétophytes, 2 à 3 jours pour la gamétogénèse et la fécondation.

DÉVELOPPEMENT DE L'ALGUE

Tseng (1987) distingue quatre étapes dans le développement du sporophyte de *Laminaria japonica* (Figure 33).

- Le stade de la plantule va de l'œuf à une longueur de 10 à 15 cm ; l'algue reste monostromatique jusqu'à 0,8 mm puis devient pluristromatique. Toutes les cellules conservent leur pouvoir de division. On note déjà une différence entre ce qui deviendra la lame et ce qui sera le stipe. Peu à peu, la croissance se concentre dans une zone située à cheval sur le sommet du stipe et la base de la lame : c'est la zone stipofrondale ; elle va assurer la croissance de la lame vers le haut et la croissance du stipe par sa partie inférieure.
- Le stade de la jeune fronde démarre avec l'identification du méristème stipofrondal. D'abord étroite et globuleuse, fine et fragile, ornée de bulles, la fronde s'allonge rapidement jusqu'à atteindre 2 à 3 m ; elle devient lisse et caoutchouteuse, arrondie à sa base tandis que les bulles s'estompent.
- Le stade adulte se caractérise par un arrêt de la croissance longitudinale et une usure apicale qui réduit quelque peu la taille ; mais la croissance en largeur, en épaisseur et en poids se poursuit.

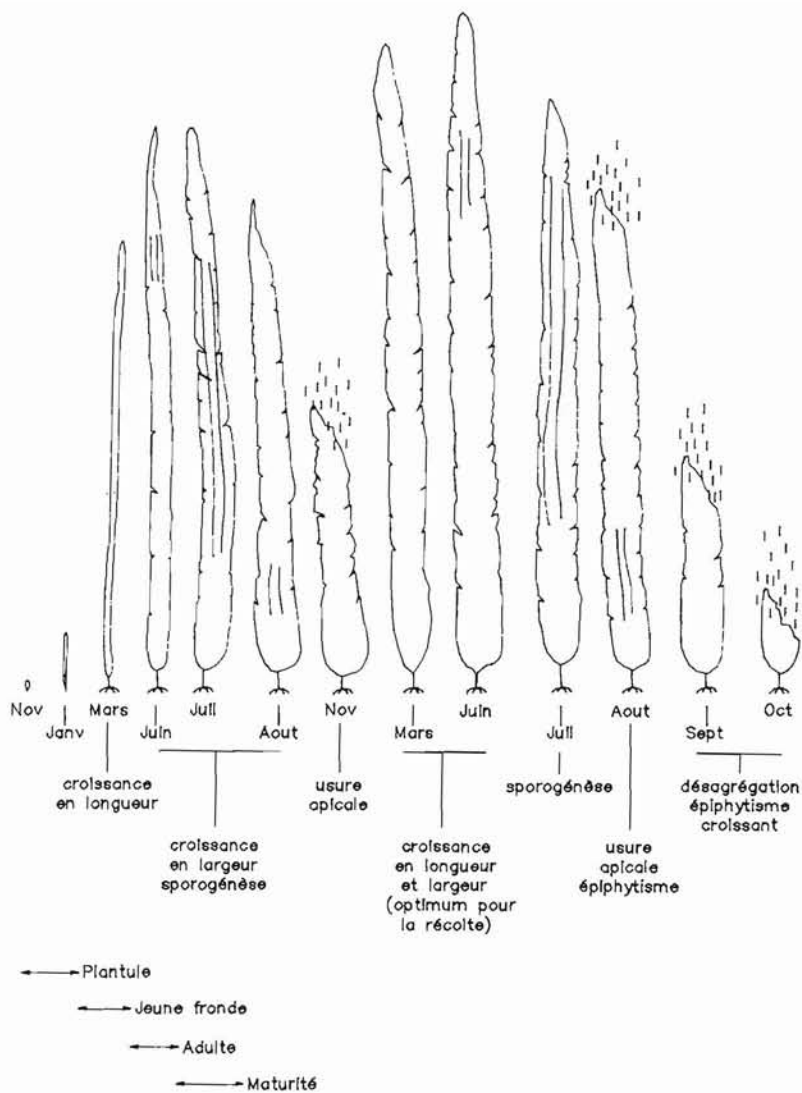


Figure 33 – Évolution de la taille et de la forme de *L. japonica* dans les peuplements naturels, durant les deux ans de longévité.

Les germinations ont lieu en novembre lorsque la température s'abaisse à 13-14 °C. La disparition se fait par réduction progressive de la taille et l'envahissement par les épiphytes (*Ectocarpus*, bryozoaires).

– Le quatrième stade correspond à l'apparition sur la lame de taches sombres, les sores, qui annoncent la reproduction ; d'abord isolées, ces taches s'unissent en deux lignes parallèles qui parcourent le ruban de haut en bas. Après l'émission des spores, l'algue se réduit jusqu'à environ la moitié de sa longueur et porte des épiphytes. La

croissance reprend au cours de l'hiver suivant, s'estompe en juin juste avant que la fronde ne se désagrège totalement.

INTÉRÊT DE *LAMINARIA JAPONICA*

Laminaria japonica est utilisée dans quatre domaines : l'alimentation humaine directe, la pharmacie pour traiter le goître, l'hypertension, les problèmes thyroïdiens et les états dépressifs (Takagi, 1975), l'industrie des colloïdes, l'alimentation animale pour le poulet et le bétail.

Au Japon, 75 % de la production (175 000 t en 1988) sont consacrés à l'alimentation humaine ; 15 % seulement constituent la matière première des usines de phycocolloïdes pour l'extraction de 1 500 à 2 000 t d'acide alginique. La fabrication de poudre pour l'élevage des poulets, des bovins et des poissons progresse mais ne représente pour l'instant que 6 à 7 %. Les 3 à 4 % restant concernent la pharmacopée. On retrouve en Chine la même prépondérance pour l'utilisation en alimentation directe (900 000 t) ; mais, près de 400 000 t (soit 30 %) sont dirigées vers l'industrie qui en tire 10 000 t d'acide alginique (plaçant la Chine au premier rang mondial pour les alginate), de l'iode et du mannitol. La Corée consacre toute sa production à l'alimentation humaine.

LAMINARIA JAPONICA, ALGUE ALIMENTAIRE

Consommation

Il y a fort longtemps que les Asiatiques utilisent *Laminaria japonica* comme aliment. Kang (1973) rappelle que des fragments de cette algue ont été identifiés dans des restes de repas fossilisés datant de 10 000 ans A.C. Le bouddhisme faisant l'apologie des aliments « sains parce que purifiés par l'eau » a certainement favorisé la consommation de cette laminaire ; l'algue est devenue un élément quasi quotidien de la cuisine extrême-orientale en tant que « légume » ou condiment.

On évalue entre 4 et 8 g par jour la quantité consommée par personne en Corée et au Japon, 7 à 10 g en Chine (Kawashima, 1984). L'attrait de l'algue réside dans le goût légèrement sucré dû à la présence de fructose et de glucose libres, amplifié par la présence de glutamates qui accentuent cette sensation (Smith et Montgomery, 1959). La consistance est moëlleuse bien que légèrement craquante. On est loin de la texture coriace des laminaires françaises. Longtemps, il n'y a eu qu'un seul conditionnement ; la lame séchée était simplement pliée à la chaleur, pressée et coupée à une longueur conventionnelle. Depuis 1975, il existe différentes préparations (séchées, salées, cendrées, grillées), différents types de coupe (cubes, paillettes, chips, tortillons, farine), différents goûts (Nisizawa, 1987). Des produits nouveaux

ont été créés pour répondre à la demande de la consommation moderne, telles les préparations pour « fast food » (Ruying, 1988) qui connaissent un grand succès et les préparations douces. Pour ces dernières, l'algue a été attendrie par un traitement avec enzymes (Yan *et al.*, 1983) ou par fermentation (Gotovets et Kizevetters, 1987).

Composition chimique

Les tableaux rapportant la composition chimique ont été synthétisés d'après les résultats des travaux de Takahashi (1933), Morita et Saito (1954), Tseng (1957), Wu (1959), Lewin (1962), Kanazawa (1963), Anon. (1982), Innan (1985), Yamada (1985). On y note pour certaines valeurs des intervalles de variations très larges. Cela provient du fait que la composition chimique est différente selon le lieu, la richesse du milieu, la saison, l'âge du plant, la variété à laquelle on se réfère. En outre, les efforts des biologistes chinois pour accroître par sélection génétique la teneur en tel ou tel élément se sont traduits par des taux de 50 à 200 fois supérieurs à ceux existant chez les plants sauvages. Il est clair, à la vue de ces tableaux, que *Laminaria japonica* est un aliment relativement peu énergétique. Bien que la combustion totale de 100 g secs libère 262 Kcal (Wu *et al.*, 1984), la quantité d'énergie réelle utilisable par l'organisme humain se situe bien au-dessous de cette valeur car beaucoup de polysaccharides contenus dans la laminaire sont dextrogyres, donc non assimilables par l'homme.

Presque toutes les vitamines sont présentes, notamment celles essentielles pour l'homme, mais les teneurs restent tout à fait modestes (Tableau 8). A part la vitamine B₁₂ (cyanocobalamine) que les végétaux terrestres ne possèdent pas, *L. japonica* est deux fois moins riche en vitamines que l'épinard et trois fois moins que la tomate (Tseng *et al.*, 1983).

Tableau 8 – Teneurs en vitamines chez *L. japonica* et comparaison avec celles notées chez l'épinard.

d'après Heilbron (1942), Kanazawa (1963), Anon. (1982), Yamada (1985), Nisizawa *et al.* (1987).

Eléments	Teneurs mg/100 g secs	
	<i>L. japonica</i>	Epinard
Stérol	8	-
2-4 méthylène cholestérol	7	-
Fucostérol	170	-
Carotène	0,75 à 1,1	-
B1	0,08	0,12
B2	0,32 à 0,46	0,30
Niacine	1,6	3
Acide folique (µg)	0,14	0,12
B12 (µg)	0,003	0
C	11 à 28	450
Rétinol (UI)	62 à 430	2 000
B 6	0,27	0,18

Par contre, les sels minéraux et les oligoéléments (Tableau 9), qui sont indispensables à la vie car ils entrent dans la constitution des métallo-enzymes, sont à des teneurs très élevées, 10^6 fois plus hautes pour certains que chez les plantes supérieures. La teneur en calcium est remarquable ; le taux de potassium est exceptionnellement haut pour une algue brune. La forte teneur en iode, alliée à la présence de carotène (provitamine A), explique l'incidence favorable sur les troubles de la glande thyroïde et la régression du goût.

Tableau 9 – Teneurs en minéraux.

On note la forte teneur en potassium et en iode ; les autres valeurs sont voisines, sinon inférieures, à celles que l'on observe dans les légumes.

MINÉRAUX	TENEURS mg/100 g secs
Ca	225 à 880
P	150 à 222
Na	3 111
K	4 350 à 12 650
Mg	757
I	130 à 690
Fe	15 à 43
Cu	0,2
Zn	0,13
Mn	0,4
Sc	0,4

Bien que les plants de *Laminaria japonica* aient une teneur en protéines relativement modestes (5 à 6 %), la culture de plants sélectionnés à travers plusieurs générations a permis à Tang, Tseng et Wu (1962) de parvenir à des thalles présentant des taux supérieurs à 28 %. La plupart des acides aminés sont présents (Tableau 10). Dans la liste établie par Morita *et al.*, (1954), on note tous les acides aminés essentiels. L'acide aspartique, l'acide glutamique et l'alanine sont particulièrement abondants. Ils accentuent la saveur sucrée de l'algue due à la présence de fructose et de glucose ; ils expliquent l'utilisation de *L. japonica* en poudre comme renforçateur de goût. Le pourcentage de ces acides aminés varient fortement au cours de l'année : la quantité d'acide glutamique par exemple est multipliée par 5 entre mai et juillet (Tseng et Chang, 1983). Arasaki (1983), Arasaki, Minu et Kuroda, (1984) montrent que la valeur des protéines de *L. japonica* est tout à fait comparable à celle des protéines de l'œuf de poule pris comme référence. Le pourcentage d'absorption pour un occidental, consommateur épisodique, est de 75 à 80 % tandis qu'un habitué (coréen, japonais, chinois), parvient à 90 à 95 % du fait de l'adaptation de sa flore intestinale.

Tableau 10 – Composition en acides aminés de *L. japonica*.

Les rapports entre eux sont comparables à ceux que l'on observe dans l'ovalbumine.
On note la présence de tous les acides aminés essentiels.

ELEMENTS	TENEURS mg/100 g sec	
	Minimum	Maximum
Alanine	150	188
Arginine	9,4	9,8
Acide aspartique	1 450	1 775
Cystéine	1,9	2,3
Glycine	9,2	10,9
Histamine	0,8	1,6
Isoleucine	7,5	13
Leucine	5	9,9
Lysine	5	10,4
Méthionine	3,1	3,5
Phénylalanine	4,6	8,7
Proline	175	279
Sérine	27,4	37,4
Thréonine	16,7	35,3
Tryptophane	0,4	0,5
Tyrosine	4,1	4,9
Valine	3,1	3,8
Laminine	6,43	6,7
Acide glutamique	4 100	4 226

La teneur en lipides varie avec les saisons mais reste faible (1,3 à 3,6 %) ; selon Honya *et al.* (1989), il s'agit pour la plupart d'acides gras insaturés tels que l'acide éicosapentaénoïque (EPA 20 : 5) qui représente 25 % du total et l'acide octodécatétraénoïque (18 : 4), sans doute précurseur de l'E.P.A. (Pohl et Zurheide, 1979). La valeur minimale est atteinte en juillet au moment de la récolte. Les stérols sont abondants par rapport à ce que l'on rencontre en principe chez les algues rouges et les algues vertes ; mais *L. japonica* n'est pas, à ce point de vue, la plus riche des algues brunes. Ce sont pour 0,007 % du 2-4 méthylénecholestérol et pour 0,009 % du fucostérol. Il a été démontré que ce dernier avait un fort pouvoir plasmogène et pourrait de ce fait diminuer les risques de thrombose (Hagiwara *et al.*, 1984).

Les glucides, pour la plupart sous forme non assimilables, constituent plus de la moitié du poids sec de l'algue. La teneur en cellulose (8 à 9 %) est importante par rapport aux teneurs des algues brunes et plus élevée que celles des autres algues alimentaires (Tableau 11). Les taux de laminarine et de mannitol varient considérablement au cours de l'année avec un pic en juin-juillet. Les thalles étant récoltés à cette période offrent donc la valeur maximale. Le mannitol peut être considéré comme énergétique mais il est loin d'égaliser sur ce plan le glucose.

Incidences paramédicales

Kang (1973) rapporte des études statistiques qui montrent la corrélation significative concernant la rareté des tumeurs cancéreuses du tube digestif des Coréens

Tableau 11 – Composition générale de l'algue *Laminaria japonica*.

Les pourcentages s'échelonnent entre deux extrêmes ; ils varient en effet selon la saison, la variété et l'âge du plant, les caractéristiques du milieu, les améliorations obtenues par sélection génétique.

ELEMENTS	POURCENTAGE	
	MINIMAL	MAXIMAL
Protéines	5,97	18,99
Lipides	1	3,5
Glucides assimilables (Glucose, Fructose)	8	9
Glucides non assimilables	43	47
Cellulose	3	9
Acide alginique	17	32
Laminarine	12	16
Fucoïdine	11	23
Sels minéraux	19,35	25,2
Mannitol	8,46	28
Cendres	22	28

de Busan consommateurs réguliers de *L. japonica* par rapport aux témoins non consommateurs. Il explique cette relation par le fait que les polysaccharides du type acide alginique, fucoïdine, laminarine sont chimiquement très proches des matériaux utilisés par l'organisme humain pour la synthèse des colloïdes tapissant la paroi du tube digestif : leur présence en accélérerait la fabrication, protégerait les muqueuses blessées et favoriserait la cicatrisation. En outre, les fibres de cellulose faciliteraient le transit intestinal. Ces différentes actions se traduiraient par une diminution des risques d'inflammation, de polypes et de tumeurs. Cette hypothèse est à mettre en relation avec les travaux de Yamamoto et de Maruyama (1985) : ceux-ci notent que l'addition quotidienne de poudre de *L. japonica* à la ration alimentaire de rats traités à la 1-2 diméthylhydrazine neutralise l'action de cette substance cancérigène. Ils démontrent en outre l'activité antitumorale d'extrait de *L. japonica* consommés régulièrement par des rats atteints de leucémie L 1210 : le principe actif serait une fraction de la fucoïdine. Maintes observations convergentes amènent à penser qu'il existe bien un effet antitumoral de *L. japonica* mais les mécanismes qui président à cette action ne sont pas pour l'instant bien clairs.

Les sels de sélénium et de cuivre qui constituent les groupements actifs des peroxydases faciliteraient la synthèse des cytochrome-oxydases et stimuleraient par ce biais les défenses de l'organisme humain.

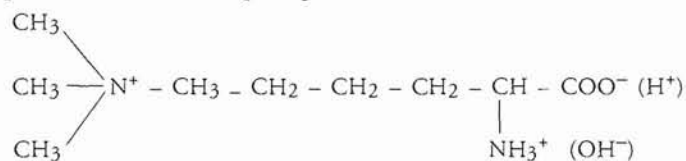
Dès 1941, Kimura signalait que les extraits de *L. japonica* ont une action anti-lipidique et anticoagulante. Springer en 1961 et, plus récemment Fujiwara *et al.* (1984), ont confirmé l'effet anticoagulant (Tableau 12). Ce dernier a réussi à identifier la substance responsable : il s'agit de chaînes courtes dérivant de la fucoïdine et dont le poids moléculaire se situe entre 5 000 et 50 000. Leur action est renforcée par la présence de laminarine et de l'acide alginique (Mori *et al.*, 1982). Abe et

Tableau 12 – Action anticoagulante des extraits de *L. japonica*.

	TEMPS DE COAGULATION (SEC.)	
	Algues fertiles	Algues en croissance
Avec extrait	780	1 440
Sans extrait	18	13

Kaneda (1971) ont, de leur côté, confirmé l'effet antilipidique de *L. japonica*. Lorsqu'on nourrit pendant 10 semaines des rats avec une alimentation très riche en lipides à laquelle on ajoute 5 % de poudre de *L. japonica*, le taux de cholestérol décroît régulièrement alors qu'il augmente fortement chez les témoins ne recevant pas de *L. japonica*. Ito et Tsuchiya (1971) obtiennent un résultat semblable en remplaçant la poudre de *L. japonica* par de l'alginate mais ne se hasardent à aucune hypothèse.

Takemoto (1964) et Ozawa *et al.* (1967) remarquent que la consommation de *L. japonica* a un effet sur la pression artérielle. Ozawa prouve que cette action est provoquée par une substance qu'il parvient à isoler, la laminine :



qui est un 5 amino 5 carboxypentyl-ammonium-hydroxyde dérivant sans doute de la L-lysine par méthylation. En effet, l'injection de fortes doses de laminine à des rats ralentit puis stoppe les battements cardiaques : à faibles doses, on note une diminution de la tension artérielle, sans modification du rythme cardiaque, consécutive au relâchement des muscles lisses de l'intestin, des vaisseaux sanguins et de la trachée artère. Ces réactions s'expliquent, selon Ozawa, par le fait que la laminine contrarie localement l'action de l'acétylcholine et de l'histamine ; elle pourrait réduire ainsi les risques d'allergies. Tsuji *et al.* (1980) constate également cette influence d'extraits de *L. japonica* sur la pression artérielle ; il l'attribue plutôt à l'influence de l'alginate de potassium qui permet l'échange de Na⁺ du plasma par le K⁺ de l'alginate. Ces résultats convergents expliquent pourquoi dans la médecine orientale, *L. japonica* a été et est encore très souvent employée comme médicament contre l'hypertension.

Consommée épisodiquement, *L. japonica* n'est ni plus ni moins qu'un « légume » qui ne provoquera pas bien entendu les effets indiqués ci-dessus. On peut dire simplement qu'il n'apportera pas ou peu de graisses et de glucides : c'est l'alimentation idéale pour les lendemains de repas lourds.

Les médecins chinois, coréens (Kang, 1973) et japonais sont nombreux à affirmer qu'une absorption quotidienne de 3 à 5 g aura une incidence favorable sur les problèmes de poids et de transit intestinal, la peau fragile rapidement irritée, les cheveux ternes et cassants, la pression artérielle instable, une certaine anxiété liée à

une nourriture trop riche en lipides et à une carence en oligo-éléments. Ils la recommandent tout particulièrement aux femmes enceintes pour le taux de calcium.

D'après Kang (1973), *L. japonica* est un végétal qui « permet de conserver le bon équilibre de ceux qui sont en bonne santé, et de retrouver la forme pour ceux qui l'ont perdue ».

LAMINARIA JAPONICA, ALGUE INDUSTRIELLE

Extraction de l'acide alginique

La teneur en acide alginique de *Laminaria japonica* varie au cours de l'année de 17 % en novembre à 32 % en avril-mai. Cependant par sélection et par croisement de plants à haute teneur, Fang (1963, 1976), Tseng (1984), Wu *et al.* (1963) ont réussi à doter la phycoculture chinoise de géniteurs dont la descendance affiche des pourcentages d'acide alginique approchant les 45 %. La qualité reste cependant tout à fait moyenne, du même ordre que l'acide alginique de *Macrocystis pyrifera*. Les tests réalisés à notre laboratoire indiquent une viscosité moyenne de 1 500 mPa s⁻¹ pour une concentration de 1 %, à 20 °C, à pH 8.

Le produit extrait présente parfois, notamment en juin-juillet au moment où l'algue porte des sores, une teinte brun-jaunâtre. Certes, cette coloration est légère ; elle nécessite néanmoins un blanchiment lorsqu'on vise l'incorporation dans la nourriture. On utilise à cet effet une solution d'hypochlorite de sodium à 12 % que l'on ajoute à une suspension aqueuse d'alginate de calcium. Pour éviter cette opération de blanchiment qui détériore le pouvoir épaississant de l'alginate, certaines usines (Mac Hugh, 1987) préfèrent prétraiter les algues avec une solution de formol à 5 ou 10 % de façon à bloquer l'oxydation des phénols qui provoque, lors du passage en milieu basique (extraction par le carbonate de sodium à pH 14), l'apparition de la coloration.

Le rapport « acide mannuronique/acide guluronique » dans la molécule d'acide alginique extrait de *L. japonica* est de 2,6 dans la partie basale et de 2,34 à 3,14 dans la zone apicale (Ji *et al.*, 1980) ; il révèle un produit moins actif que l'acide alginique de *L. digitata* (M/G = 2,26 ; Haug *et al.*, 1974) ou de *Macrocystis pyrifera* (M/G = 1,56 ; Pernan et Sanderson, 1972).

Selon Hi (*com. pers.*, 1988), 12 % seulement de la production d'alginate sont consacrés à l'industrie agro-alimentaire, 22 % à l'industrie papetière, le reste est dirigé vers l'industrie textile. La Corée et le Japon n'exportent pratiquement pas d'alginate. Par contre, la Chine est devenue brusquement en 1987 un gros exportateur. Mais, depuis cette date, elle n'est plus intervenue de façon significative sur le marché mondial. On est arrivé à la conclusion que le stock d'alginate mis en vente en 1987 à un prix défiant la concurrence représentait des reliquats d'extraction de plusieurs années et que, depuis, la Chine arrive tout juste à satisfaire ses propres besoins. Certains pensent que l'industrie des alginate de ce pays est handicapée par le fait qu'elle repose sur un grand nombre de petites usines plus ou moins obsolètes, aux techniques d'extraction peu performantes : chaque usine applique ses propres normes

qui sont différentes des normes des autres usines et surtout éloignées de celles convenant au commerce international (Arzel, *com. pers.*, 1990).

Extraction de l'iode et du mannitol

La Chine utilise *Laminaria japonica* pour extraire à la fois l'acide alginique, l'iode et le mannitol. La production d'iode est réalisée à partir de stocks d'algues qui proviennent de variétés obtenues au laboratoire par sélection génétique ; le taux d'iode est ainsi passé de 0,4 % du poids sec chez les témoins sauvages à 0,8 % pour la variété Danza 10. Le procédé d'extraction permettant l'obtention des trois produits à partir d'un même lot d'algues est résumé ci-après (Hi, 1988). Il ne fait pas de doute que lorsque l'industrie chinoise aura résolu ses problèmes de normes, elle deviendra un concurrent fort influent sur le marché mondial. Le fait de cultiver *L. japonica* lui permettra de disposer d'une matière végétale abondante et progressivement de qualité, à un coût de production très inférieur à celui des algues sauvages. Déjà, la tonne fraîche arrivant à l'usine à Qingdao revient à 90 F (Hi, 1987) contre 100 F pour *Macrocystis pyrifera* dont on sait pourtant la facilité de collecte (Mac Peack, 1991, *com. pers.*), et 230 F pour *Laminaria digitata*.

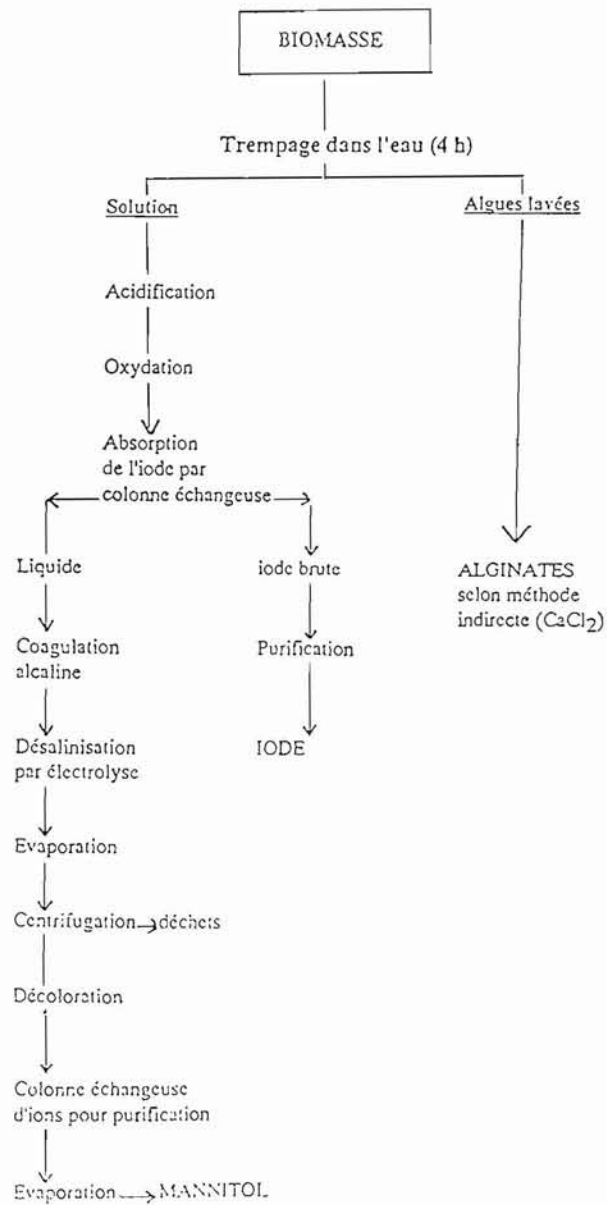
ENTRETIEN DES PEUPELEMENTS NATURELS

Le Japon possédait en 1930 un stock de *Laminaria japonica* estimé à plus de 2 500 000 t dans lequel il pensait pouvoir puiser indéfiniment. Mais, la pollution résultant d'une industrialisation mal maîtrisée détruisit de nombreux peuplements, tandis que d'autres devenaient inutilisables en raison des taux d'arsenic et de mercure accumulés par les algues puisant dans un milieu contaminé et accroissant en plus cette contamination par leur pouvoir de la concentrer. Kimura (1984) rapporte des taux d'arsenic de 300 à 350 $\mu\text{g g}^{-1}$. Enfin, beaucoup de peuplements affaiblis par la détérioration du biotope devenaient hétérogènes et de moins en moins denses. La première réaction, avant de se tourner vers la culture, fut d'essayer de freiner la détérioration et de reconstruire le stock. Yamada (1957) décrit comment les riverains, les chercheurs et l'Etat japonais s'efforcent d'inverser le processus de régression en protégeant les peuplements existants et en construisant de nouveaux champs en zones non polluées.

POSE DES PIERRES

La première méthode employée fut la pose de pierres connue depuis 300 ans, mais généralisée à partir de 1960 : entre la fin de l'été et la fin de l'automne, on dépose de gros rocs de 600 à 800 kg sur les fonds sableux, de préférence aux fonds

UTILISATION INDUSTRIELLE DE *LAMINARIA JAPONICA*



vaseux qui entretiennent souvent une eau turbide peu propice à la croissance. On choisit de l'andésite qui résiste mieux à l'eau de mer que le granite. Si le sable est stable, les pierres sont réparties de proche en proche au hasard ; s'il est mobile, les pierres sont empilées les unes sur les autres ou accumulées dans de grands paniers en sarments de vigne sauvage. Tori et Kawashima (1983), constatant que les pierres finissent par s'enterrer à la longue, préconisent des blocs en ciment dans lesquels sont plantés des tubes en PVC dépassant de 1 à 2 m où se développent les plants. Mais, en raison du nombre de pieds qui se fixent par tube, la croissance reste de 30 à 40 % inférieure à la normale.

Kawashima (1984) a affiné cette technique en créant les supports amovibles : un long bloc de béton à section trapézoïdale est surmonté d'un treillis fixé à l'aide de rubans en caoutchouc. Cette structure est mise en place sur des fonds sableux où elle va s'enfoncer au fur et à mesure ; le treillis restera à 30 cm du sol : quand le peuplement qu'il porte devient hétérogène, il est remonté, nettoyé puis remis sur le socle en béton (Figure 34). L'ensemencement de ces supports, roches ou dispositifs

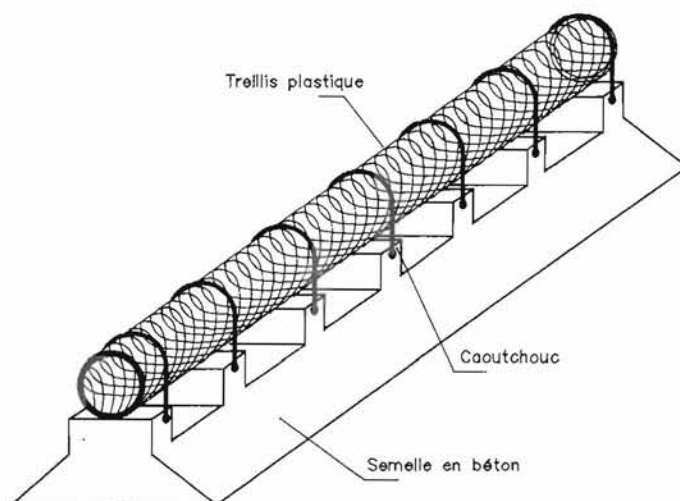


Figure 34 – Substrat artificiel destiné à être implanté en milieu sableux.

La base en béton s'enfoncer au fur et à mesure et se stabilise au niveau des créneaux. Un treillis en plastique sert de support aux futures générations d'algues. Quand l'hétérogénéité du peuplement augmente, on change le treillis.

artificiels, peut être réalisé naturellement s'ils sont placés à proximité de champs de *L. japonica* existants, ou artificiellement soit au moyen de lames fertiles attachées au-dessus ou à l'intérieur du cylindre, soit au moyen de cordelettes (chargées de plantules) que l'on enroule autour de la structure.

LIBÉRATION DES SUBSTRATS

Parmi les techniques mises au point, aucune à ce jour ne permet de conserver une population homogène. On constate une augmentation constante de l'hétérogénéité du peuplement de laminaires au profit d'algues à cycle reproducteur court. Ainsi, dès que le champ devient trop encombré par des végétaux importuns, c'est-à-dire après 2 ou 3 années, on l'élimine totalement. Pour cela, deux moyens sont employés : l'un, radical, consiste à utiliser les explosifs qui ravagent tout le biotope ; l'autre a recours au faubertage : une grosse chaîne, fixée au fond, est reliée par une des extrémités à un gros flotteur : lorsque, sous l'effet des changements de direction du vent, le flotteur se déplace, la chaîne suit le mouvement, et, traînant sur le fond, détruit tout ce qui y pousse (Figure 35).

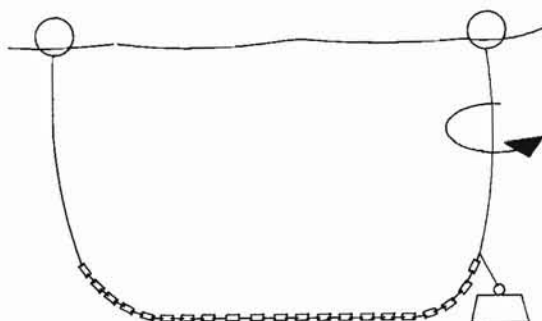


Figure 35 – Système à chaîne destiné à nettoyer le substrat.

En tournant autour de l'ancrage, la chaîne racle le fond et élimine tous les végétaux macrophytes, ce qui permettra une colonisation ultérieure soit artificielle, soit naturelle à partir d'un champ de laminaires avoisinant.

Malheureusement, il arrive souvent que, sur la surface ainsi libérée, se développent, au lieu de laminaires, des algues encroûtantes calcaires : c'est le phénomène du « reef burn » constitué par une couche de *Corallina pilifera*, d'*Amphiroa ephaedrea* dont les spores germent rapidement, ou de *Fosliella* dont les conceptacles sont prêts à émettre des gamètes en moins de trois semaines. Le « reef burn » est un véritable fléau qui affecte les fonds du Japon sur de grandes étendues car les laminaires ne s'installent plus sur cette croûte.

Avec la même obstination que mettent les Japonais à entretenir et à reconstituer leurs peuplements, les Chinois s'efforcent d'élargir le champ naturel qui s'est formé autour de Dalian après l'introduction volontaire de *L. japonica* en 1927. Cette détermination est liée au fait reconnu que les peuplements de *Laminaria japonica* jouent un rôle fondamental dans l'écosystème : ils fournissent ombre et protection aux poissons, aux crustacés, au plancton ; ils procurent la nourriture aux herbivores et libèrent des détritiques que consomment les oursins, les ormeaux, les ascidies, le plancton ; ils offrent des points de fixation aux invertébrés ; ils absorbent les excès de nitrates et de phosphates terrigènes qui, sans cela, seraient utilisés par une « steppe » d'algues envahissantes et gênantes.

Mais, ces peuplements ne sont pas assez fournis pour alimenter la demande croissante, tant dans le domaine alimentaire que dans le domaine industriel. En outre, une exploitation excessive les mettrait en danger. Il a fallu se résoudre à la culture. Les Chinois y furent contraints les premiers lorsque les importations de kombu japonais devinrent insuffisantes et trop coûteuses. Le Japon s'y décida en 1971 lorsque le déficit entre la récolte naturelle et la demande dépassa les 50 000 t. La Corée débuta en 1975 pour les mêmes raisons que la Chine.

TECHNIQUE DE CULTURE

Comme pour toutes les laminariales, le principe de la culture consiste à obtenir, sur un substrat choisi, des plantules de *Laminaria japonica* qui seront ensuite mises en mer sur un cordage porteur quand leur taille sera suffisante, soit par fixation du substrat initial avec ses plantules sur le cordage porteur, soit par incorporation directe des plantules sur ce cordage porteur. La manière pour atteindre cet objectif a évolué au gré des connaissances biologiques, du perfectionnement des techniques, de l'apparition de matériaux mieux adaptés, de l'élargissement des cultures au-delà des zones traditionnelles.

Malgré les différences de méthode d'un pays à l'autre, parfois même d'une région à l'autre, malgré le nombre de variétés d'algues utilisées, le processus de culture comprend toujours quatre étapes :

- l'ensemencement des collecteurs avec des éléments reproducteurs,
- la phase éclosion où l'on obtient des plantules,
- la préculture qui permet d'adapter les plantules au milieu marin,
- le développement en mer jusqu'au stade adulte.

Plutôt que de décrire successivement la manière dont opèrent Chinois, Coréens et Japonais, il a paru plus judicieux, pour la clarté de l'exposé, d'utiliser le modèle chinois comme fil d'Ariane. Mais, pour chaque étape, une comparaison pourra être établie avec les procédés ou les variations appliqués ailleurs.

ENSEMENCEMENT

La procédure d'ensemencement a profondément évolué depuis les premières cultures implantées à Dalian. A part la côte française de Méditerranée, où les spores sont émises en février-mars, la libération a lieu généralement en deux temps : juin-juillet et octobre-novembre.

Longtemps, le fermier se contenta de capter ces éléments reproducteurs en plaçant, à proximité des plants sauvages, des collecteurs composés de lamelles de bambou de 50 cm de longueur et 10 mm de largeur, parallèles, à intervalles de 2 à 3 cm,

maintenues horizontales par deux cordages verticaux de 5 mm de diamètre. Le système était suspendu à 150 cm de la surface entre un flotteur et un poids de 5 kg (Figure 36 a). Bien que les spores d'été donnent en principe (Tseng, 1959) des plants plus vigoureux que ceux d'automne, le cultivateur préférait immerger les collecteurs à la mi-octobre. La période estivale est en effet souvent perturbée par de violentes tempêtes qui détruisent les collecteurs et arrachent beaucoup de plantules. En outre, c'est le moment où les larves de crustacés, de mollusques et de bryozoaires sont émises en grand nombre et se fixent sur tous les supports disponibles. Enfin, la température s'élève généralement à un niveau létal pour les gamétophytes et les germinations. Le collecteur était donc placé en mer à la mi-octobre. Les spores automnales de *L. japonica* s'y fixaient en même temps que les éléments reproducteurs d'autres algues *Ectocarpus*, *Ulva*, *Enteromorpha*, *Porphyra*, *Ceramium* etc... Or, ces dernières, en se développant rapidement, réduisent la pénétration de la lumière, freinent la croissance des gamétophytes de la laminaire et retardent la gamétogénèse. Il fallait attendre que les basses températures d'hiver éliminent ces compétiteurs pour que les plantules de *Laminaria japonica* apparaissent très tardivement (fin décembre) et atteignent 3 à 5 cm de longueur à la mi-février. La mise en mer devait donc avoir lieu en plein hiver, au moment où les conditions climatiques sont les plus rudes, d'où un travail extrêmement pénible (froid, mer agitée) et des pertes importantes de jeunes plantules.

La première amélioration significative du procédé a été apportée par la mise en mer des collecteurs au début de l'été, puis, une fois les spores fixées, le transport de ceux-ci dans des bassins à terre à l'intérieur d'écloseries. Là, il était possible de maintenir une température assez fraîche pour permettre aux plantules de se développer à l'abri des fortes chaleurs de juillet, août et septembre. Le transfert des sporophytes en mer pouvait avoir lieu en octobre, période bénéficiant en Extrême-Orient d'une sorte d'été indien caractérisé par le calme de la mer.

La procédure actuelle découle de cette dernière : au lieu de placer les collecteurs en mer à proximité des plants couverts de sores, ce sont les algues fertiles qui sont amenées au laboratoire et mises en bassins jusqu'à ce qu'elles émettent les spores : les collecteurs sont alors plongés dans ces bassins. On peut ainsi contrôler aussi bien l'émission que le taux d'ensemencement.

Choix des géniteurs

Le choix des géniteurs, c'est-à-dire des lames qui vont être utilisées pour la production de spores, a lieu soit en mars à partir d'algues cultivées se différenciant par leur raille, leur épaisseur, leur vigueur, soit, bien plus tôt, à partir de plantules de 15 à 20 cm révélant une vitalité exceptionnelle. L'expérience montre qu'il faut 2500 à 3000 géniteurs pour ensemercer correctement un hectare. Mais, pour avoir la possibilité de faire encore une sélection parmi ces thalles, on constitue un stock de sécurité composé de 5000 à 6000 plants. Les 2500 parents effectifs (après la deuxième sélection) permettront d'obtenir 1000 millions de plantules (Ruying, 1988).

La culture des géniteurs est tout à fait particulière. Dans ce cas, il ne s'agit plus d'obtenir le maximum de tissu, mais des frondes larges et épaisses, pouvant fournir des sores abondants et de qualité. On leur accorde une attention particulière tant pour le choix du site de croissance et du type de dispositif que pour le suivi dont chaque géniteur sera l'objet. La zone la mieux située leur est réservée : échanges d'eau par des courants modérés mais constants, richesse en sels minéraux supérieure à $0,02 \text{ mg l}^{-1}$ pour l'azote et $0,005 \text{ mg l}^{-1}$ pour le phosphore, transparence correcte mais pas excessive, niveau réduit pour les épiphytes et les particules en suspension (Tseng, 1957a,b). Les plants sont fixés l'un au-dessous de l'autre, à espace de 7 à 8 cm, en coinçant leurs haptères dans les torons d'un cordage vertical de 80 cm placé à 1 m sous un flotteur de surface et tendu par une pierre de 8 à 10 kg. Chaque cordage est à au moins 60 à 70 cm du suivant. Le cultivateur fait varier la hauteur du cordage pour procurer à chaque stade de croissance l'éclairage optimal qui y correspond (Wu, 1959).

Vers la mi-mars, il retourne le cordage pour qu'il y ait égalisation de la croissance : les algues les plus basses qui recevaient moins de lumière peuvent ainsi rattraper celles des niveaux supérieurs. A cette occasion, il enlève avec une brosse douce ou une éponge tous les épiphytes, tous les organismes et toutes les particules qui se sont installés ou déposés sur les lames. Vers la mi-avril, on change la position du cordage qui est alors placé horizontalement : chaque plant est décroché : son extrémité est sectionnée sur 25-30 cm de façon à éliminer les détériorations apicales et les déchirures dans lesquelles les bactéries et les champignons pourraient proliférer. Certains haptères sont sectionnés : on ne conserve que les deux principaux. Les plants sont alors rattachés, en les espaçant de 10 cm, sur le cordage horizontal qui est immergé à 50 cm de la surface. Cette opération se traduit par une élévation de la quantité de lumière pénétrante, ce qui accélère le métabolisme photosynthétique, c'est-à-dire la croissance en épaisseur et l'accumulation de réserves. A la fin juin, le cordage est abaissé à 80-100 cm de la surface ; la brusque variation de lumière déclenche la sporogénèse. A partir de ce moment, l'habileté consiste à maintenir des lames assez près de la surface pour obtenir les sores les plus larges et les plus prolifiques possible, assez éloignées cependant pour que l'éclairage ne détériore pas le contenu des sporocystes. Le niveau de 70-80 cm a paru être la meilleure position dans les conditions normales (Tseng, 1959).

La sporogénèse débute par les lames le plus près de la surface. A mesure que la profondeur augmente, il y a moins de sores et ils apparaissent plus tard. D'ailleurs, les plants vivant au-delà de 10 m de fond ne produisent pas de spores même si la température et la teneur en sels nutritifs sont correctes. Si, pour des raisons de calendrier, on ne souhaite disposer de spores qu'en octobre, les géniteurs seront descendus par 7-8 m de fond pour qu'ils franchissent, dans la pénombre et à une température acceptable, sans trop de dégradation, les mois estivaux.

En Chine méridionale où, malgré la profondeur, la température et l'ensoleillement restent élevés, il faut se résoudre à retirer ces algues de la mer. Après avoir coupé leur sommet pour qu'elles ne mesurent plus que 70 cm de longueur, on les place à l'intérieur de stations climatisées à raison de 4 à 5 plants par m^2 , à $8-10 \text{ }^\circ\text{C}$, sous $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, avec un renouvellement d'un tiers du volume d'eau par jour. C'est le procédé dit de l'« Oversummering ». Les sporocystes commencent à se former

à la fin juillet ; vers le mois d'août, on remonte la température à 13 °C à raison d'un degré tous les 3 jours et on abaisse la luminosité à 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Après 60 jours dans ces conditions, les sporocystes sont prêts à émettre leur contenu. Il est temps alors de préparer les collecteurs.

Captage

Collecteur

Les substrats utilisés pour obtenir en éclosion la fixation des spores doivent répondre à trois qualités : être légers, faciles à manipuler et exempts de substances toxiques. En Chine, on a pendant longtemps employé les baguettes en bambou ; c'est encore le cas dans le sud ; mais, dans le nord, on les a remplacées dès 1960 par la cordelette en fibres de palmier ; la fibre synthétique a fait son apparition vers 1980, soit en mélange avec la fibre de palmier, soit pure. La cordelette et la structure qui la sous-tend constituent le collecteur.

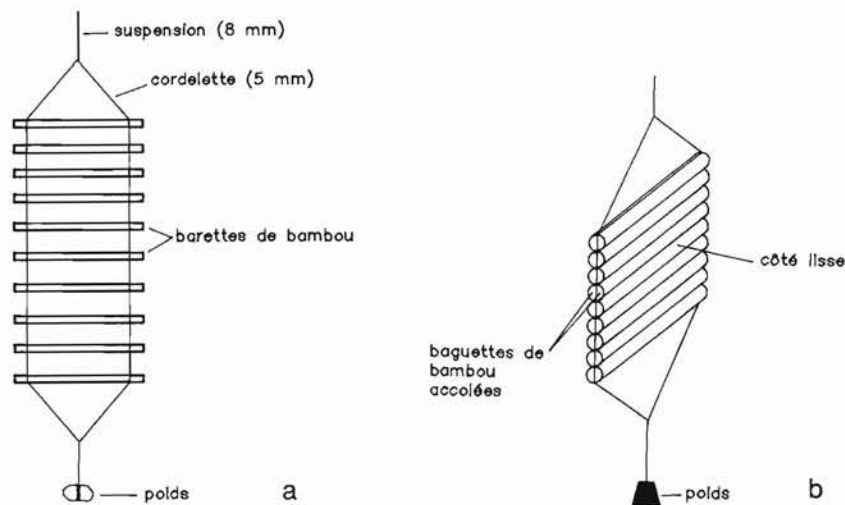


Figure 36 – Collecteurs en baguettes de bambou utilisé par l'algoculteur chinois dans les zones méridionales de l'aire où est cultivée *L. japonica*.

La face lisse est tournée vers l'extérieur : c'est sur elle que se fixent les spores. Type recommandé pour les lieux turbides car les particules en suspension ne peuvent y adhérer.

Substrats en bambou – Ce sont les plus anciens. Pour le sud, où l'eau est toujours plus ou moins turbide, le bambou, avec sa surface lisse où les particules de vase ne peuvent adhérer, constitue le substrat irremplaçable. On le découpe en lamelles fines de 35 cm de longueur, 0,9 cm de largeur et 0,5 cm d'épaisseur. Les baguettes ainsi

obtenues sont trempées dans une solution alcaline à 1 % pendant 30 jours avec renouvellement du milieu tous les 10 jours, puis placées dans l'eau bouillante à 1 % de soude pendant 24 h, immergées pendant 7 jours dans l'eau courante, enfin séchées au soleil. Dix baguettes sont attachées ensemble avec les surfaces brillantes dans le même sens pour former une « planche » rectangulaire de 35 × 9 cm; deux « planches » sont accolées dos à dos, surfaces brillantes vers l'extérieur (Figure 36 b).

Substrat en cordelettes de fibres de palmier – En tressant la fibre de palmier, on obtient une cordelette de 5 mm de diamètre. Pour éliminer les acides organiques qu'elle pourrait exsuder, la cordelette est frappée par une machine spéciale, d'abord à sec, puis sous aspersion d'eau, maintenue ensuite 5 h dans l'eau bouillante, rincée pendant 10 h à l'eau courante, séchée au soleil. Une fois décolorée, la cordelette est soit agencée en une sorte de treillis de 45 cm de largeur et 125 cm de longueur, composé de 50 bouts de 125 cm, soit enroulée autour d'un cadre en bois rectangulaire de 125 × 45 cm. Chaque système représente environ 63 m de cordelette pouvant porter 50 000 plantules.

Substrat en fibres synthétiques – La cordelette en fibres de polypropylène mesure de 2 à 3 mm de diamètre. Comme la précédente, elle est traitée pour éliminer les radicaux toxiques libres : maintien dans une solution basique à 1 %, à 100 °C pendant 5 h, rinçage à l'eau douce courante pendant 10 h, séchage à l'air chaud. On l'enroule autour d'un cadre en bambou ou en plastique de 50 cm de côté en une spire continue où chaque tour est séparé du précédent par un intervalle de 3 mm. En Corée, le collecteur se rapproche de ce dernier type, à ceci près qu'il est démontable et présente en son milieu une barre supplémentaire renforçant le parallélisme. Le bord inférieur et le bord supérieur sont formés de baguettes qui se séparent en deux parties complémentaires, l'une mobile, l'autre fixe, toutes deux dentelées. Pour enrouler la cordelette en polypropylène (type Kuralon), on enlève d'abord la partie mobile. L'opération d'enroulement terminée, on clippe la partie mobile sur la partie fixe, coinçant ainsi la cordelette qui ne pourra plus glisser hors des encoches.

Depuis 1990, le laboratoire de phycoculture de l'Ifremer (France) préfère utiliser pour les expérimentations sur *Laminaria japonica* un collecteur cylindrique en PVC lourd (pour qu'il coule) de 10 cm de diamètre et 50 cm de longueur. On y enroule 55 m de cordelette à l'aide d'une simple machine rotative. Il s'agit d'une cordelette en polypropylène brut type « Nylon chappe » de 3 mm de diamètre, préalablement trempée dans l'eau bouillante pendant 5 h, puis longuement rincée à l'eau douce. On respecte un espace de 4 mm entre chaque tour. On dispose le collecteur « habillé » de la cordelette dans un courant d'eau douce qui le débarrassera de toute toxicité.

En Chine, en Corée et en France, les collecteurs sont suspendus verticalement dans le bassin d'ensemencement, à partir de tasseaux de bois (4 × 4 cm) reposant sur les bords qui constituent la longueur du bassin ; ils sont disposés parallèlement les uns aux autres, espacés de 3 à 5 cm. Le modèle japonais utilise aussi la cordelette en polypropylène de type « Kuralon », mais la structure d'enroulement est un trièdre de 55 cm de longueur dont la section correspond à un triangle isocèle de 30 cm de côté. Au lieu de suspendre ce collecteur, on le pose simplement sur le fond d'un bac. La cordelette couvrant la face inférieure ne portera pas ou peu de plantules car peu de lumière et de spores pourront y parvenir.

Écloserie

Les opérations amenant à la libération des spores, l'ensemencement des collecteurs et le développement des plantules s'effectuent à l'intérieur d'une éclosérie, bâtiment construit en bordure de mer où l'éclairement, la photopériode et la température peuvent être contrôlés.

L'éclairement se règle soit, dans les salles avec fenêtres, au moyen de rideaux modifiant la lumière solaire (Chine, Corée), soit, dans les pièces aveugles, au moyen de tubes fluorescents dont le nombre, la puissance et la position sont modulables (Japon, France). Le dernier procédé permet un ajustement plus fin ; le premier est bien évidemment plus économique.

En Corée et en Chine, les matériaux de construction choisis (bois) et l'épaisseur des murs suffisent souvent à maintenir une température convenable (14 à 15 °C). Au Japon, les écloséries sont construites sur des sources d'eau fraîche ; la régulation thermique utilise cette eau en la faisant circuler autour des bacs de culture. La France fait appel à un transfert de calories au moyen d'un échangeur entre une eau souterraine à 13 °C et l'eau de mer qui est ainsi rafraîchie en été et réchauffée en hiver. Un groupe frigorifique complémentaire et des convecteurs électriques permettent un volant de température entre 8 °C et 17 °C.

Les bassins ont en général de 1 à 1,20 m de profondeur, ils sont souvent en béton lisse. Mais, on tend actuellement à leur préférer des bassins en plastique, plus faciles à stériliser. Dans la majorité des cas, les bassins sont indépendants et sur un même niveau. Cependant, dans certaines écloséries chinoises, on les dispose en escalier de façon à créer un courant : l'eau s'écoule par simple gravité jusqu'au niveau inférieur d'où une pompe la renvoie vers le niveau supérieur.

On trouvera plus loin (Figure 169) la description en détail de l'éclosérie expérimentale construite en France à la station de Bouin (Vendée) par l'Ifremer pour la culture de *L. japonica* et *Undaria pinnatifida*.

Libération des spores et ensemencement

L'ensemencement des collecteurs peut s'effectuer soit directement, à partir des spores : c'est le cas en Extrême-Orient, soit à partir des gamétophytes comme l'a montré l'Ifremer avec la technique du « free-living ».

Méthode extrême-orientale. Lorsque les géniteurs atteignent la parfaite maturité et sont prêts à émettre leurs spores, la cuticule qui recouvre les sores a tendance à se détacher en un fin film translucide. Le cultivateur reconnaît à ce signal que les sores sont à point. Les sporophytes sont ramenés à l'éclosérie dans une enceinte fraîche ou, si possible, dans de l'eau de mer. On les brosse cinq ou six fois afin de les débarrasser des derniers épiphytes et de toute tache douteuse ; après les avoir égouttés et enroulés dans du papier buvard, on les stocke au frais et à l'obscurité pendant 48 h, le temps que la fronde perde 20 à 30 % de son eau. Cela est assez long chez *L. japonica* dont les parois cellulaires sont épaisses par rapport aux autres laminaires. Il faut en principe 80 à 100 géniteurs par m³ de bassin. On imagine aisément le travail de sélection et d'entretien que cela représente pour un bassin de 3 à 4 m³, ce qui est le volume classique d'un bassin d'ensemencement. Le brusque trempage

des lames dans l'eau du bassin à 8-10 °C, à la lumière du jour, provoque le gonflement des paraphyses, et, sous la pression de celles-ci, l'éclatement des sporocystes libérant les spores. Le fait d'agiter fréquemment les plants toutes les 5 mn amplifie l'émission dont on peut suivre l'intensité en observant des prélèvements d'eau au microscope : on y voit des zoïdes qui se déplacent en ligne droite : ce sont les plus vigoureux ; d'autres, plus faibles, décrivent seulement des cercles. Lorsque l'on compte, en ne considérant que les plus vigoureux, dans le champ du microscope au grossissement 100, 15 à 25 spores, la densité est suffisante pour un bon ensemencement. L'émission dure 15 à 25 mn ; au delà de ce temps, il n'y aura pratiquement plus d'élévation de densité.

Les collecteurs sont alors suspendus dans le bassin à raison de 30 à 40 lorsqu'il s'agit de treillis, de 140 à 160 lorsqu'il s'agit de cadres. On prend soin de disposer, juste avant l'émission, des lames de verre de 6 × 2 cm, ce qui permet de vérifier au microscope comment évolue le pourcentage de fixation. Lorsqu'on estime que les collecteurs sont convenablement ensemencés (après 40 à 45 mn), on les enlève du bassin d'ensemencement et on les plonge dans un autre bassin, le bassin de développement, dont l'eau de mer stérilisée et enrichie est maintenue, selon le choix, entre 10 et 15 °C.

Le même processus est utilisé en Chine et en Corée ; la seule différence réside dans la forme du collecteur et le type de cordelette. Au Japon (Kawashima, 1984), au lieu d'employer des bassins de 3 à 4 m³, on fait appel à des bacs en PVC de 60 × 60 × 60 cm, contenant chacun un seul collecteur à section triangulaire baignant dans de l'eau de mer enrichie avec 2 % de milieu ESI, préalablement stérilisée par ultrafiltration et passage devant une rampe de tubes à rayonnement ultraviolet. Le milieu ESI diffère du type Provasoli par l'adjonction de 2 µg l⁻¹ d'iode. On trempe le long du bord du bac uniquement les parties fertiles de la lame après les avoir triées soigneusement, lavées à l'eau de mer stérile et soumises à une légère déshydratation au frais (18 à 19 °C) pendant 48 h. Les spores sont libérées comme en témoigne la teinte brunâtre que prend l'eau. Au bout d'une demi-heure, le collecteur est enlevé du bac d'ensemencement et transféré dans celui de développement où l'eau stérilisée comme précédemment est ainsi enrichie avec 20 % d'ESI. Les bacs de développement sont placés les uns à la suite des autres dans un chenal où s'écoule en permanence de l'eau de source à 10-12 °C.

Ensemencement par « free-living » (Ifremer). On se rappelle que, sur le rivage méditerranéen, *Laminaria japonica* devient fertile en hiver (de décembre à février). On récolte à ce moment-là quelques beaux pieds âgés de plus d'un an. On découpe dans les parties les plus sombres des sores des morceaux d'environ 2 à 3 cm de large sur 4 à 5 cm de longueur. Ces fragments sont brossés plusieurs fois dans de l'eau de mer à 12 °C, puis dans un bain eau de mer + hypochlorite de sodium à 5 % (5 ml par litre) pendant 5 mn, enfin rincés longuement dans de l'eau de mer stérilisée contenant 5 mg l⁻¹ d'oxyde de germanium. On sèche leurs deux faces à l'aide de papier-buvard et on les étend dans une enceinte isotherme où ils restent 24 heures à l'obscurité à 15 °C. Lors de la remise à l'eau dans un béccher contenant 400 cc d'eau de mer stérile à 12 °C, les sporocystes éclatent et libèrent en principe les zoospores. Si l'on a choisi des sores à point, l'émission a lieu immédiatement. Dans le

cas contraire, il faut attendre jusqu'à 25 mn pour parvenir à une densité importante (au minimum 3 000 000 par ml). Si, au terme de ce délai, la concentration en spores dans l'eau n'atteint pas 50 individus mobiles sous le grossissement 100 du microscope, il faut reprendre toute l'opération : choix de nouveaux thalles, brossage, etc.

La solution contenant les spores est passée à travers un tamis à mailles de 10 μm . On récupère un filtrat F libéré des polysaccharides (acide alginique, fucoïdine). Simultanément, on prépare un ballon de 2 l d'eau de mer stérilisée (à l'autoclave à 120 °C pendant 20 mn) enrichie par

- 4 ml de milieu A de Miquel
- 2 ml de milieu B de Miquel
- 2 ml de milieu P₆ de Provasoli
- 5 ml d'une solution d'oxyde de germamium (soit 5 mg l⁻¹)
- 1 ml d'une solution de Kanamycine (soit 50 mg l⁻¹).

Lorsque l'addition du milieu B de Miquel provoque un précipité blanchâtre de phosphate de calcium, 100 ml du filtrat F contenant les spores sont versées dans le ballon. Ce dernier est déposé dans une armoire à culture sous 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. On laisse au repos pendant trois jours, le temps nécessaire aux spores fixées sur les particules du précipité pour germer. Puis, on injecte de l'air atmosphérique en continu : le précipité blanchâtre se désagrège et les gamétophytes résultant de la germination circulent et se développent dans les courants générés par le bullage.

Une semaine après la mise en suspension, on élève la température de 12° à 19 °C, à raison d'un degré par jour. Lorsque les 19 °C sont atteints, l'éclairement, maintenu au départ à 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, est porté à 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. On constate qu'à l'approche de 19 °C, les gamétophytes, au lieu de différencier des gamétocystes, continuent et accélèrent leur développement jusqu'à donner de longs filaments que l'agitation fragmente : chaque fragment s'allonge à son tour démesurément jusqu'à être brisé en morceaux et ainsi de suite. La quantité de gamétophytes ne cesse ainsi de croître et le ballon, à l'origine clair, s'assombrit progressivement au fur et à mesure des multiplications, jusqu'à devenir opaque environ 30 jours après l'inoculation des spores. A partir de 500 cc du premier ballon, on a la possibilité d'ensemencer un deuxième ballon puis un troisième, etc, augmentant par ce processus le stock de gamétophytes que l'on peut conserver pendant 8 à 9 mois sans modification à condition de changer le milieu nutritif tous les quinze jours. Cette multiplication des gamétophytes libres constitue le phénomène de « free-living ».

En ramenant progressivement la température à 15 °C, on déclenche la gamétogénèse. Cinq jours après, on pulvérise le bouillon de gamétophytes sur la cordelette entourant les collecteurs cylindriques qui sont ensuite délicatement suspendus en position verticale dans le bassin de développement à raison de 80 pour 3 m³. Cette opération a lieu en août de façon à pouvoir disposer de plantules mesurant 8 à 10 mm à la mi-novembre lorsque l'eau de mer côtière est à 16 °C.

On retrouvera ce type d'ensemencement au moyen de gamétophytes produits en laboratoire par « free-living » dans l'exposé concernant la culture d'*Undaria pinnatifida*. La différence par rapport à *Undaria* réside dans le fait que la prolifération végétative et le blocage de la gamétogénèse ont lieu à 19 °C alors que pour *Undaria*, ils nécessitent 22 °C.

DÉVELOPPEMENT EN ÉCLOSERIE

En Chine, les collecteurs ensemencés sont répartis de façon à ce que chaque bassin de développement reçoive 1/7 du contenu du bassin d'ensemencement. On les dispose :

- soit horizontalement sur un châssis à 20 cm du fond : dans ce cas, seule la face supérieure bien éclairée portera des plantules, toutes de même taille, car le taux d'éclairement est homogène sur l'ensemble de la surface ;
- soit en position oblique, appuyés deux par deux ; il y aura des germinations sur les deux faces, mais, la lumière diminuant avec la profondeur, il faudra renverser les collecteurs chaque semaine pour que le développement devienne homogène.

En Corée où les collecteurs sont suspendus en position verticale, il est nécessaire de retourner régulièrement les cadres pour la même raison. Au Japon, on garde un seul collecteur à section triangulaire par bac : le cycle de la reproduction s'effectue sur les faces supérieures.

Conditions de culture

Température et éclairement

Selon la vitesse de développement que l'on désire, la température du bassin peut être fixée entre 8 et 15 °C. L'optimum est à 10 °C : on obtient les zygotes au bout de 10 jours ; à 8° et à 16 °C, il faut attendre 16 à 18 jours, pour un éclairement comparable (Wu, 1959). Tseng (1959) a démontré que la libération et la germination des spores peuvent avoir lieu à l'obscurité. Par contre, la croissance des gamétophytes nécessite au moins 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A 4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, il y a peu de développement et 80 % de mortalité ; à 12 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, il n'y a pas de mortalité mais la croissance reste lente. On maintient une durée d'éclairement de 10 h suivie de 14 h d'obscurité. Cela suffit pour un bon développement des gamétophytes ainsi que pour la formation des gamétocystes. Un complément de lumière en intensité ou en durée n'apporte rien de plus. Comme chez les *Laminaria saccharina* (Lüning et Dring, 1972), la succession des phases jour/nuit favorise et synchronise la libération des gamètes et les fécondations, particulièrement lors du passage de l'obscurité à l'éclairement.

De nombreux travaux ont défini avec soin l'incidence de l'intensité lumineuse sur le développement des plantules. On sait que les sporophytes, surtout dans les premiers stades, sont très sensibles à la lumière. Aussi, l'éclairement, tant en puissance qu'en durée, est-il un paramètre toujours délicat à fixer à la valeur optimale qui dépend en fait de l'objectif à atteindre. S'il est trop faible, la croissance sera lente, et les épiphytes ou les bactéries pathogènes peuvent en profiter pour s'installer. Trop fort, il détruit les pigments photosynthétiques, provoquant des mortalités importantes ou empêche l'allongement des haptères qui sont photophobes (Tseng, 1987), d'où des décrochements de plants. Hasegawa (1971) et Tseng (1980) montrent qu'à 15 °C, il est préférable de ne pas dépasser 20 à 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ tant que le jeune sporophyte n'a pas 1 mm de hauteur, 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre 1 et 5 mm, 72 à 80 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

entre 5 mm et 1 cm, $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre 1 et 2 cm, si l'on veut éviter de fortes mortalités et des formations non viables. Kang (1981) précise qu'il y a une interaction nette entre la lumière et la température.

Lorsque la première s'élève, on a intérêt à diminuer la seconde et réciproquement pour que les lames ne se décolorent pas :

- si la température ne s'abaisse pas au-dessous de 17°C , il n'y a pas de formation de plantules ;
- si, les plantules présentes, la température monte à 20°C , la croissance s'arrête mais on n'observe pas de mortalité tant que l'éclairement reste au-dessous de $8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- la croissance optimale est obtenue pour $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre 17 et 18°C , $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre 14 et 16°C , $160 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre 10 et 12°C , $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre 5 et 10°C .

On doit rechercher pendant toute la période en éclosion un équilibre entre l'intensité lumineuse et la température selon que l'on souhaite une croissance lente ou un développement rapide pour qu'à la date de la mise en mer les plantules mesurent de 2 à 5 mm et soient solidement fixées. D'autres facteurs comme la teneur en nutriments et l'agitation entrent aussi en ligne de compte et permettent une modulation.

Nutriments

La densité en plantules sur les collecteurs et dans le bassin de développement dépasse bien évidemment la densité naturelle. En outre, le milieu marin bénéficie d'un renouvellement d'eau par les courants qui amènent aux végétaux les éléments nécessaires à leur développement. Ce n'est pas le cas dans les bassins : un apport en substances azotées et phosphorées est donc indispensable. Si on fournit de l'azote (plus de $0,5 \text{ mg l}^{-1}$) et très peu de phosphore, les plantules poursuivent leur développement mais elles sont fragiles, de couleur très claire, mal fixées (Ruying, 1988) ; toutes seront dispersées par la houle dès la mise en mer. Si, au contraire, le taux de phosphore est suffisant ($0,01 \text{ mg l}^{-1}$) et le taux d'azote très faible (moins de $0,5 \text{ mg l}^{-1}$), il n'y a pas de mortalité dans l'immédiat, mais la croissance s'arrête. Pour un bon développement, il faut que les plantules baignent dans une eau contenant au minimum $0,5 \text{ mg l}^{-1}$ d'azote et $0,01 \text{ mg l}^{-1}$ de phosphore.

Selon Hue (*com. pers.*, 1984), l'analyse de la teneur de *Laminaria japonica* en N, P et Fe, donne respectivement 1 312, 200 et 3,9 mg pour 100 g de matière sèche, soit un rapport N/P = 7. Le milieu de culture doit maintenir ces valeurs pour être bien équilibré. On constate en fait, à la lecture des protocoles appliqués ici et là, que les doses utilisées ainsi que le moment d'application, peuvent être très différents d'un pays à l'autre et même d'une région à l'autre, selon l'objectif recherché.

En Chine, tant que les collecteurs ne contiennent que des gamétophytes, on ne dépasse pas 3 mg l^{-1} d'azote et $0,1 \text{ mg l}^{-1}$ de phosphore. Les doses sont augmentées quand apparaissent les sporophytes et au fur et à mesure de la croissance :

- 4 mg l^{-1} d'azote et $0,3 \text{ mg l}^{-1}$ de phosphore pour des lames entre 0,1 et 1 mm ;
- 6 mg l^{-1} d'azote et $0,4 \text{ mg l}^{-1}$ de phosphore entre 1 mm et 5 mm de longueur.

On ajoute aussi 0,04 mg l⁻¹ de fer.

En Corée et en France, on fait appel à des concentrations plus élevées. Perez *et al.* (1984) préconisent dès la mise des collecteurs dans le bassin de développement : 10 mg l⁻¹ d'azote et 2 mg l⁻¹ de phosphore, bien que, selon les dosages réalisés par Le Bayon (1980, *com. pers.*), les plantules n'en utilisent qu'une très faible partie. Mais, ces dernières sont plus sombres, plus résistantes et le temps nécessaire pour atteindre 1 à 2 mm est considérablement réduit. Or, le gain de temps permet à la fois d'abaisser le coût de production et de devancer le développement des compétiteurs. On préfère généralement le nitrate d'ammonium au nitrate de calcium ou de sodium car il offre en même temps de l'azote sous forme d'ions ammonium et d'ions nitrates : ce sont les ions ammonium qui sont absorbés en premier (Wu *et al.*, 1963). Dans le cas de développement bactérien nocif, Wu *et al.* (1979) préconise à la place du nitrate d'ammonium l'emploi d'urée qui aurait une action bactéricide. Le phosphore est apporté sous forme de phosphate acide de sodium.

Qualité de l'eau

Kang (1973) a établi que les meilleures conditions sont réunies lorsque l'eau de mer a une turbidité inférieure à 30. Dans le cas contraire, une décantation préalable ou une filtration est nécessaire. La densité doit se situer entre 1,086 et 1,206. La salinité entre 26 et 30 ‰, le pH autour de 8.

Si l'eau de mer enrichie en azote et en phosphore n'est pas renouvelée au bout d'une dizaine de jours, on constate un arrêt du développement et une décoloration des sporophytes commençant par la zone de croissance et s'étendant ensuite à toute la lame. Les altérations témoignent d'une carence en vitamines et oligo-éléments : un changement d'eau est donc nécessaire après 7 à 8 jours. Il suffit souvent de ne changer qu'une partie du volume. Pérez (1990) montre qu'un renouvellement d'un dixième du contenu du bassin tous les trois jours permet de maintenir un développement normal. Kawashima (1984) qui enrichit l'eau de mer avec du milieu ESI (20 %) peut ne réaliser le premier changement que 15 jours après l'introduction du collecteur dans le bac de développement ; par la suite, les plantules consommant plus au fur et à mesure de leur croissance, il renouvelle la moitié du volume tous les deux jours.

La stérilisation de l'eau peut être réalisée de plusieurs façons.

- En Corée et en Chine, on opère une ultrafiltration à travers de gigantesques filtres faits main. Un cylindre en PVC de 40 cm de diamètre et 300 cm de hauteur est percé d'une multitude de trous de 5 mm de diamètre. Il est recouvert ensuite de mèches de coton constituant de nombreuses couches jusqu'à former une épaisseur de 45 cm. Le dispositif retient toutes les particules supérieures à 1 µm ;
- Au Japon, on utilise des cartouches filtrantes à mailles de 0,2 µm puis un passage dans un stérilisateur U.V ;
- En France, la filtration est associée à la fois à une stérilisation par U.V. et à un traitement chimique. Dans un premier temps, on remplit le bassin à ras bord d'eau de mer et on ajoute de l'acide chlorhydrique jusqu'à ce que le pH tombe à 2. On laisse reposer 12 h durant lesquelles l'acidité élimine toute vie. On neutralise avec

de la lessive de soude jusqu'à pH 6,5 à 7 et on ajuste le pH à 8 avec du carbonate de sodium. L'expérience montre que la qualité de l'eau stérilisée de cette manière ne permet pas la gamétogénèse en raison sans doute de la destruction par l'acidification de substances indispensables à cette fonction. On y remédie en remplaçant 1/10 du volume par de l'eau de mer simplement filtrée à 0,2 μm . On ajoute ensuite les nutriments et les collecteurs. Les avantages de cette pratique se résument en deux points : l'ensemble du bassin se trouve stérilisé par contact ; on n'a à filtrer qu'un dixième du volume nécessaire, d'où une économie importante au niveau des cartouches filtrantes dont le prix est fort élevé (600 F l'unité).

Après que le brossage des lames fertiles (servant à la production des spores) dans une solution biocide (solution d'hypochlorite de sodium) et que le traitement de l'eau de mer aient éliminé tous les compétiteurs, si le maintien en éclosérie n'exécède pas 45 jours, les compétiteurs n'ont pas le temps d'atteindre un niveau de prolifération pouvant exercer une influence néfaste sur les plantules. Afin de réduire au maximum les risques de contamination bactérienne, algale ou fongique, la salle de culture doit être maintenue dans un grand état de propreté. Peu de personnes doivent y avoir accès. A l'entrée, un sas, qui évite les variations de température et les courants d'air, sert aussi aux changements de vêtements, au lavage des mains et à la stérilisation des chaussures dans une solution de KMnO_4 . Tous les instruments inutiles doivent être à l'extérieur, ceux nécessaires à l'intérieur souvent rincés dans une solution d'hypochlorite de sodium. Dans ces conditions, les collecteurs n'ont pas besoin d'être nettoyés ; il suffit de les retourner régulièrement pour que les sporophytes reçoivent la même quantité de lumière. C'est le cas pour les procédés japonais et français.

Il n'en est pas de même en Corée et en Chine où on utilise pour l'émission des spores de très nombreuses lames fertiles (80 à 110 par m^3). Malgré un brossage méticuleux, les lames restent porteuses d'épiphytes microscopiques et d'éléments reproducteurs d'autres espèces : dans le milieu enrichi du bassin, ces compétiteurs trouvent les conditions pour proliférer rapidement ; durant les quatre mois séparant l'ensemencement (juillet) de la mise en mer (mi-octobre), ils pourraient envahir toutes les cordelettes et étouffer les plantules de *L. japonica* : un nettoyage des collecteurs est nécessaire tous les 3 à 4 jours à l'aide d'un jet à basse pression ou d'une pince et d'un pinceau ; cette opération demande beaucoup de personnel et de soins.

Stratégie de développement

Le cultivateur japonais, qui fait appel pour l'ensemencement de ses collecteurs aux spores émises en octobre, souhaite disposer de plantules aptes à la mise en mer à la mi-novembre : la croissance doit être rapide, d'où l'enrichissement des bacs avec un milieu complet (ESI) et le maintien des conditions optimales du point de vue température, éclairage et photopériode (24/0) pendant toute la durée du séjour. La France se trouve dans le même cas ; l'ensemencement par pulvérisation de gamétophytes en « free-living » est effectué 18 à 20 jours avant la mise en mer : trois semaines suffisent pour obtenir des plantules de 2 à 3 mm de longueur. Là, aussi, le maintien des conditions optimales tout au long des trois semaines est nécessaire ainsi qu'un enrichissement avec de fortes doses d'azote et de phosphore.

En Corée et en Chine, le problème se pose autrement : il faut retarder la gamétogénèse puis freiner la croissance des plantules, sinon celles-ci atteindraient rapidement la taille au-delà de laquelle elles ne supportent plus le séjour en bassin, alors que la transplantation dans le milieu naturel n'est pas encore possible, étant donné la température de la mer. En Corée, le ralentissement est obtenu en maintenant un éclaircissement minimal ($12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), sans addition de sels nutritifs jusqu'à la mi-septembre ; les conditions optimales (température, éclaircissement, sels minéraux, photopériode) ne sont établies qu'à partir de cette date. En Chine, on fixe les paramètres influents à leur valeur minimale d'action de façon à obtenir une croissance lente mais régulière (15°C , éclaircissement progressif choisi d'après la taille des sporophytes, taux d'azote : 4 à 6 mg l^{-1} , taux de phosphore : 0,4 mg l^{-1} , taux de fer : 0,04 mg l^{-1}).

Agitation

L'agitation est un facteur important car il provoque une meilleure répartition des sels nutritifs, une homogénéisation de la température, un courant autour des plantules qui renouvelle les nutriments, élimine les déchets, empêche le dépôt des particules et un développement plus rapide des haptères. Dans la plupart des cas, il s'agit d'un léger bullage. En Chine, on préfère créer un courant d'eau circulant par gravité d'un bassin à l'autre. En France, on fait appel, dès la germination du zygote, à une agitation soutenue qui est accrue au fur et à mesure du développement des jeunes sporophytes jusqu'à devenir un très fort bouillonnement au cours de la dernière semaine. Avant d'être amené dans les bassins, l'air barbote dans une solution de sulfate de cuivre à 4 % qui élimine toute vie (bactéries, diatomées, cyanophycées, champignons, etc., en suspension dans l'atmosphère). Ce type d'agitation évite la prolifération des bactéries anaérobies du genre *Macroccocus* qui libère du H_2S dont on a démontré la nocivité vis-à-vis des plantules (Wu *et al.*, 1979, Chen *et al.*, 1981) ; il permet aussi d'éliminer la phase de préculture.

Maladies en éclosion

En dehors des maladies liées à une carence en nutriments qu'on peut pallier, on a identifié plusieurs types d'affections dont certaines ont été élucidées tandis que d'autres, sans doute d'origine virale, restent encore mystérieuses.

Le **pourrissement**, le **métamorphisme**, les **malformations** sont des termes vagues sous lesquels on regroupe un même type de phénomènes selon qu'ils affectent le gamétophyte, le zygote ou la plantule. Il arrive que les organismes meurent en quelques heures sur un ou deux collecteurs puis, en moins de 24 h, sur l'ensemble des collecteurs d'un bassin ou même de l'éclosion. Chez le gamétophyte, cette maladie se manifeste par un ralentissement puis un arrêt de la croissance, un épaississement des parois cellulaires, une dégénérescence des plastes qui virent au jaune, une contraction vacuolaire, une fragmentation du cytoplasme en gouttelettes. Le zygote se révèle incapable de sortir du gamétocyste et de germer. La plantule, lorsque le zygote par-

vient à germer, se compose de groupes de cellules à taille anormalement grande, disposées en désordre. Elle est déformée et cette déformation est irréversible (Figure 37).



Figure 37 – Schéma d'une plantule atteinte de malformations.

Stipe dédoublé, lame en spirale : il s'agit d'une dégénérescence due à la présence de H_2S dans l'eau des bassins.

Tseng (1987) et Wu *et al.* (1983), Kang (1973), Chen *et al.* (1984) ont contribué à cerner les causes de ces altérations : elles sont liées, soit à des reliquats d'acides tanniques exsudés par les fibres de palmier constituant la cordelette, soit à la présence de H_2S dans l'eau des bassins, gaz produit par des bactéries sulfo-réductrices ou des bactéries saprophytes en milieu pauvre en oxygène. Les gamétophytes y sont très sensibles : pour une dose de $0,005 \text{ ml l}^{-1}$, l'ovulation de 50 % d'entre eux est bloquée ; à $0,0018 \text{ ml l}^{-1}$, les rares œufs qui se développent donnent des plantules anormales. Les bactéries responsables se multiplient autour des taches de rouille des structures en fer ou des canalisations en métal ainsi que des taches nécrosées des géniteurs.

Les mesures préventives consistent à stériliser toute l'installation y compris le système de distribution, de séparer les bacs d'ensemencement des bacs de développement, d'éliminer les zones nécrosées des géniteurs, de maintenir la parfaite propreté de l'écloserie. Dès les premiers symptômes, les mesures curatives doivent être radicales : nettoyage de tous les substrats et des bassins avec une solution biocide, changement de l'eau de tout le système et stérilisation de celui-ci, abaissement de la température, addition d'antibiotiques du type kanamycine ou tétracycline à l'eau des bassins contenant les collecteurs.

Le rosissement – Lors des premiers stades du développement de la plantule, on voit apparaître sur les cordelettes des auréoles rosâtres qui vont s'étendant. Dans les surfaces circonscrites par ces auréoles, il y a d'abord arrêt brusque de la croissance et détachement de tous les sporophytes en quelques heures ; seul remède : enlever très vite les collecteurs affectés.

Le verdissement – C'est un type de maladie ressemblant à la précédente : des parties entières de collecteur subissent un verdissement suivi par le décrochage des plantules. L'observation au microscope optique révèle au niveau de ces taches la présence d'une grande quantité d'algues vertes unicellulaires. Mais, il est impossible de dire si elles sont responsables de la maladie ou si elles s'installent en profitant de l'impuissance des plantules. Comme dans le cas précédent, la seule solution consiste à enlever les collecteurs atteints.

La déliquescence des plantules – Ce quatrième type de maladie a lieu dans des eaux se troublant très rapidement. Les plantules présentent des déficiences au niveau de leur capacité de fixation. Cela se traduit par des pertes importantes de jeunes plants au moindre mouvement des collecteurs. *Pseudomonas alginovora* est, selon Chen *et al.* (1981), responsable de cette situation. La bactérie, en milieu anaérobie ou pauvre en oxygène, décompose l'acide alginique, notamment celui constituant la paroi des cellules du crampon. Dès les premiers symptômes, il faut aérer le milieu par un fort bullage et ajouter de la kanamycine. Dans le procédé français de production de plantules avec une forte agitation, cette maladie n'apparaît jamais.

PRÉCULTURE

Les plantules atteignent 2 à 5 mm de longueur à la mi-octobre ; il faut dès lors les transplanter en mer où la température s'est abaissée aux environs de 17-18 °C, ce qui devient acceptable pour les jeunes sporophytes de *L. japonica*. Ce transfert demande beaucoup de soins ; durant le transport, les collecteurs sont maintenus à l'abri de la lumière directe sous des linges humides ou aspergés régulièrement toutes les demi-heures d'une solution nutritive. La mise en mer constitue pour les plantules une épreuve difficile car elles sont confrontées à des conditions physico-chimiques et hydrodynamiques auxquelles le séjour protégé en bassin ne les a pas préparées. Placées sans précaution dans le milieu naturel, elles seraient éliminées, pour la plupart, par la houle ou décolorées par l'intensité solaire.

En effet, alors qu'en éclosion, la lame s'est bien élargie et offre au moment de la mise en mer une prise conséquente à la houle, le crampon qui, lui, n'a pas été sollicité autrement que par un léger bullage, est resté fragile et faiblement agrippé à la cordelette. La décoloration par l'éclairement est due au fait qu'en bassin les plantules ont au plus reçu 200 à 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ alors que, dans le milieu naturel, près de la surface, elles seraient exposées à une luminosité presque dix fois supérieure. Pour éviter ces problèmes, on passe par une phase de préculture durant laquelle on habitue les plantules aux conditions extérieures. On place les jeunes sporophytes par 3 à 4 m de fond dans une aire sélectionnée pour son hydrodynamisme modéré, généralement « sous » le vent des îles, pour son eau claire pauvre en compétiteurs, pour sa richesse en nutriments.

En Corée, c'est le collecteur entier qui est directement immergé par 4 m de fond. Dans un premier temps, les plantules n'ont pas besoin de beaucoup de lumière pour une bonne croissance de la lame et un bon développement du crampon. Les

haptères sont en effet photonégatifs : dans le cas d'un fort éclairage, ils ne se fixent pas bien sur la cordelette. On remonte chaque cadre de 15 cm tous les 3 jours jusqu'à ce qu'il parvienne à 2 m de la surface.

En Chine, à la sortie de l'écloserie, la cordelette en fibre de palmier est en général découpée en morceaux de 50 cm et chacun d'eux tendu verticalement entre un orin de surface de 2 à 2,5 cm de diamètre et un poids de 5 à 6 kg par l'intermédiaire d'une corde de liaison mesurant 3 m de longueur. Les orins de surface étant espacés de 2 m et les cordelettes verticales de 50 cm, l'ensemble constitue un complexe dense qui réduit le mouvement de l'eau et la pénétration de la lumière : la densité favorise l'action des fertilisants qui sont ajoutés. Dans le sud de la Chine, la cordelette en fibre de palmier mesure 10 à 12 m de longueur ; contrairement à ce qui se fait au nord, on ne la coupe pas : elle est déposée horizontalement à 4 m sous la surface, maintenue entre deux eaux par des cordes la reliant au cordage de surface et par des contrepoids. Vues à travers l'eau, la cordelette et ses plantules ressemblent à un énorme serpent en mouvement, d'où le nom de « système dragon » donné à cette disposition. Les orins de surface sont tendus perpendiculairement au courant pour que celui-ci en tirant sur les plantules fortifie leur crampon et favorise l'allongement de la lame. Les cordes de liaison sont progressivement raccourcies au fur et à mesure du développement des sporophytes jusqu'à placer ceux-ci à 2 m de la surface. On prend soin de renverser de temps en temps la cordelette portant les plantules de façon à obtenir une croissance homogène. On en profite pour la secouer afin de la débarrasser des épiphytes et des particules de sédiments qui se sont déposés à sa surface.

Enfin, on fait appel à des fertilisants, plus fréquemment qu'au Japon et en Corée où les eaux sont plus riches, sous forme de $\text{NO}_3 \text{NH}_4$ ou $(\text{NO}_3)_2 \text{OSO}_3^-$ qui est soit enfermé en solution très concentrée dans des récipients en plastique poreux suspendus juste au-dessus des plantules, soit pulvérisé en surface par des pompes sous forme de solutions diluées (1 kg pour 400 litres).

Il arrive même que la cordelette avec ses plantules soit directement trempée pendant 5 à 6 minutes, toutes les semaines, dans une solution concentrée (100 mg l^{-1}) de fertilisants. Les plants atteignent ainsi 15 à 20 cm de longueur alors que, sans les fertilisants, ils auraient à peine 2 à 5 cm.

En France, la phase de préculture n'est pas nécessaire en raison de la forte agitation provoquée dans les bassins de l'écloserie. Cette agitation fortifie le crampon qui se fixe solidement. Au cours de la dernière semaine, l'éclairage est porté à $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et appliqué en continu, ce qui prépare l'algue aux fortes intensités solaires. Néanmoins, par précaution, les plantules sont placées, au début de leur séjour en mer, à 3 m au dessous de la surface.

DÉVELOPPEMENT EN MER

A la fin de la période de préculture, les plantules mesurent de 15 à 20 cm de longueur en Chine, de 0,2 à 0,5 cm en Corée, au Japon et en France. Cette différence

de taille explique les deux principaux modes de transplantation utilisés (Figure 38). Le cultivateur chinois décolle de la cordelette les haptères des jeunes plants et les insère entre les torons du cordage porteur. Il fait appel à une main d'œuvre saisonnière. Ailleurs, c'est la cordelette elle-même avec ses plantules qui est appliquée sur ou dans le cordage porteur. Elle est soit enroulée en spirale autour de celui-ci, soit découpée en brins de 6 à 7 cm qui sont insérés dans les torons du cordage porteur à espace de 9 à 10 cm.

Transplantation

En Chine

Pour les Chinois, la période de préculture détermine le moment de la transplantation : la plantule doit avoir de 15 à 20 cm de longueur. L'expérience montre (Ruying, 1988) que la récolte sera plus élevée si la transplantation est précoce et que la croissance des plants est plus rapide si la taille au moment de la transplantation est importante : les sporophytes de 21 cm poussent deux fois plus vite que ceux de 8 cm. On obtiendra d'autant plus de production que les tailles de départ seront élevées.

En général, la transplantation est effectuée à l'intérieur même de l'écloserie pour ne pas exposer les frondes à la lumière solaire directe et au vent. L'opération a lieu en cinq temps : on détache de la cordelette les algues ayant la taille requise ; on les ramène à l'écloserie ; on les fixe sur le cordage porteur à espace de 10 cm ; on transporte le cordage support en mer ; on le suspend. La difficulté réside dans le fait que les plantules ne doivent pas subir de déshydratation : le transport est donc réalisé dans des paniers en osier où les algues sont entourées de linges ou de paille de riz humides.

Le cordage porteur, de 5 à 7 mm de diamètre, se compose en général de l'entrelacement de trois brins en fibres de palmier. On a déterminé la force du tissage de telle sorte qu'on puisse facilement insérer les haptères sans les léser et que néanmoins le plant ne parte à la dérive. Depuis 1983, on a aussi recours à des mélanges « fibres de polypropylène et fibres de palmier » et même, dans la région de Qingdao, aux fibres de polypropylène pures. Dans tous les cas, il faut veiller à ce que la couleur du cordage soit foncée car le crampon photophobe ne se fixera pas solidement sur un fond blanc. Le cordage est trempé en mer pendant une dizaine de jours avant son utilisation ; son taux d'hydratation doit être maximal pour que le support n'aspire pas l'eau des plantules qui viendront au contact.

Le cordage porteur a une longueur variable d'une exploitation à l'autre. En général, il mesure 250 cm. Il doit, dans ce cas, être renversé toutes les semaines. Mais, lorsque la longueur ne dépasse pas 150 cm, la différence de croissance entre les plants du haut et ceux du bas n'est pas très importante et ne nécessite pas un renversement du cordage : en conséquence, il y aura moins d'interventions, d'où un coût de revient limité. En cas de zone à fort courant, la longueur est réduite à 1 m ; dans le sud de la Chine, on peut en voir de 10 à 12 m ; ils sont placés en position « dragon ».

Si la préculture débute le 15 octobre, la transplantation commencera vers le 1er novembre : elle se fera en trois vagues :

- du 1er au 15 novembre, la première vague concerne les plants de 15 à 17 cm de longueur que l'on espace de 15 cm, soit 50 % du total ;
- du 16 au 30 novembre, les sporophytes auront alors de 20 à 22 cm : on les dispose tous les 10 cm (30 %) ;
- du 1^{er} au 10 décembre, le cultivateur s'occupe de la troisième vague : les frondes mesurent 25 à 27 cm de longueur ; on les fixe à intervalle de 8 cm (20 %).

Deux hommes travaillant normalement sont capables de préparer par jour 400 cordages porteurs de 250 cm. Ils utilisent pour cela un outil spécial universellement employé en Chine : il s'agit d'une sorte d'étau permettant à la fois de coincer le cordage porteur et d'écarter les torons à l'aide d'un levier.

Dans les autres pays producteurs

En Corée, au Japon et en France, on prend bien entendu les mêmes précautions que précédemment pour éviter la déshydratation des plantules et l'exposition à la lumière solaire directe, d'autant plus que les algues sont plus fragiles du fait de leur petite taille (moins de 0,5 cm). On veille aussi à la qualité et à la non-toxicité du cordage porteur ; la fibre en polypropylène a presque partout remplacé la fibre végétale. Lorsque la cordelette chargée de plantules est enroulée en spirale autour du cordage porteur, la densité est trop importante pour une bonne croissance. Il faut donc « éclaircir » dès que les frondes atteignent 30 cm de longueur pour n'en garder qu'une tous les 5 cm (Figure 38). Mais, de plus en plus, on préfère une seconde méthode. La cordelette est sectionnée en fragments de 6 à 7 cm qui sont insérés à raison d'un tous les 30 cm sur le cordage porteur. Au bout d'un mois, on sélectionne les 4 à 5 plus beaux plants de chaque fragment. Les algues en surnombre sont, soit éliminées, soit transférées sur un nouveau cordage porteur à la manière chinoise : par insertion des haptères dans les torons ; s'il y a lieu, on renforce la fixation au moyen d'une ligature en polypropylène (Figure 38). Le cordage porteur mesure en général 4 à 5 m de longueur : il présente une insertion tous les 30 cm, soit 15 insertions (60 à 75 sporophytes).

Dispositif en mer

On pourrait dire qu'il y a autant de dispositifs pour suspendre les cordages porteurs en mer que de lieux d'installation, car chaque cultivateur s'efforce d'adopter une structure qui corresponde exactement aux conditions du milieu en considérant les courants, la force de la houle, la profondeur, le substrat, la transparence de l'eau, la luminosité, etc. On distingue en fait trois schémas d'installation, quoique l'on puisse passer parfois de l'un à l'autre par simple modification pour profiter des avantages de chacun et éviter leurs inconvénients. On les retrouve dans tous les pays cultivant *L. japonica*.

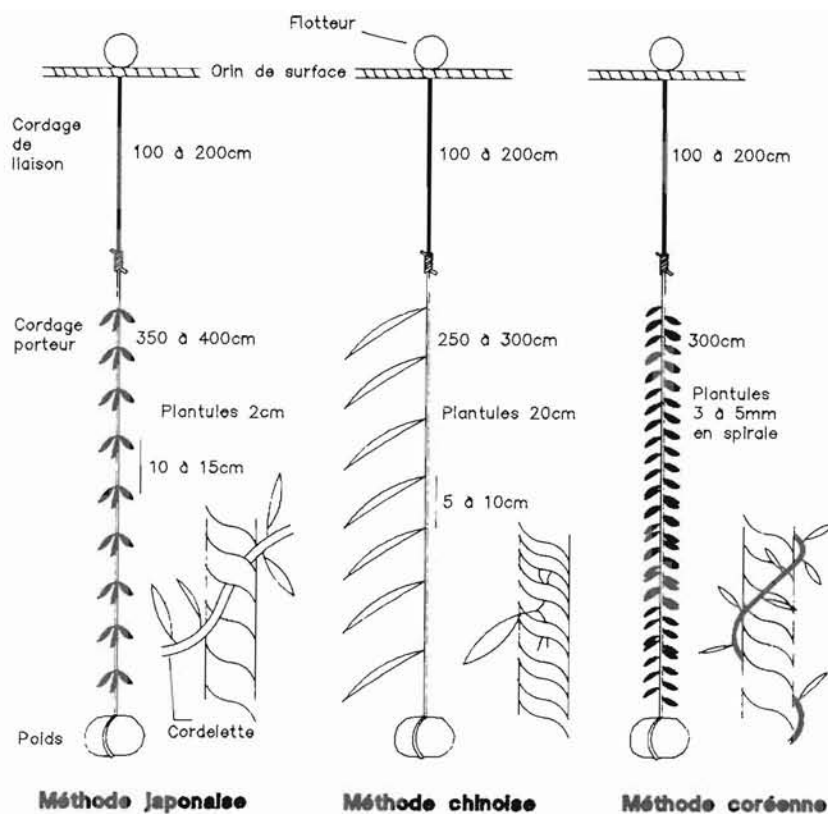


Figure 38 – Disposition en mer à la sortie de l'écloserie après la période de préculture.
 Comparaison des méthodes japonaise, chinoise et coréenne.

Suspension verticale

L'unité constituant ce dispositif est un orin en nylon de 20 à 25 mm de diamètre et 80 m de longueur maintenu en surface par des flotteurs en verre de 5 l (à raison d'un tous les 5 m) et orienté perpendiculairement au courant dominant. L'ancrage est assuré aux extrémités par des piquets en bois enfoncés dans le substratum. Les cordages porteurs (diamètre : 5 à 7 mm) avec leurs plantules sont suspendus à intervalle de 50 cm, reliés à l'orin par une corde relais (diamètre : 5 mm) dont la longueur est au départ de 1 m. Un poids de 5 kg attaché à la base tend chaque cordage porteur (Figure 39). Placés en parallèle à 2,50 m de distance, 10 à 40 orins composent le dispositif qui est plutôt réservé aux zones à eau limpide. Les avantages de cette construction sont l'utilisation maximale de l'espace et l'absence de choc ni d'emmêlement des cordages. Les inconvénients résultent de la différence de lumière parvenant aux différents niveaux d'algues : pour que la croissance soit régulière, le cordage doit être renversé au moins une fois par semaine, ce qui entraîne un coût d'exploitation plus élevé. Pour les lieux à houle forte, l'orin peut être placé à 1 ou

2 m sous la surface à l'aide d'un équilibre entre flotteurs et contre poids. Mais, dans ce cas, il n'y a pas de corde relais, le cordage porteur est directement attaché sur l'orin. Dans une zone plus calme, on pourra se contenter d'un ancrage commun à 7 ou 8 lignes : l'ensemble constitue un rectangle de 70 m de longueur et 15 m de largeur. La flottaison est souvent renforcée par des bambous fixés sur les orins latéraux.

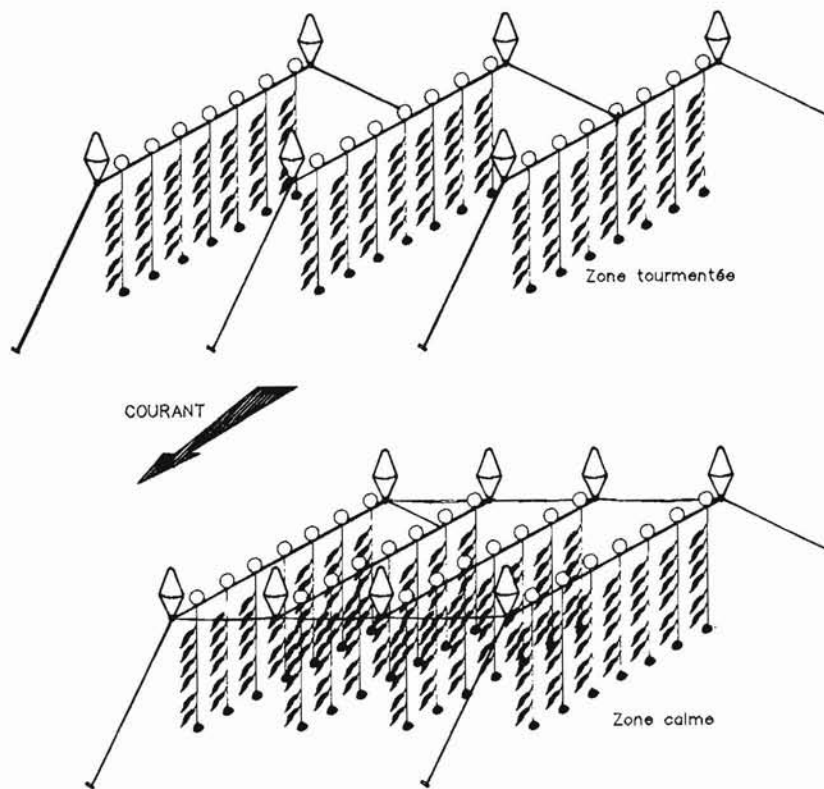


Figure 39 – Disposition verticale des cordages porteurs.

Chaque orin de surface est arrimé sur ses propres ancres lorsqu'il s'agit d'une zone battue (en haut). Dans les zones calmes, on se contente d'en fixer sur le fond 1 ou 2, les autres venant s'appuyer sur ces derniers (en bas).

Suspension horizontale

A l'origine, 20 à 80 orins de 70 m sont placés en parallèle, à la surface, perpendiculairement à la direction du courant dominant, à 2,50 m d'intervalle. Un flotteur de 5 l tous les 5 m assure la flottaison. Le cordage porteur est fixé à l'horizontal sur deux orins successifs par deux cordes de liaison (Figure 40). Le système

a évolué avec la disparition d'un orin sur deux ; il se compose donc de 10 à 40 orins espacés de 5 m ; deux cordages porteurs attachés par leur corde de liaison sur deux orins successifs sont reliés entre eux par leurs extrémités distales pour former une ligne presque horizontale. L'espace entre chaque ligne varie de 50 à 80 m. C'est le système le plus répandu car il s'adapte à beaucoup de situations aussi bien en eau peu profonde et turbide qu'en zone profonde à fort courant : dans ce dernier cas, on diminue le nombre d'orins et on réduit leur longueur de 70 à 40 m.

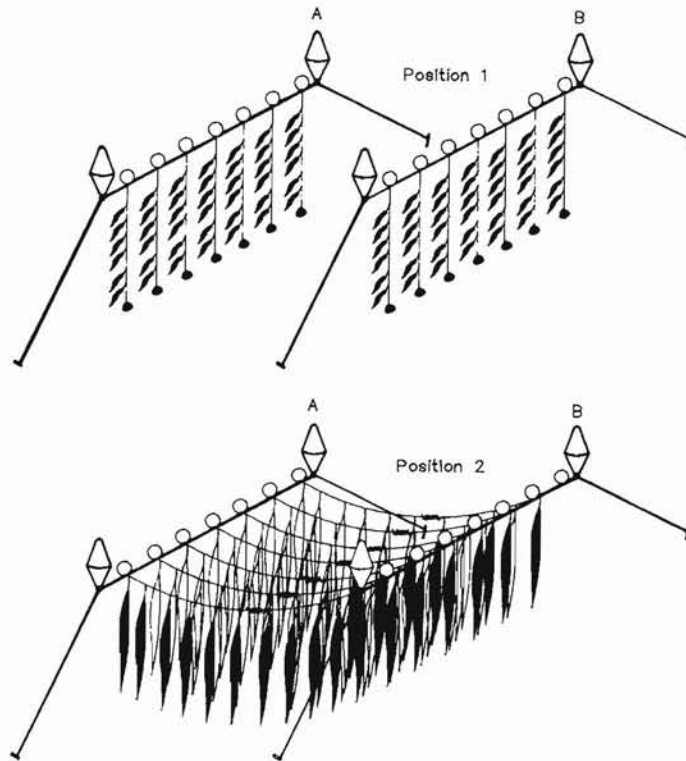


Figure 40 – Les deux types de dispositions : en vertical et en horizontal.

Le meilleur protocole consiste à employer l'un pour permettre une meilleure fixation des plants, puis l'autre pour obtenir une croissance homogène.

Les avantages du système : la lumière est reçue uniformément par toutes les algues, d'où une croissance homogène. Les inconvénients : l'éclaircissement trop fort ne permet pas un bon développement du crampon (photophobe) et plus de 50 % de plants partent à la dérive. Pour éviter ce dernier inconvénient, le cultivateur opère la mise en mer en deux phases : dans un premier temps, les cordages porteurs sont suspendus verticalement sous chaque orin, avec un intervalle de 50 à 60 cm, jusqu'à ce que le crampon soit solidement fixé sur le support. Puis, ils sont reliés deux par

deux en position horizontale. Cette pratique donne par unité de surface une production 20 à 30 % supérieure à celles des autres procédés et demande moins d'entretien.

Dispositif en « dragon »

Il est surtout appliqué dans le sud de l'aire où est cultivée *L. japonica*. La structure comprend un orin A de 100 à 500 m de longueur et de 20 mm de diamètre, maintenu en surface par des flotteurs de 5 l espacés de 5 m, solidement ancré aux extrémités par des piquets de bois, parallèlement au courant dominant. Des cordes de liaison (5 mm de diamètre), attachées tous les 2,50 m sur l'orin, sont tendues verticalement par des poids de 6 kg. Dans certains cas, les poids ou quelques poids reposent sur le fond, ce qui renforce la stabilité de l'ensemble (Figure 41). Les cordages porteurs sont placés à l'horizontal à 2 ou 3 m de profondeur entre les cordes de liaison : ils constituent une ligne continue B de 80 à 400 m. Le rapport B/A est le plus souvent 2/5. Si la mer est trop forte, on peut réduire la charge en raccourcissant B : il y aura moins de prise aux vagues et aux courants. Les cordages porteurs, habituellement de 2,50 m, atteignent parfois dans le sud 10 à 12 m : on les dispose à la suite les uns des autres comme précédemment, maintenus tous les 2,5 m par des cordes de liaison. Si la quantité de lumière reçue n'est pas suffisante pour que les algues ne se fassent pas de l'ombre, on intercale entre les cordages porteurs des cordages sans algue.

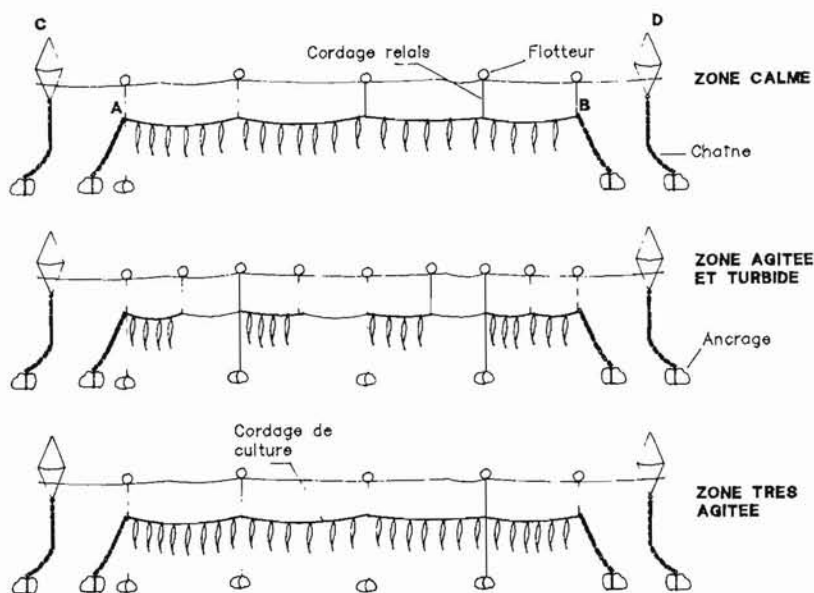


Figure 41 – Différentes dispositions en « dragon » selon les caractéristiques de la zone de culture : systèmes développés dans la Chine méridionale.

Cette disposition en « dragon » présente deux avantages intéressants. Le dispositif est simple à installer et possède une excellente stabilité; on le conseille pour les zones exposées et les rivages chahutés. L'illumination est uniforme et ne nécessite pas de renversement; la croissance, en conséquence, dépasse, à l'unité de cordage, de 30 % celle notée dans autres systèmes. Mais, pour une densité faible en algues, on occupe un espace important (quatre fois plus que dans les autres dispositifs à quantité égale de plantules) et le montage coûte relativement cher. Cependant, la faible quantité de production est souvent compensée par la haute qualité du produit.

Outre les trois types de dispositifs décrits, il existe toute une série de variations permettant l'adaptation à tel ou tel lieu bien précis. On peut, par exemple, renforcer le parallélisme des orins en plaçant des tiges de bambous perpendiculairement entre eux, ou aussi accroître la flottaison par l'augmentation du nombre de flotteurs et l'adjonction de tiges de bambou.

C'est ainsi qu'on arrive à des structures hybrides, comme le dispositif vu dans le nord de la province de Fujian (Figure 42) qui permet d'adapter à tout moment la position des algues aux variations du milieu pour que la croissance et la qualité restent optimales.

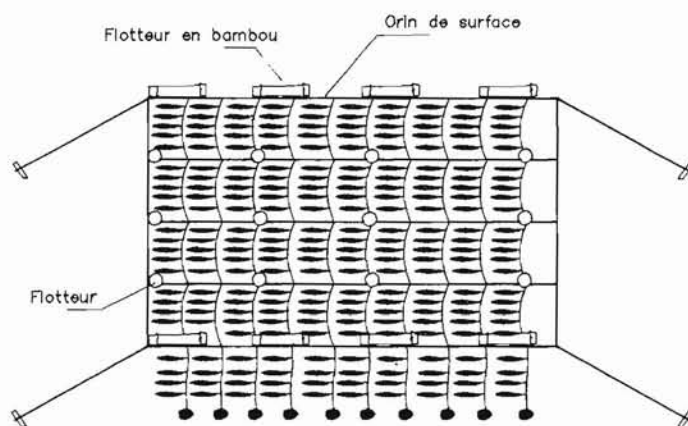


Figure 42 – Schéma du dispositif complexe observé dans la province de Fujian (Chine), avec association de flotteurs en verre et bambou, cordages porteurs en positions verticale et horizontale.

Croissance en mer

Cinq à sept mois suffiront à la plantule pour se transformer en un plant adulte si elle est le siège d'une forte croissance et si elle n'est pas affectée par les maladies. Il appartient donc au cultivateur de favoriser la première et d'éviter les secondes en utilisant au mieux les conditions naturelles et en gérant rigoureusement son exploitation. Contrairement à ce qui apparaît au premier abord, cette gestion s'avère plus

difficile que pour une exploitation terrestre parce que les facteurs qui agissent interfèrent étroitement les uns sur les autres.

Maintien de la croissance optimale

La croissance varierait en fonction des modifications que subit le milieu. Lorsque l'environnement change, il faut établir immédiatement les conditions de culture qui permettent de rester dans la meilleure situation possible.

Densité des algues – La densité optimale dépend de la distance entre les cordages porteurs, de l'intervalle entre les orins, du nombre d'orins, de la méthode de suspension, des conditions hydrodynamiques, de l'illumination, de la transparence de l'eau, etc. Ainsi, l'optimum peut être de 20 plants par cordage porteur ici, de 70 frondes là, de 90 algues ailleurs. Une forte densité ne conduit pas forcément à une grande récolte car l'accumulation des thalles diminue l'éclairement, les courants, le renouvellement des nutriments. Seule, l'expérience permet de déterminer avec justesse le nombre optimal de plants par unité de surface.

Sachant que les *Laminaria japonica* provenant de la première vague de plantules transplantées auront une période de croissance plus longue et donneront donc plus de tissu, le cultivateur en limitera la densité à 25 ou 30 par cordage porteur. Pour celles de la deuxième vague, il choisira une densité de 30 à 40 plants ; pour celles de la troisième, 40 plants ou plus. Il ne faut, en aucun cas, que la densité dépasse les possibilités du milieu sous peine d'une chute de croissance. Mais, elle doit être la plus élevée possible tant qu'elle ne freine pas le développement. En d'autres termes, trop de frondes nuit à l'allongement, pas assez constitue une perte de place et de rendement.

Profondeur d'immersion – Les tests ont montré que la longueur finale atteinte par les lames dépend de la profondeur à laquelle elles ont été placées :

- à 60 cm de la surface, elle est en moyenne de 350 cm
- à 90 cm de la surface, elle est en moyenne de 300 cm
- à 120 cm de la surface, elle est en moyenne de 290 cm
- à 150 cm de la surface, elle est en moyenne de 270 cm.

Les algues situées plus haut offrent une épaisseur plus importante que celles des autres niveaux. En outre, les pertes apicales sont plus précoces et plus marquées pour les plants profonds. Le facteur responsable de ces réactions est la lumière : forte près de la surface, elle stimule la photosynthèse et le métabolisme. Pour parvenir à une production maximale, il faut exposer la culture au niveau optimal d'éclairement.

Nutriments – Selon Tseng *et al.* (1962), un thalle de 150 à 200 cm de long peut parvenir à la croissance optimale dès que le milieu contient plus de 0,02 mg l⁻¹ d'azote et même 0,007 mg l⁻¹ s'il y a un fort courant. En réalité, la densité en plants est telle qu'un apport en engrais est toujours nécessaire car si les algues à la périphérie des structures captent suffisamment de nutriments, celles placées plus au centre ne peuvent puiser que dans une eau appauvrie par les prélèvements périphériques. L'apport en fertilisants est facultatif dans le sud de la Chine et du Japon où

l'eau est relativement riche en azote (0,08 à 0,2 mg l⁻¹). Dans le nord, par contre, où la teneur en azote se situe en-dessous des valeurs convenables à une forte croissance (0,0003 à 0,002 mg l⁻¹ en Mer Jaune), il est indispensable. La mise à disposition des fertilisants peut se faire selon plusieurs méthodes (Wu *et al.*, 1962).

– Jusqu'en 1960, on utilisait des récipients en plâtre ou en grès poreux remplis de nitrate d'ammonium ou de sulfate d'ammonium anhydre, que l'on suspendait au-dessus des algues. L'engrais s'hydratait progressivement et diffusait lentement dans le milieu. L'ensemble de ces récipients finissait par constituer un poids important qu'il fallait compenser par un supplément de flotteurs, ce qui fragilisait les installations.

– A partir de 1960-1965, le sac en plastique poreux, moins fragile, plus léger, a remplacé le récipient en plâtre.

– Vers 1975, apparurent les premiers bateaux pulvérisateurs qui, à l'aide d'un canon à eau, répandent les nutriments en surface. Ils possèdent une cuve remplie d'une solution de nitrates à forte dose (100 mg l⁻¹). *L. japonica* a la propriété d'absorber et de stocker en quelques minutes la quantité d'azote qui lui permettra une croissance maximale pendant 5 à 6 jours. On recommence l'opération au terme de ce délai.

Pour une exploitation moyenne du nord de la Chine, on considère qu'il faut apporter par hectare 2 250 kg de nitrates répartis de la façon suivante :

- 20 % pendant la période de préculture,
- 55 % pendant la phase de développement,
- 15 % à l'apparition de la fertilité,
- 10 % dans la dernière phase.

L'application est effectuée durant une période calme en prenant en compte le sens du courant pour que celui-ci amène les nutriments sur les algues. Les résultats tirés de l'exploitation expérimentale de l'Institut Océanographique de Qingdao permettent d'évaluer l'impact des fertilisants : sans engrais, on y produit 3 000 à 4 000 t ha⁻¹, avec engrais 34 000 t. Les nutriments apportés n'ont pas seulement un effet sur la croissance ; ils influent aussi sur l'ensemble du métabolisme et permettent d'obtenir des plants vigoureux capables de résister aux diverses maladies qui ont tendance à apparaître çà et là dans les peuplements à forte densité.

Différentes phases du développement

Dans la pratique, le cultivateur reconnaît trois périodes.

La période suivant immédiatement la transplantation – A ce moment, le point le plus délicat réside dans la fixation du crampon. Or, les haptères sont photophobes, d'où la nécessité d'éviter un excès de lumière. Les cordages porteurs seront donc placés

- entre 80 et 120 cm de la surface en eau claire,
- entre 60 et 80 cm en eau turbide,
- entre 30 et 40 cm en eau très trouble.

On peut aussi diminuer l'intensité lumineuse sans modifier le niveau de fixation en débutant avec une forte densité ; on profite de cette situation pour apporter des fertilisants ; une fois le crampon solidement agrippé (les algues mesurent alors 100

à 120 cm), on opère un éclaircissement. En cas d'un trop fort éclaircissement persistant, il est nécessaire d'abaisser le cordage porteur.

La période de croissance – La pousse des algues tend à diminuer la pénétration de la lumière. Pour compenser, on remonte les cordages porteurs à 60 cm de la surface et même à 30 cm si l'eau n'est pas claire. C'est la période durant laquelle les frondes ont la plus forte croissance. Pour maintenir cette activité méristématique, un apport d'engrais sera souvent nécessaire. Dans le cas de la disposition verticale, on n'oubliera pas que, pour harmoniser la croissance, il faut renverser tous les 3 à 4 jours les cordages portant les plants. On prendra soin aussi de secouer les algues pour éliminer les dépôts de vase.

La période terminale – Elle se caractérise par un ralentissement de la croissance en longueur d'abord, en épaisseur ensuite. Pourtant, la biomasse continue à progresser suite à l'accumulation de productions métaboliques : la teneur en matière sèche s'élève. Pour pouvoir assurer cette activité, le plant a besoin d'une forte intensité lumineuse. Pour la lui procurer, le cultivateur effectue deux opérations. Il relève les cordages porteurs jusqu'à 30 cm de la surface et coupe les extrémités des frondes. C'est la technique du « tip cutting » préconisée dès 1962 par Fang et décrite en détail par Wu *et al.* (1980). Elle est appliquée à peu près partout actuellement (Hasegawa, 1971 ; Chang *et al.*, 1973) et découle des observations et du raisonnement suivants : progressivement, la partie distale de la lame se déchire et se désagrège, particulièrement après l'arrêt de croissance et la libération des spores. En outre, elle se recouvre souvent d'épiphytes en mai et en juin. Les études au phosphore radioactif (P^{32}) de Fang *et al.* (1962) sur *L. japonica* corroborent celle de Floc'h (1980) : c'est surtout la partie centrale de la lame qui absorbe les sels nutritifs dont la migration a lieu vers la zone stipofrondale. L'extrémité de la fronde n'a donc pas de rôle actif dans la croissance et disparaît peu à peu par usure et déchirements. Entre temps, elle fait de l'ombre au reste du thalle ; par les épiphytes et les autres incrustations qu'elle porte, elle peut constituer un foyer potentiel de maladies. En avril-mai, on la coupe donc sur 50 à 60 cm ; cela a pour conséquence d'aérer et d'éclairer le milieu, ce qui accélère la croissance des frondes, d'éliminer les épiphytes et les risques de maladies et d'engranger 12 à 15 % (Wu *et al.*, 1980) de la production, soit 6 à 7 t ha⁻¹ qui auraient disparu.

Maladies en milieu naturel

Les maladies qui affectent parfois *Laminaria japonica* constituent, plus que les tempêtes, les grandes craintes des cultivateurs. Etant donné la proximité des algues, un plant contaminé peut rapidement affecter tout le peuplement en très peu de temps et réduire la récolte à néant. C'est pourquoi la surveillance est permanente. Au premier symptôme, il faut être prêt à agir, soit pour modifier les conditions de la culture, soit pour éliminer les plants malades avant qu'ils ne contaminent les thalles voisins. Fang et Jiang (1962), Tseng et Wu (1962), Kang (1977), Kawashima (1984) se sont efforcés de décrire les différentes altérations possibles avec les symptômes précurseurs et les facteurs responsables. On distingue ceux liés à un environnement incorrect et ceux causés par des organismes pathogènes.

L'environnement incorrect

– *La maladie verte* se traduit, comme son nom l'indique, par l'apparition de taches vertes à l'extrémité de la fronde, avec extension progressive au reste de la lame. L'algue se désagrège et disparaît. On observe principalement cette évolution chez les lames situées sur le bas des cordages porteurs. La cause réside dans l'insuffisance de l'éclairage. Pour y remédier, il suffit de remonter les cordages, de les inverser, ou d'éclaircir.

– *Le « blanchiment »* – Le premier symptôme se manifeste par un virement de la couleur marron au vert-jaune puis au blanc. L'algue se brise et tombe de son support. Cette affection se produit vers avril-mai, lorsque la transparence de l'eau et l'éclairage augmentent rapidement tandis que le taux de nitrates est insuffisant. Ceci entraîne une perte de pigments. Le traitement consiste à ajouter des fertilisants et à descendre les cordages porteurs.

– *Les « ampoules »* – Des vésicules translucides apparaissent çà et là sur la fronde. Elles éclatent en laissant de larges plaies. Sur les côtes françaises, on remarque ce phénomène lorsque les populations de *Laminaria digitata* sont exposées à la pluie au moment où elles sont découvertes à marée basse. Le phénomène est dû à une baisse de la salinité consécutive à l'arrivée d'eau douce après de fortes précipitations dans des baies peu profondes. Il faudra impérativement descendre la culture sous la couche affectée par la chute de salinité.

– *La lame ondulée* – La maladie apparaît vers mai : les bordures deviennent ondulées et rigides. La lame se déchire horizontalement, prend une forme spiralée avec une réduction de la coloration. Le fait de descendre les cordages porteurs d'un mètre arrête l'évolution. On en a déduit que la cause réside dans une illumination excessive.

Les organismes pathogènes

– *Le détachement de l'algue* – Il est dû à un mauvais développement du crampon ; les haptères sont anormalement nombreux et entrecroisés. Le stipe reste fin et se nécrose. La lame se recourbe à son sommet mais garde un aspect normal. On a d'abord incriminé les bactéries du genre *Pseudomonas* puis l'éclairage. Chen *et al.* (1981), Kawashima (1984) pensent que les deux sont liés : la luminosité excessive affaiblirait l'algue, facilitant ainsi l'installation de la bactérie.

– *Le stipe torsadé, la lame vrillée ou le stipe bifide* – La plupart des lames affectées par ce symptôme (appelé F.T.D. ou Front Twist Disease) meurent rapidement. C'est la maladie la plus redoutée des cultivateurs car elle s'étend rapidement à tout le peuplement et au-delà. Tseng *et al.* (1962) signalent qu'elle causa près de 85 % de mortalité à Dalian et une perte de 300 000 t. Elle se produit surtout dans les zones calmes où le courant n'atteint pas 10 m s^{-1} et où la lumière est réduite par la turbidité. Le microscope électronique révèle la présence dans les algues malades de mycoplasmes polymorphiques (Wu, 1962). Pour enrayer la propagation, il faut rapidement modifier les facteurs jouant sur l'éclairage et le courant (baisse de densité par éclaircissement et écartement des orins), enlever les individus touchés, ajouter des nutriments.

– Le « red tide » – Le nom est lié au fait qu'il semble y avoir une corrélation entre la dépigmentation des chloroplastes de *L. japonica* et l'arrivée d'«eaux rouges». Le phénomène affecte surtout les jeunes plants ; ceux-ci tournent au jaune et meurent. On ne sait si ce « red tide » a pour causes, l'action d'un facteur bactérien, la toxicité d'un élément abiotique (métaux lourds ?), la pollution qui règne en milieu marin, ou l'effet des substances sécrétées par les organismes phyto-planctoniques responsables des « eaux rouges ». Le mieux pour éviter cette maladie consiste à ne pas placer de culture en zone polluée ou de la déplacer rapidement en cas de pollution accidentelle.

RÉCOLTE

La récolte, exclusivement manuelle, demande une bonne organisation pour définir le moment où il faut la commencer et pour la réaliser le plus rapidement possible. Elle nécessite une main-d'œuvre temporaire et doit être terminée avant l'invasion par les invertébrés du type bryozaire ou le passage des coups de vent fréquents en été.

Définition du début de la récolte

Si la récolte est réalisée trop tôt, il y aura une perte de qualité et de poids car la teneur en eau sera trop élevée et l'algue n'aura pas synthétisé certains métabolites intéressants. Deux critères permettent de fixer le meilleur moment.

– L'épaisseur de la lame. Une lame de bonne qualité se détecte à son épaisseur. Cette dernière dépend du moment où a été effectuée la transplantation. Si la mise en mer de la plantule a été précoce, la bonne épaisseur sera atteinte dès la fin mai ; sinon, il faudra attendre juillet.

– Le rapport poids frais/poids sec est une excellente indication. Le moment idéal se situe 20 jours après l'obtention du rapport 6,5/1. Un rapport de 7/1 ou 7,5/1 oblige à retarder la récolte car le haut de la lame est encore rigide (les cellules sont turgescentes : il y a encore trop d'eau) ; la teneur en matière sèche est insuffisante. Mais, si la récolte est trop tardive, on passe de la haute qualité à une qualité inférieure.

En général, lorsque la culture a été bien gérée, on commence la récolte mi-juin pour terminer avant la fin juillet dans le nord, mi-mai pour finir fin juin dans le sud où les typhons sont fréquents en juillet.

Stratégie

Dans le cas des dispositions horizontales et en « dragon », les frondes arrivent à maturité à peu près au même moment car elles reçoivent toutes la même quantité de lumière. On prélève donc simplement les cordages porteurs avec leurs bouquets de frondes et on les place dans des barques : une fois celles-ci remplies, elles sont

tirées vers le point de déchargement par un bateau à moteur. Parfois, on utilise des embarcations avec une grande cale tapissée d'un filet. Lorsque le bateau parvient au port, une grue soulève le filet contenant les algues et le bateau repart pour un autre voyage. Le plus souvent, le déchargement est réalisé manuellement. Dans le cas des dispositions verticales, les *L. japonica* situées vers le haut du cordage porteur et celles situées vers le bas n'atteignent pas la qualité supérieure simultanément. Les plants les plus près de la surface, mieux éclairés, parviennent au rapport 6,5/1 les premiers. On est amené à les prélever d'abord, puis à attendre l'évolution des plants sous-jacents. La récolte se fait ainsi en plusieurs étapes, en général 5 à 6, de façon à obtenir toujours la même qualité.

Production (en poids sec)

La production varie selon les zones, le dispositif utilisé et la gestion qui a été assurée. Pour les meilleures exploitations, les rendements en poids sec oscillent entre 30 et 37 t ha⁻¹ ; entre 15 et 25 t ha⁻¹ pour les exploitations moyennes, entre 7,5 à 15 t ha⁻¹ dans les conditions médiocres. Dans la région de Qingdao, par exemple, un cordage porteur soutient 30 plants qui donneront avec fertilisants chacun 100 g de tissu sec, soit 3 kg par cordage. Un hectare constitué de 600 cordages de ce type (ce qui est le cas le plus fréquent) fournira 18 t. Dans le sud, on se base sur un rendement de 14 t ha⁻¹, mais sans adjonction de fertilisants.

En Chine, la majorité de la production (77 à 80 %) provient de la culture ; sur les 276 000 t (en sec) récoltées chaque année depuis 1983, seules 34 800 t résultent du prélèvement sur les champs sauvages de Dalian (Tseng, 1987). Au Japon, la cueillette effectuée en 1988 et 1989 sur les peuplements naturels ou entretenus a fourni 26 200 t sur les 35 000 t de la production totale (en sec). La culture n'apporte actuellement que 25 % du total ; mais, sa part augmente régulièrement depuis 1981 (22 %). En Corée, toute la production, soit 18 000 t (en sec), est obtenue à partir de culture (chiffre de 1988).

Conditionnement

La récolte est soit séchée soit salée. Le séchage peut être aisément réalisé dans le sud au climat chaud et sec. Dans le nord, on y fera appel dans la mesure des possibilités ; mais, par temps pluvieux ou humide, soit on essaie de retarder par un salage provisoire l'opération de séchage dans l'attente de conditions favorables, soit on effectue un salage définitif.

Séchage

C'est par le séchage immédiat que l'on parvient à la meilleure qualité, surtout s'il est réalisé sur l'herbe, sur des graviers ou sur un lit de bambous. Les surfaces sableuses sont à éviter car il est ensuite difficile d'enlever le sable collé à la lame. La déshydratation a lieu uniquement au soleil : elle est donc peu coûteuse. On étend tous les plants parallèlement les uns aux autres ; les crampons sont tous placés du

même côté de façon à ce qu'on puisse les couper rapidement ; on retourne les lames au bout de 4 h. Le soir, elles sont mises à l'abri sur des nattes de paille pour qu'elles ne soient pas touchées par la rosée. On les étend le lendemain et, si nécessaire, le surlendemain pour que la teneur en eau descende à 15-20 %. Une fois ce taux atteint, les lames sont groupées par paquets de 100, pressées et coupées toutes à la même longueur avant d'être expédiées à la coopérative. La conservation est possible pendant 3 ans sans modification sensible de la coloration, qui est due à des substances tanniques stables, et sans altération biologique car les alginates et la fucoïdine protègent la paroi cellulaire contre l'agression des bactéries et des champignons.

Salage

Les frondes séparées du crampon sont plongées pendant 20 mn dans une solution saline saturée, égouttées et étalées dans un bac avec une couche de gros sel entre chaque strate d'algues. On pourra les sécher lorsque les conditions climatiques le permettront. Mais la qualité obtenue par cette méthode est tout au plus moyenne : beaucoup de composés qui font précisément l'intérêt de *L. japonica* sont dissous et éliminés par les bains salés. En outre, le chlorure de sodium rend difficile l'extraction de l'acide alginique : le transfert vers l'industrie des phycocolloïdes n'est donc pas une voie de recours.

Dans le cas où la lame a été recouverte au cours de son séjour en mer par une couche de bryozoaires, il existe une machine spéciale, qui permet de décoller la carapace calcaire et de restituer à l'algue sa valeur commerciale. La lame est insérée entre deux brosses rotatives tournant en sens opposé. La distance entre les deux éléments étant réglable, il est possible de contrôler très précisément la force du broyage.

On distingue sur le plan mondial trois niveaux de qualité dont les critères sont inscrits sur le tableau 13.

Tableau 13 – Classement des plants de *L. japonica* selon le niveau de qualité.

Les algues prélevées sur les peuplements sauvages correspondent le plus souvent à la qualité 1 : celles obtenues en culture forcée aux qualités 2 et 3.

CRITERES	NIVEAU DE QUALITE			
	1 ^{er} choix	2 ^{ème} choix	3 ^{ème} choix	Médiocre
Longueur de la plante (cm)	100	80	60	40
Largeur de la lame (cm)	12,5	9,5	6	4
Longueur de la lame (cm)	70	50	40	15
Teneur en eau (%)	22	22	23	25
Impuretés (%)	2	2	2	2

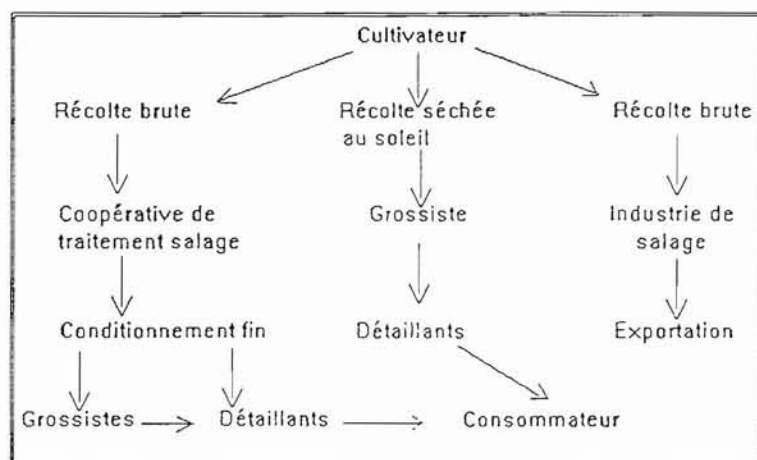
Organisation de l'exploitation

L'unité d'exploitation est la ferme familiale. Il en existe 4 500 au Japon qui emploient 11 700 personnes et utilisent plus de 2 900 km de cordages porteurs. On

en compte 9 200 en Corée occupant 20 000 personnes et utilisant 6 200 km de cordages porteurs, et environ 160 000 en Chine où 368 000 personnes installent annuellement 85 000 km de cordages porteurs. Elles sont le plus souvent regroupées en coopératives : 44 au Japon, 62 en Corée (Anon., 1985). Le secteur coopératif englobe en effet 83 % des exploitations au Japon, 87 % en Corée, 98 à 100 % en Chine. Il commercialise le matériel permettant la construction des structures, la cordelette enssemencée de plantules, les bateaux, le carburant et tout ce qui est indispensable au bon fonctionnement de la culture. Il assure la régulation du marché en stockant, transformant et vendant la récolte. Il dispose de techniciens, de conseillers, de juristes, de commerciaux, de publicitaires et est en relation avec tout l'appareil de recherches environnant.

La Yokoi Kombu Ten de 1986 a schématisé dans le tableau 14, rapporté par Pryet (1986), une vue d'ensemble du système de commercialisation japonais ; le système coréen en est très proche (Kang, 1973). On ne sait pas grand chose du modèle chinois.

Tableau 14 – Le système de commercialisation de *L. japonica* au Japon



Les fermes varient en taille mais, dans l'ensemble, elles sont assez grandes pour utiliser le canon à fertilisants. On estime qu'un hectare occupe deux fermiers pendant presque toute l'année. Au moment du transfert et de la récolte, on fait appel à des travailleurs saisonniers. Les cordelettes enssemencées sont achetées au mètre linéaire à la coopérative locale. En Chine, l'exploitation aquacole se divise en « mu » qui correspondent à un quinzième d'hectare, soit 4 000 acres ou 660 m². Chaque « mu » regroupe quatre dispositifs de 40 orins de surface mesurant 70 m de longueur, ces dimensions peuvent varier en plus ou en moins selon les conditions hydrodynamiques et la richesse en nutriments des sites.

Évolution vers la polyculture

La tendance qui pousse à se tourner progressivement vers la polyculture trouve sa logique dans deux soucis permanents du cultivateur, japonais, coréen ou chinois : s'assurer d'un revenu minimum pour le cas où la culture d'une espèce se heurterait à des problèmes de rendement ou serait anéantie ; accroître la production et la qualité en se servant des interactions positives entre deux ou plusieurs espèces. On a recensé six types d'associations :

- *Laminaria japonica* + *Undaria pinnatifida*
- *Laminaria japonica* + *Mytilus* sp.
- *Laminaria japonica* + *Haliotis* sp.
- *Laminaria japonica* + *Undaria pinnatifida* + *Mytilus* sp.
- *Laminaria japonica* + *Undaria pinnatifida* + *Haliotis* sp.
- *Laminaria japonica* + *Undaria pinnatifida* + *Mytilus* sp. + *Haliotis* sp.

Association végétale

Dans le cas de la polyculture végétale, l'intérêt réside dans le fait que la production des plantules peut être obtenue avec les mêmes installations, ce qui permet un meilleur amortissement de l'écloserie. De plus, les périodes de travail pour *L. japonica* et *Undaria* sont différentes. *Undaria* est mis à l'eau du début à la fin octobre et récolté courant février ; le transfert de *L. japonica* a lieu de début novembre à début décembre et la récolte entre juin et juillet (Figure 43). La dispo-

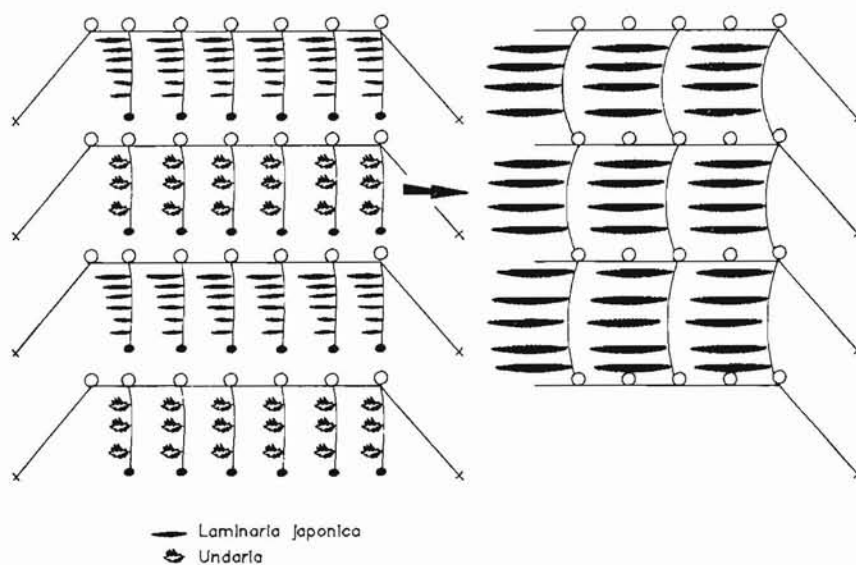


Figure 43 – Gestion d'un type de polyculture *L. japonica*-*Undaria pinnatifida* au Japon. Les cordages portant les plantules de *L. japonica* et d' *Undaria* sont disposés verticalement. Puis, *Undaria* ayant été récoltée (mars), les cordages avec *L. japonica* sont disposés à l'horizontal.

sition la plus simple, dans le cas des cultures verticales, consiste à intercaler sur un même orin de surface des suspensions de *L. japonica* et des suspensions d'*Undaria*. Mais, on préfère en général le système suivant : on place un premier orin de surface avec des cordages porteurs de *L. japonica*. L'orin suivant, à 2,50 m d'intervalle, porte des suspensions d'*Undaria*, et ainsi de suite. Lorsque les *Undaria* sont récoltés, les suspensions verticales de *L. japonica* sont reliées et ramenées en position horizontale.

La technique en Chine est encore plus sophistiquée (Figure 44) : Les orins de surface A et D portent des suspensions avec une forte densité de *L. japonica*. Les orins B et C soutiennent des suspensions d'*Undaria*. Quinze jours à un mois après la mise en mer, les suspensions d'*Undaria* de B et C sont placées à l'horizontal. Les suspensions de *L. japonica* de A et D sont éclaircies de façon à ce que leur nombre diminue sur A et D ; le surplus est fixé sous C et B. Après la récolte d'*Undaria*, elles sont placées en position horizontale. Les plants d'*Undaria*, se développant plus rapidement, protègent les plantules de *L. japonica* d'une trop forte luminosité, ce qui permet une meilleure fixation de la laminaire. C'est précisément au moment où *L. japonica* a besoin d'un ensoleillement plus fort qu'*Undaria* est récolté. On observe un accroissement de rendement de 45 % et un accroissement de revenu de 15 % à 20 % par rapport à la monoculture.

Associations « algues + mollusques »

Dans ces associations, l'algue constitue un milieu ombragé dans lequel le phytoplancton, nourriture des mollusques, se réfugie et se reproduit, un écran au courant et à la houle, une source d'oxygène et de produits de photosynthèse stimulant la multiplication des microorganismes. Les mollusques fournissent à l'algue de l'azote, du phosphore et du gaz carbonique.

Sur le plan pratique, les suspensions à moules ne peuvent être fixées sur le même orin que les suspensions à *L. japonica* en raison du poids important que prend l'amas de moules au cours du printemps : la filière à moules a besoin d'un système de flottaison renforcée.

L'association avec les ormeaux s'effectue en deux étapes. Tant que les ormeaux ont moins de 3 cm, ils sont suspendus en sachets parmi les algues. Après 3 cm, on utilise des cages grillagées cylindriques, de 1 m de long et 40 cm de diamètre, à 8 niveaux, à raison de 40 ormeaux par niveau. Ces cages sont suspendues sous les cordages-porteurs de *L. japonica* disposés à l'horizontal.

Les rendements sont de 30 à 35 % supérieurs à ce que l'on obtiendrait en cultivant séparément les mollusques et *L. japonica*. Le revenu est de 40 % plus élevé.

CONCLUSION

La capacité à créer, à partir de peuplements naturels, de nouvelles variétés de *L. japonica* constitue la raison principale qui place la Chine au premier rang mondial pour ce type de production. Les recherches ont conduit à des lignées à très forts rendements et à des formes pouvant résister à des températures létales pour l'espèce

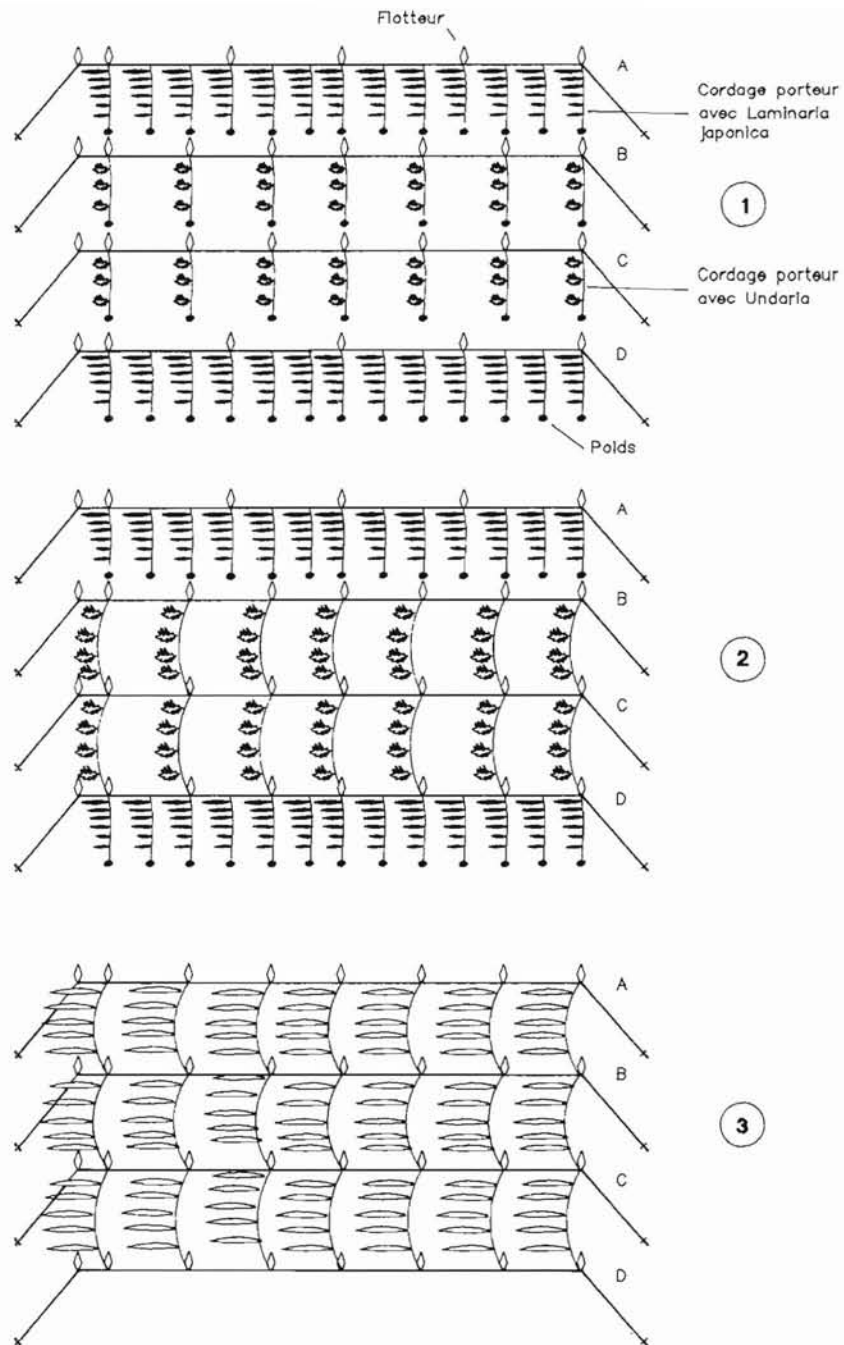


Figure 44 – Gestion d'un type de polyculture *L. japonica*-*Undaria* dans les eaux chinoises (zone de Qingdao).

- 1 : novembre : *L. japonica* et *Undaria* sur des cordages verticaux.
- 2 : janvier : *Undaria* en position horizontale.
- 3 : mars : répartition de cordage porteur de *L. japonica* en position horizontale.

originelle ; ceci a permis l'extension de la culture vers le sud où l'abondance en nutriments amplifie la croissance. Le cheminement suivi par les algologues chinois pour faire apparaître ces variétés performantes nous a paru intéressant à observer, car une stratégie comparable pourrait être appliquée à d'autres laminaires telles que *L. digitata* pour laquelle on s'efforce de mettre au point un procédé de culture.

Création de nouvelles variétés

De nombreux chercheurs chinois ont collaboré au sein de l'Institut océanographique de Qingdao pour donner naissance à de nouvelles lignées de *L. japonica*, notamment Chiu (1955), Fang (1961, 1962, 1963, 1965, 1966, 1976, 1978, 1980), Tseng (1962), Wu *et al.* (1962, 1963, 1982, 1983, 1984), Chen (1978). Ils ont d'abord acquis la certitude que les critères croissance, longueur, largeur, teneurs en acide alginique, iode et mannitol sont étroitement liés à des gènes (Zhang et Fang, 1960 ; Fang et Jiang, 1962, 1965 ; Fang, Jiang et Li, 1965, 1966) et donc héréditaires.

Supposons que l'on veuille exacerber le caractère : « teneur en iode ». La première opération consiste à rechercher dans la nature les plants ayant la plus forte teneur. Pour cela, on marque un certain nombre d'algues avec un anneau et un numéro placés autour du stipe, puis on prélève un fragment de lame pour déterminer au laboratoire le contenu en iode. Ce taux se situe en moyenne entre 1 et 2 % mais on trouve de très rares échantillons avec 9 et 10 %. Ce sont ceux-là que l'on retient. On les reproduit par autofécondation : les gamètes mâles fécondent les gamètes femelles issus du même individu. On obtient une descendance sur laquelle le même processus de sélection est appliqué (identification des plants les plus performants suivie d'une autofécondation). De génération en génération, la courbe de Gauss se déplace vers la droite (Figure 45). Lorsque la progression n'est plus significative, on recueille les spores pour les soumettre à des conditions limites, par exemple sous des rayons X à 4 000 rems (Fang, Wu, Jiang, 1961). On constate que 97 % des spores meurent au cours de la germination ; mais, 2 à 3 % résistent et présentent un comportement normal : ce sont les plus vigoureux dont on suit le devenir : ils conduiront à des sporophytes avec une teneur en iode de 3,8 à 4,6 pour 20 % d'entre eux et de 4 à 6,5 % pour 80 % à condition de rester toujours en autofécondation, ce qui est facile. On peut agir de la même façon pour le caractère « croissance » ou le caractère « teneur en acide alginique ». C'est ainsi qu'a été obtenue la variété 860 (à partir de frondes venant de la région de Sandou) qui permet un accroissement de la production de 40 % (Wu, Jiang, Li, Ben, 1963). Fang *et al.* (1963) ont de la même façon créé la variété Haiquin 1 qui supporte des températures de 23 à 25 °C et peut être cultivée dans le sud de la Chine. Une fois la variété obtenue, ses auteurs la perpétuent grâce au phénomène de parthénogénèse (Figure 45).

Parthénogénèse

La parthénogénèse est la possibilité qu'ont certains gamètes femelles de se développer en plantules sans avoir été fécondés. Ce phénomène est bien connu chez les laminariales et largement décrit (Sauvageau, 1918 ; Cosson, 1972 ; Lüning *et al.*, 1972).

Quelques jours après la germination des spores d'une variété performante, on sépare sous le microscope ou la loupe binoculaire à l'aide d'une micropipette ou

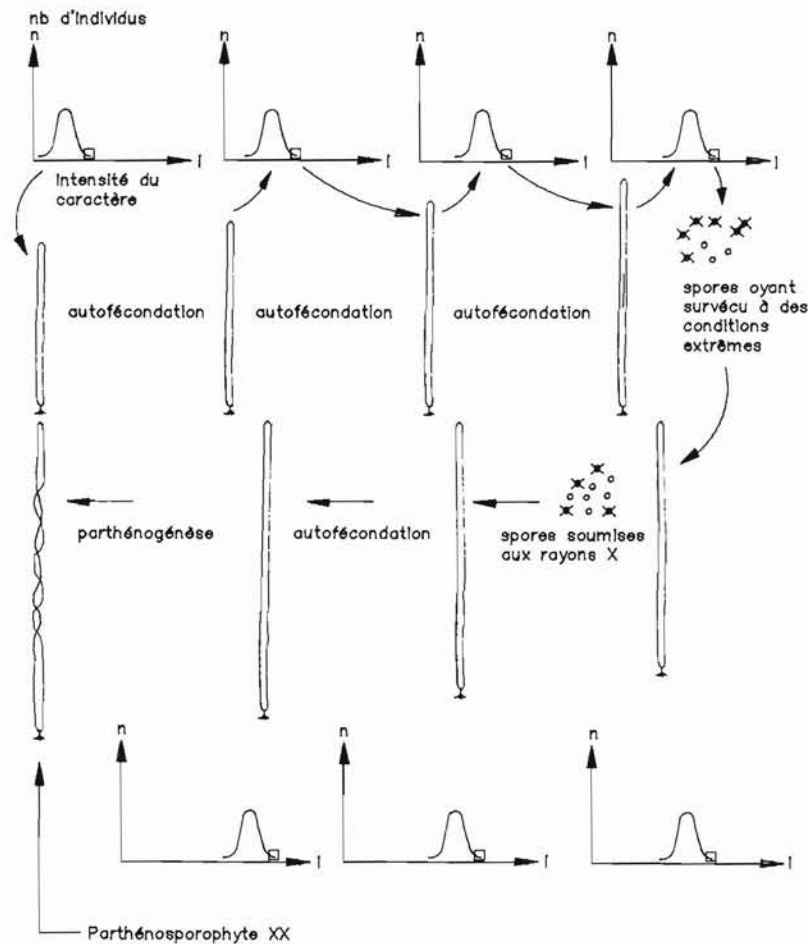


Figure 45 - Amélioration des caractères chez *L. japonica*.

Les graphiques représentent la courbe de Gauss qui se déplace progressivement vers la droite.

d'une micropompe, les gamétophytes mâles et les gamétophytes femelles encore immatures. Chaque lot est placé à 8-10 °C en milieu enrichi (par la solution « ESI » ou le mélange « Miquel A, Miquel B, Provasoli ») sous un éclairage de $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Les gamétophytes se développent et différencient les gamètes. Au bout d'une quinzaine de jours, on constate que certains gamètes femelles, en principe ceux placés à l'extrémité des ramifications, germent en plantules alors qu'ils n'ont pu être fécondés puisqu'il n'y a pas de gamétophytes mâles, donc de gamètes mâles, dans la culture. Ce phénomène est accentué par l'incorporation de vitamine C (500 mg l^{-1}) comme l'ont montré Fang *et al.* (1965, 1976) et Yan *et al.* (1981).

Beaucoup de ces plantules parthénogénétiques meurent avant le stade de 20 cellules (58 %), mais 42 % continuent à croître. Dans ce dernier groupe, on distingue celles qui ont des formes anormales ou qui sont dépourvues de rhizoïdes, environ 47 % qui disparaîtront, et celles qui se développent normalement (23 %). Le pour-

centage de plantules parthénogénétiques ayant un comportement normal est multiplié par 100 lorsque l'on traite les germinations avec une solution de colchicine à 0,1 % pendant 3 jours.

On peut tenter une interprétation chromosomique en se basant sur les travaux de Evans (1963) et de Yabu (1964) qui distinguent dans les laminaires un chromosome sexuel Y chez les mâles. Le sporophyte de *L. japonica* correspondrait à la formule $2n$ (dont $X + Y$) puisqu'il libère des spores mâles (n dont Y) et des spores femelles n (dont X). Lorsque le gamète femelle se développe en plantule sans être fécondé, – ou le groupe chromosomique est constitué uniquement de n chromosomes (dont X) et le développement est aberrant, – ou il se produit naturellement un doublement des chromosomes au cours des premières divisions et la plantule parthénogénétique possède $2n$ (dont $X + X$) : elle peut alors avoir un développement normal. La présence de colchicine élève le nombre d'individus « normaux » en facilitant le doublement chromosomique. Si l'interprétation est correcte, le parthénosporophyte ne devrait produire, s'il en produit, que des spores n (dont X) femelles ; c'est le cas : le parthénosporophyte devient fertile après le 5^e mois et les spores libérées ne donnent que des gamétophytes femelles.

De générations parthénogénétiques en générations parthénogénétiques, le nombre de gamètes se développant sans fécondation, ainsi que le nombre d'individus parthénogénétiques ayant un développement normal, augmentent jusqu'à 80 % si bien que le traitement par la colchicine devient inutile. En soumettant les spores de ces plantules parthénogénétiques à des conditions difficiles (rayons X ou haute température), on sélectionne les plus vigoureux et on exacerbe encore les caractères « croissance, teneur ou résistance ».

Tous ces acquis expliquent les progrès remarquables réalisés dans la culture de *L. japonica*. A partir d'une algue demandant en principe deux ans pour être récoltée, on est parvenu à une fronde pouvant être prélevée moins de 10 mois après la germination du zygote, ce qui diminue considérablement le coût de la culture. Cette évolution a été obtenue grâce au choix et à la création de géniteurs traités avec beaucoup de soins, grâce à la production forcée de plantules en éclosérie à partir de spores d'été, grâce à l'emploi d'engrais et à la généralisation de la technique du « tip cutting », grâce enfin à l'amélioration permanente de la performance des plants.

L'utilisation de cals n'est qu'à ses débuts. On peut en produire par multiplication de gamétophytes provenant de spores de *Laminaria japonica* et d'*Undaria pinnatifida* dans des conditions qui suspendent la gamétogénèse. Saga, Uchida, Sakai (1978) ont réussi à en créer en cultivant des cellules isolées de la zone méristématique stipifrondale dans un milieu enrichi en hormone synthétique L 751 ; cette hormone a une efficacité supérieure à la traditionnelle kinétine souvent utilisée pour les plantes supérieures. Chaque cellule du clone est capable de développer un sporophyte identique à celui ayant fourni la cellule initiale. La maîtrise de cette possibilité devrait simplifier le processus de culture et abaisser encore les coûts actuels de production.

On s'attend donc à une progression de la culture de *L. japonica* qui permet à la base un revenu de 6 milliards de francs par an et génère un chiffre d'affaires annuel nettement supérieur à celui de l'ostréiculture française (12 milliards F).

Ces chiffres font mieux comprendre l'attention actuellement portée à cette phycoculture.



DEUXIÈME PARTIE

LES CARRAGHÉNOPHYTES

CHAPITRE IV

LES CARRAGHÉNANES

Les carraghénanes sont des substances mucilagineuses présentes dans la paroi des algues rouges appartenant à l'ordre des Gigartinales. Galactanes, c'est-à-dire polymères du galactose, ils se différencient de l'agar par leur caractère franchement ionique dû à leur forte teneur en radicaux OSO_3^- . Ils diffèrent aussi nettement des alginates qui doivent leur caractère ionique aux groupements carboxyles COO^- .

La dénomination de « carraghénanes »⁽¹⁾ ou « carragénanes » viendrait soit du mot « carraígeen » signifiant « algue » en langue gallique, soit du nom « Carraghen », district irlandais où, il y a près de cinq siècles, on récoltait déjà l'algue rouge *Chondrus crispus* pour la propriété qu'elle possède de coaguler le lait. On retrouve d'ailleurs encore cette tradition le long des côtes de l'Atlantique française : *Chondrus crispus*, appelé aussi « lichen blanchi » dans le nord de la Bretagne, « picot » dans le sud, « goémon blanc » en Vendée, était mélangé au lait puis porté à 80 °C pendant cinq minutes ; en refroidissant, le lait se gélifie en un flan connu sous le nom de « blanc mange ». Dès 1891, une petite usine française commença à isoler le principe actif responsable de cette coagulation pour synthétiser un médicament contre la constipation : la coréine, qui existe encore aujourd'hui. On retrouve, autour des années 1929-1930, aux Etats-Unis un brevet concernant l'extraction des carraghénanes à l'aide de l'isopropanol . Ce fut sans doute là le début de l'industrie américaine des carraghénanes, qui ne se structura véritablement qu'après la Seconde Guerre mondiale. Elle connut un développement rapide à partir de 1960, bénéficiant du recul de l'industrie japonaise de l'agar.

Le produit pur extrait est dénommé **carraghénine**, mais il est très instable et difficile à obtenir : il est généralement lié à un ou plusieurs cations et constitue des sels : les carraghénanes, pour lesquels on a convenu la terminaison « ane » plutôt que « ate », car cette dernière concerne les sels cristallisables ; or, les sels de carraghénine ne cristallisent pas⁽²⁾.

A côté des carraghénanes sensu stricto, l'industrie, notamment l'industrie danoise, produit, depuis 1944, un autre type de colloïde, le furcellarane, d'abord appelé « **agar danois** », qui, de par sa composition chimique, doit être classé comme un carraghénane, bien que sa configuration moléculaire lui confère des propriétés quelque peu différentes.

(1) Nous utiliserons cette orthographe qui est la plus courante, mais l'autre est aussi acceptable.

(2) Recommandation du comité sur la nomenclature de la division « chimie organique », ACS.

LES CARRAGHÉNOPHYTES

Les espèces *Chondrus crispus* et *Mastocarpus stellatus* (*Gigartina stellata*) furent les premières utilisées pour l'extraction des carraghénanes. Du fait qu'elles vivent dans le même biotope, les récoltants ramassent à la fois, sans distinction, l'une et l'autre. Leur aire de répartition s'étend sur les deux rives de l'Atlantique Nord, du cap Nord à la Mauritanie en Europe-Afrique, de Terre-Neuve au cap Hatteras (Caroline du Nord) en Amérique. Tous les pays riverains ont connu à un moment ou à un autre une activité de cueillette. Pour certains, cette activité a pratiquement disparu, comme en Irlande ; pour d'autres, elle a baissé à mesure que les cultures de carraghénophytes se développaient en Asie. Ainsi, la France fournissait-elle 2 500 t d'algues séchées en 1970, 900 t seulement en 1990 ; le Canada 12 000 t en 1965, 6 200 t en 1990. L'Espagne et le Portugal ont beaucoup de mal à maintenir leur production à, respectivement, 2 000 et 400 t.

La récolte s'effectue généralement pendant une période définie par les coutumes, le climat, le comportement de la mer. Au Canada, elle a lieu de mai à octobre, en France de juin à décembre, au Portugal d'avril à septembre.

En France, elle se pratique à la main sur les rochers, quand la marée basse découvre les peuplements. Au Canada, on utilise le râteau ou la drague qu'un bateau traîne sur les peuplements de *Chondrus crispus* s'étendant sur 5 et 10 mètres de profondeur. La technique de la drague s'avère très efficace du point de vue rendement, mais elle dévaste les fonds ; elle arrache notamment les disques fixateurs de l'algue qui auraient pu générer de nouvelles frondes dressées. Il a fallu en limiter l'action en espaçant les dents de 1,5 cm, au lieu de 0,6 cm. Pringle (1980) a montré que, dans ce cas, l'outil travaille de façon sélective. Enfin, au Portugal et en Espagne, les algues sont récoltées en épave ou par plongée.

La production totale de *Chondrus crispus* associé à *Mastocarpus stellatus* varie actuellement autour de 10 000 t. Jusqu'en 1955, tous les carraghénanes étaient obtenus à partir de ces deux algues. Elles ne représentent actuellement que les 10 % de la matière première utilisée par les usines d'extraction.

La plus grande partie, 80%, est constituée aujourd'hui par des espèces inter-tropicales du genre *Eucheuma*. Ce dernier a une longue histoire en tant que plante alimentaire (on consomme encore 10 % de la production) et médicinale. Mais il est surtout recherché actuellement pour la qualité des carraghénanes qu'il renferme. Après une récolte excessive qui conduisit à une surexploitation des peuplements indonésiens, la culture se développa à partir de 1971 aux Philippines puis, à partir de 1983, en Indonésie : elle fournit actuellement près de 55 000 tonnes (en poids sec) réparties en deux espèces, *Eucheuma alvarezii*, voisin d'*Eucheuma cottonii* et d'*E. striatum* : peut-être la même espèce, et *Eucheuma denticulatum*, connu aussi sous le nom d'*Eucheuma spinosum*. L'approvisionnement abondant permis par cette culture a profondément modifié l'industrie et le marché des carraghénanes.

A côté de ces algues, on a identifié d'autres espèces qui sont aussi des carraghénophytes (Figure 46). Elles sont certes récoltées en faible quantité, mais sont intéressantes dans la mesure où elles fournissent des types de carraghénanes parti-

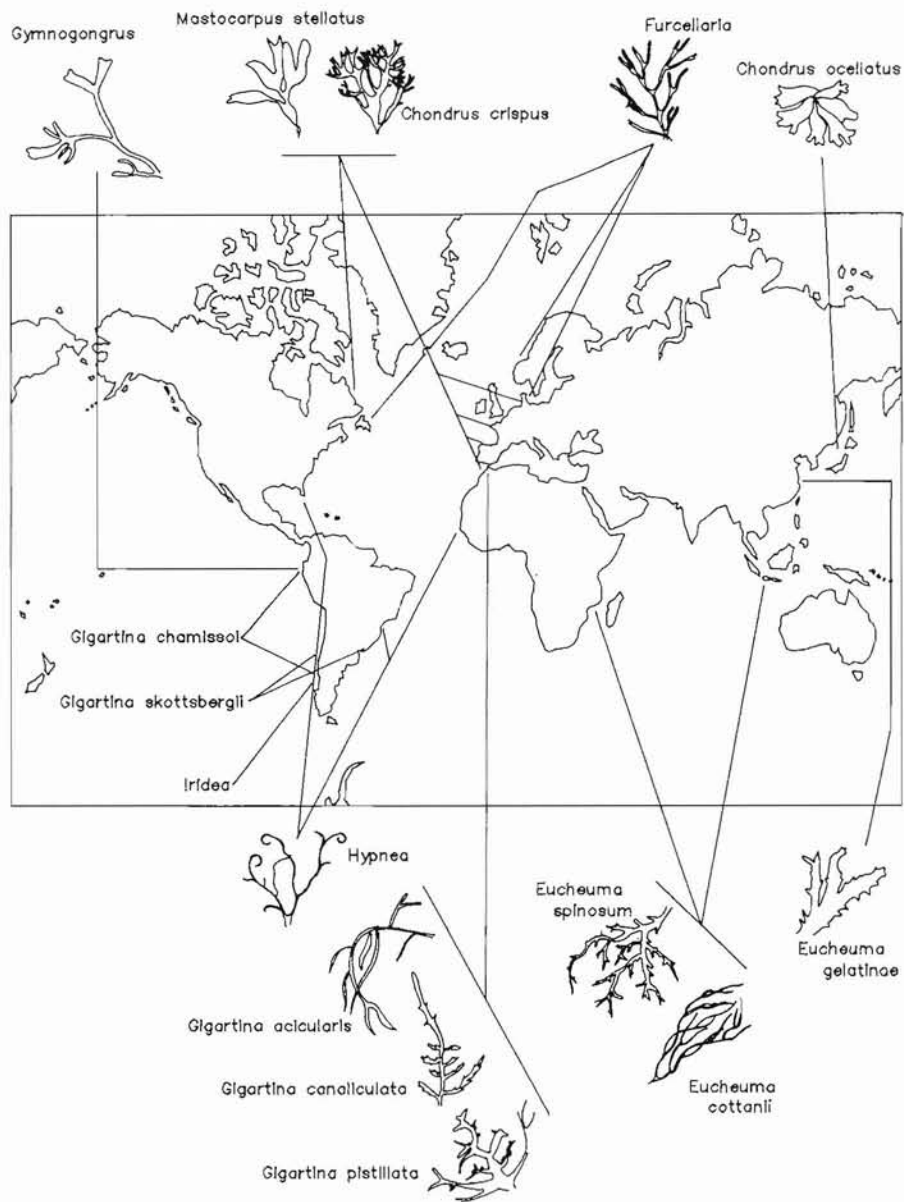


Figure 46 : Lieux de récolte des principaux carraghénophytes.

Les seules cultures donnant des productions importantes concernent l'Asie du Sud-Est avec les *Eucheuma*.

culiers. C'est le cas de *Chondrus ocellatus* ramassé en Corée (300 t) et au Japon (1 600 t), *Gigartina acicularis* et *G. pistillata* au Maroc, *G. cannaliculata*, *G. chamissoi*, *G. pectinata* au Pérou et au Chili, *G. skottsbergii* en Argentine et au Chili, *Eucheuma gelatinae* cultivé en Chine, *Gymnogongrus furcellatus* au Pérou, *Hypnea musciformis* et *H. spicifera*, abondantes au Sénégal et en Floride, *Eucheuma serra* du Mozambique et Tanzanie, *Iridea radula* du Chili. *Gigartina acicularis* et *G. pistillata* sont ramassés ensemble sur les côtes atlantiques du sud de la France, de l'Espagne, du Portugal et du Maroc. *Iridea radula*, qui serait, selon certains phycologues, synonyme de *Gigartina radula*, est recueilli souvent en épave le long des côtes chiliennes et dans le sud du Pérou. *Gymnogongrus furcellatus* constitue quelques rares champs exploitables au Pérou (80 t an⁻¹). *Hypnea musciformis* et *H. spicifera* forment des dépôts importants le long des côtes sénégalaises, où la barre les accumule. On en voit aussi dans le sud-est des États-Unis et au Brésil. Mais c'est une matière première difficile à traiter car toujours mêlée à du sable. De plus, la teneur est faible et la qualité instable : on ne l'emploie pratiquement plus.

Tableau 15 – Production de carraghénophytes dans le monde.

Pays producteurs de carraghénophytes	Culture	Algues	Poids sec (t)
Philippines	+	<i>Eucheuma alvarezii</i> – <i>E. denticulatum</i>	48 501
Canada	-	<i>Chondrus crispus</i> – <i>Furcellaria</i>	6 000
Danemark	-	<i>Furcellaria</i> – <i>Chondrus</i>	5 300
Indonésie	+	<i>Eucheuma denticulatum</i> – <i>Eucheuma alvarezii</i>	6 312
Chili	-	<i>Iridea radula</i>	4 960
Espagne	-	<i>Chondrus crispus</i> – <i>Mastocarpus</i>	2 000
Japon	-	<i>Chondrus ocellatus</i>	1 600
France	-	<i>Chondrus crispus</i>	900
Mexique	-	<i>Gigartina skottsbergii</i>	600
Norvège	-	<i>Furcellaria</i>	470
Portugal	-	<i>Chondrus crispus</i> – <i>Mastocarpus</i>	400
Corée	-	<i>Chondrus ocellatus</i>	300
Chine	+	<i>Eucheuma gelatinae</i>	240
Tanzanie	-	<i>Eucheuma serra</i>	110
Sénégal	-	<i>Hypnea</i>	100
Pérou	-	<i>Gymnogongrus</i>	80
TOTAL			77 873

Le furcellarane, ou « agar danois », est obtenu à partir de l'espèce *Furcellaria fastigiata* qui s'étend le long de beaucoup de côtes de l'Atlantique nord et des mers adjacentes. Elle est surtout abondante dans le Kattegat au Danemark où elle vit plantée dans le sable et où elle se multiplie végétativement, en mer du Nord, au sud de la mer Baltique et dans le golfe du Saint-Laurent, au large de l'île de Prince-Edouard, soit isolée, soit en mélange avec *Chondrus crispus*. Le Danemark est le seul pays à l'exploiter : son usine d'extraction en traite entre 6 000 et 8 000 t par an (Tableau 15).

La courbe de la figure 47 permet d'apprécier l'évolution du tonnage en carraghénophytes prélevés dans le monde ; la brusque augmentation entre 1979 et 1984

Tableau 16 – Production de carraghénanes en 1990.

Carraghénanes (tonnes)	Pays producteur
4 500	États-Unis
3 800	France
1 500	Danemark
600	Espagne
400	Japon
500	Divers
12 300	TOTAL en 1990

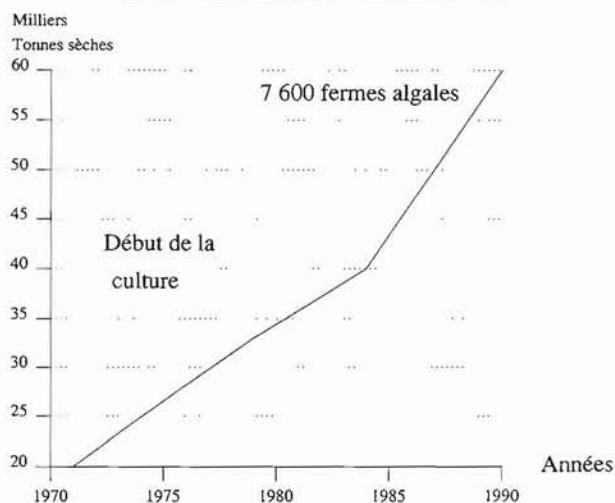


Figure 47 : Evolution du tonnage total de carraghénophytes entre 1970 et 1990

découle de la progression de la production d'*Eucheuma* en culture aux Philippines et en Indonésie. Trois à quatre pays réalisent l'extraction fine (Tableau 16). Seules, les Philippines pratiquent un traitement brut (carraghénanes semi-raffinés).

STRUCTURE CHIMIQUE DES CARRAGHÉNANES

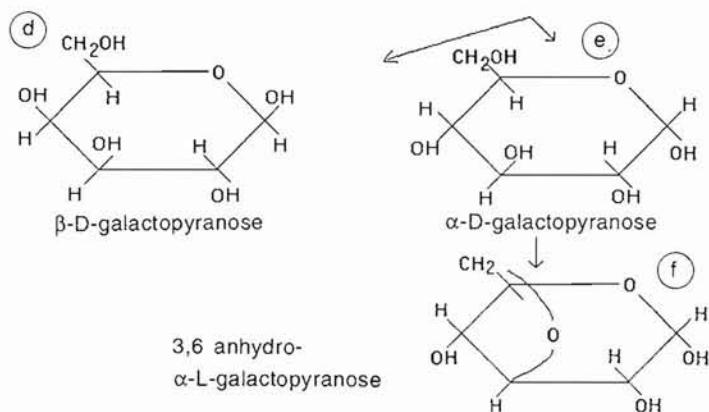
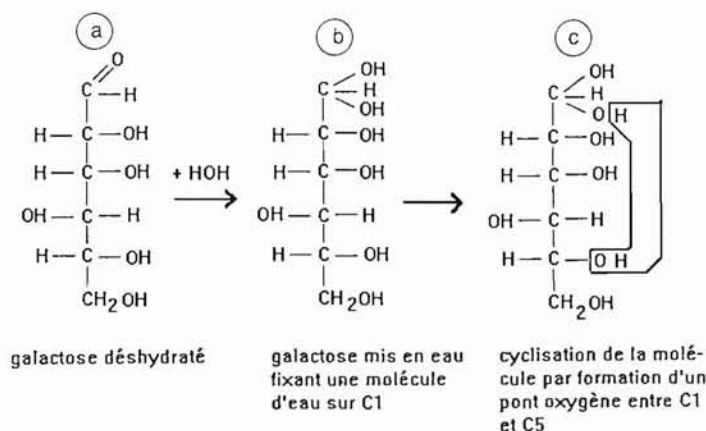
ASPECT

Purs et secs, les carraghénanes se présentent sous forme d'une poudre blanche, inodore, sans saveur. La solution et le gel sont translucides. L'incorporation de ces produits à des solutions ne modifie donc ni le goût ni la coloration originelle de celles-ci. En solution, ces polymères se comportent comme des colloïdes hydrophiles anioniques.

FORMULATION CHIMIQUE DE BASE

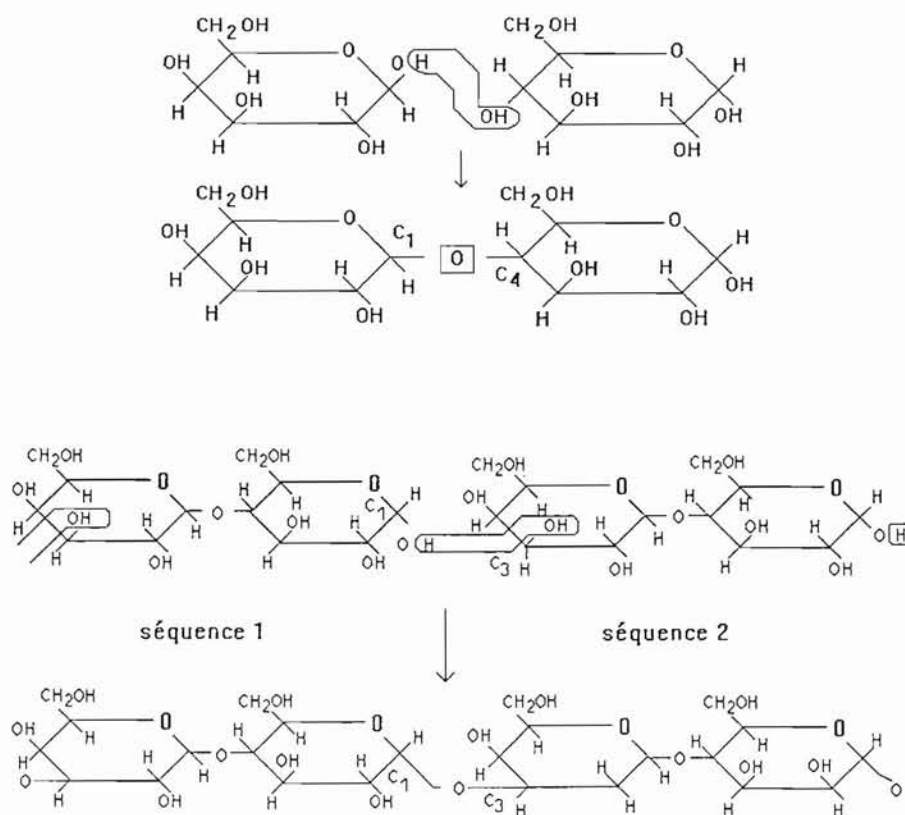
Les chaînes moléculaires de ces polysaccharides présentent deux caractéristiques : elles sont constituées à partir d'un monomère, le galactose, et elles contiennent une forte proportion de radicaux OSO_3^- (24 à 26 %) à qui elles doivent la charge négative.

Le galactose (a), mis en solution aqueuse, fixe une molécule d'eau sur le carbone 1, ce qui conduit à une structure (b) instable qui, elle-même, se cyclise en forme pyranose par formation d'un pont oxygène entre le carbone 1 et le carbone 5 (c). La cyclisation peut s'effectuer de trois façons, soit sous une forme β -D-galactopyranose (d), soit une forme α -D-galactopyranose (e), soit sous une forme 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose (f) par création d'un pont oxygène entre C_3 et C_6 de α -D-galactopyranose.



Les deux unités β -D-galactopyranose – α -D-galactopyranose (ou β -D-galactopyranose – 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose) s'unissent par un pont oxygène entre

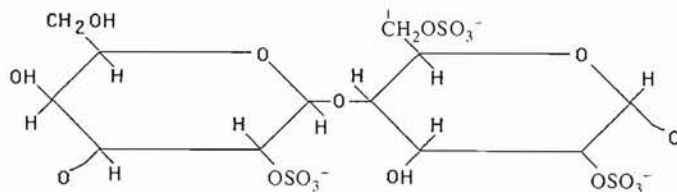
le carbone C_1 du β -D-galactopyranose et le carbone C_4 du α -D-galactopyranose sous la forme d'une liaison de type β (ou du 3,6 anhydrogalactopyranose), avec départ d'une molécule d'eau. L'ensemble β -D-galactopyranose - α -D-galactopyranose (ou l'ensemble β -D-galactopyranose - 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose) constitue un « dimère » ou une « séquence ». La chaîne de carraghénane est formée par la succession de séquences de ce type. Une séquence est attachée à la suivante par un pont oxygène entre le C_1 de l'une et le C_3 de la suivante avec départ d'une molécule d'eau, selon une liaison de type α .



Dans un travail réalisé en 1954, Smith et Cook constatent qu'en ajoutant du chlorure de potassium à une solution de carraghénane, celle-ci se sépare en deux phases, l'une soluble, l'autre insoluble. Ils nomment : **Kappa carraghénane**, la fraction qui est insoluble dans le chlorure de potassium et qui après chauffage conduit à un gel au refroidissement, **Lambda carraghénane**, celle qui reste soluble en présence du KCl et qui ne donne jamais de gel dans l'eau.

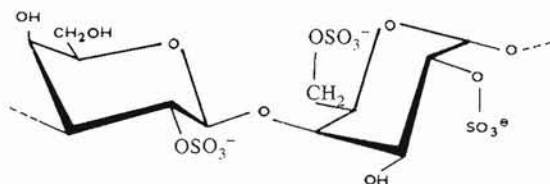
Lambda carraghénane

L'hydrolyse acide du lambda carraghénane révèle qu'il est constitué de β -D-galactopyranose sulfaté en C₂ et de α -D-galactopyranose sulfaté en C₂ et en C₆, ce qui conduit à la formulation du dimère suivante :



β -D-galactopyranose-2-sulfate - O - α -D-galactopyranose-2,6 sulfate

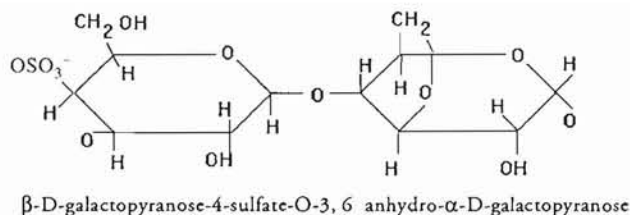
Dans l'espace, en raison de l'angle de valence du carbone, chaque monomère prend une disposition spatiale dite « en chaise ».



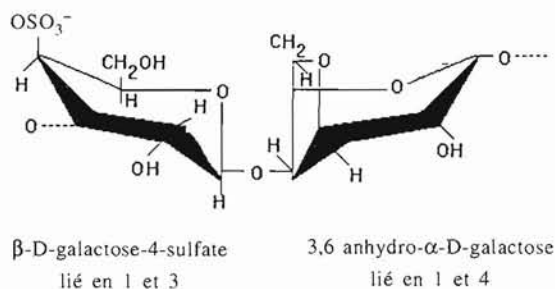
La présence de trois substitutions esters sulfuriques ($-O-SO_3^-$), qui donnent une forte électronégativité aux dimères, provoque la répulsion des chaînes les unes par rapport aux autres. En outre, la disposition dans l'espace en une structure en zig zag ne permet pas la formation en hélice qui pourrait s'assembler en un réseau. Les chaînes de lambda carraghénane restent donc dispersées dans l'eau, quel que soit le cation qui entre dans leur constitution. Elles n'empêchent pas le mouvement des molécules d'eau, mais elles le gênent en raison de leur longueur, chacune ayant environ 200 à 300 dimères. C'est pourquoi le lambda carraghénane ne forme jamais de gel dans l'eau mais élève la viscosité. Il est soluble à froid ou à basses températures (15-20 °C).

Kappa carraghénane

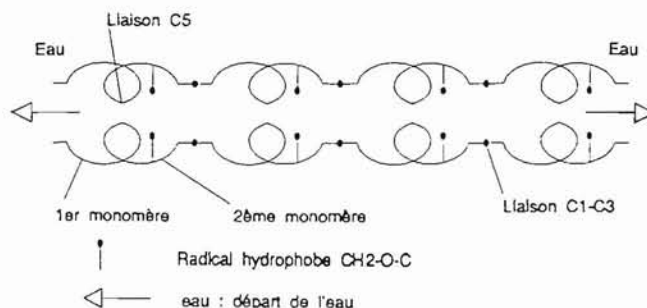
L'hydrolyse du kappa carraghénane révèle la présence de β -D-galactopyranose 4 sulfate et de 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose :



Dans l'espace, chaque monomère a une disposition en chaise, ce qui donne à la séquence une position en hélice.



La présence du pont oxygène $\text{CH}_2\text{-O-C}$ entre le carbone 3 et le carbone 6 du 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose constitue une formation hydrophobe qui tend à éloigner l'eau ou à s'éloigner de l'eau. Cette tendance est combattue par le radical OSO_3^- du β -D-galactopyranose. La chaîne de kappa carraghénane se dispose dans l'espace en une succession d'hélices. Chaque chaîne se rapproche de la voisine pour protéger des molécules d'eau les groupements hydrophobes. Cette organisation constitue un réseau : c'est pourquoi le kappa carraghénane, dans certaines conditions, gélifie le mélange dans lequel il est inclus.



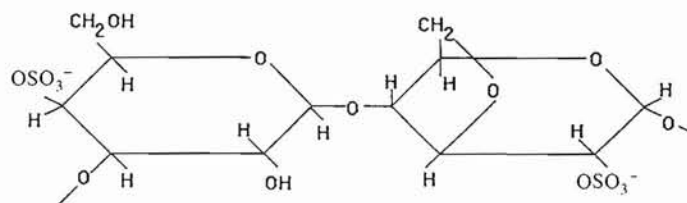
Nous analyserons plus loin comment s'effectue cette gélification. Le gel est très fugace avec le kappa carraghénane de sodium ; souple mais ferme avec le kappa carraghénane de calcium ; dur avec le kappa carraghénane de potassium, qui est un gel

à synérèse. On observe un comportement semblable à celui de l'agar. Mais la présence d'une quantité importante de OSO_3^- (20 à 24 % contre 4 à 6 % dans l'agar) limite la contraction de la chaîne et le rapprochement entre ces chaînes, ce qui empêche la formation d'un gel très dur. En outre, ce gel ne se forme qu'en présence de calcium ou de potassium alors que l'agar gélifie spontanément. L'analyse du processus de gélification du kappa carraghénane expliquera ce comportement.

Autres carraghénanes obtenus en extraction alcaline

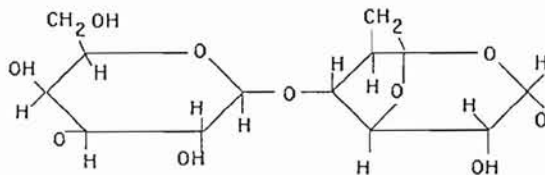
Par la suite, on a pu identifier d'autres types de carraghénanes après extraction alcaline.

Le **iota carraghénane**, voisin du kappa carraghénane, mais avec un ester sulfurique substitué supplémentaire placé au niveau du carbone C_2 du 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose. La présence des deux esters sulfates réduit le caractère hydrophobe du carraghénane : le gel sera plus doux et il n'y aura pas de synérèse.



iota carraghénane

Le **bêta carraghénane**, extrait d'*Eucheuma gelatinae*, à l'inverse, diffère du kappa carraghénane par l'absence de radical ester sulfurique OSO_3^- sur le carbone 4 du β -D-galactopyranose. Cette absence accentue le caractère hydrophobe de la molécule, ce qui se traduit par un gel plus dur que celui induit par le kappa carraghénane, avec synérèse plus prononcée.



bêta carraghénane

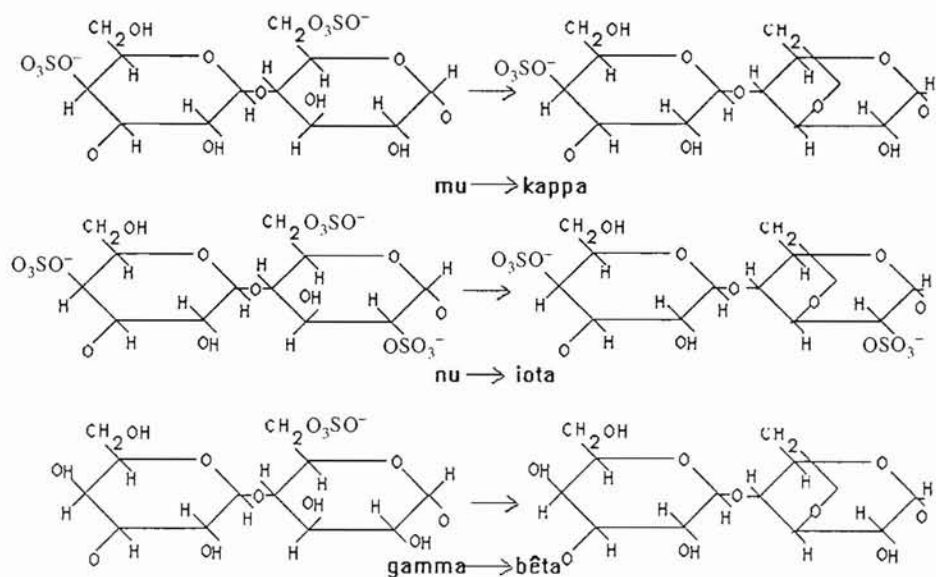
La structure spatiale de ces deux carraghénanes est identique à celle du kappa carraghénane (chaînes en hélice). En gélification, les chaînes seront plus proches chez le bêta que chez le kappa, plus éloignées chez le iota.

Carraghénanes intratissulaires

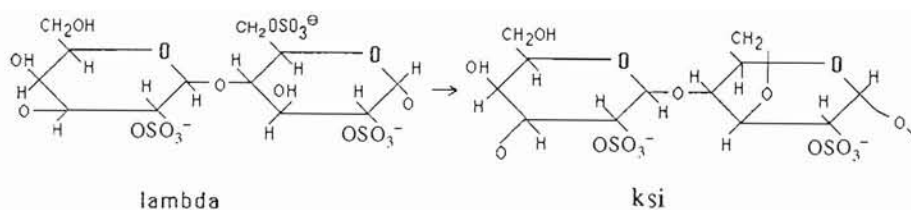
L'étude des carraghénophytes par spectroscopie RMN, les modifications chimiques par action du periodate et les analyses en spectroscopie infrarouge ont révélé qu'il existe dans la plante d'autres types de carraghénanes dont la formule chimique s'apparente à celle :

- du type kappa : c'est le *mu carraghénane*,
- du type iota : c'est le *nu carraghénane*,
- du type bêta : c'est le *gamma carraghénane*.

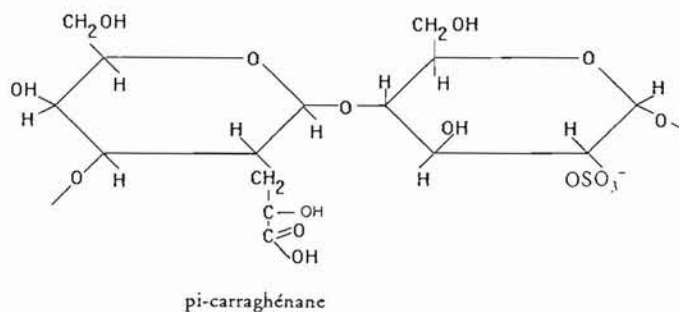
Ils en diffèrent par le fait que le deuxième élément de la séquence qui, chez les types kappa, iota et bêta, est le 3, 6 anhydro- α -D-galactopyranose, se trouve être le α -D-galactopyranose 6 sulfate. Les types mu, nu et gamma carraghénanes sont les précurseurs métaboliques respectivement des types kappa, iota et bêta. Ils se transforment en ces derniers par disparition du groupement ester sulfate sur le C₆ et la formation d'un pont oxygène entre C₃ et C₆. Cette mutation est provoquée, soit à l'intérieur de la cellule par une enzyme dékinkase, soit par l'extraction alcaline. C'est pourquoi on ne les retrouve pas dans les solutions provenant d'une telle extraction.



On a identifié en outre un type ksi (ξ -carraghénane) qui provient sans doute de l'évolution métabolique du lambda carraghénane. On le retrouve aussi bien dans la cellule que dans l'extraction alcaline ; il ne représente qu'une très faible proportion.



Dans certains *Gigartina*, le lambda carraghénane extrait diffère du lambda carraghénane typique par la présence d'un radical pyruvate à la place du sulfate du premier monomère de la séquence : on l'appelle type π (π).



Mac Candless et Gretz (1984) signalent, chez les Grateloupiacées, l'existence d'un carraghénane particulier dont la séquence présente des substitutions par des éthers méthyliques. Les études sur ce point sont en cours (Tableau 17).

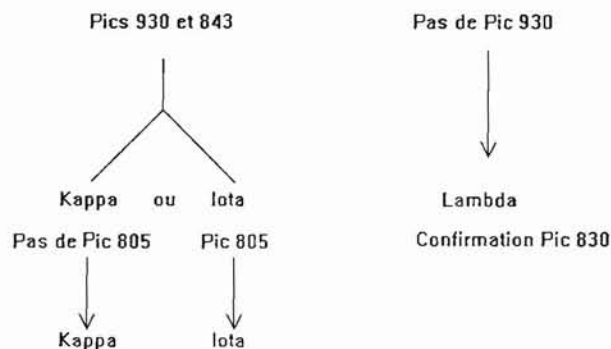
Furcellarane

On appelle furcellarane ou, improprement, « agar danois » (on devrait le dénommer plutôt « carraghénane danois »), le carraghénane extrait de *Furcellaria fastigiata*. Il s'apparente au type kappa carraghénane ; mais le radical sulfaté n'est présent que toutes les trois à quatre séquences. On sait qu'il possède du β -D-galactopyranose 2-sulfate, du β -D-galactopyranose-4-sulfate, du α -D-galactopyranose-6-sulfate et du 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose. Mais, la distribution de ces différentes unités tout au long de la chaîne moléculaire n'a pas été précisée. Le furcellarane peut être modifié par le traitement alcalin qui provoque la formation des ponts 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose supplémentaires, ce qui entraîne une élévation de la force de gel. Il précipite avec des concentrations de chlorure de potassium plus faibles que celles nécessaires pour le kappa carraghénane, parce qu'il possède moins de substituants esters sulfuriques dans sa chaîne.

Ainsi, ce que l'on a coutume d'appeler carraghénanes dans une algue représente, en fait, un mélange de carraghénanes finaux et de carraghénanes intermédiaires, dif-

férant les uns des autres par leur degré de polymérisation, le comportement hydrophile ou hydrophobe, leur force de gel ou leur pouvoir épaississant. On peut les classer en fonction de leur taux en esters sulfuriques et leur teneur en 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose. Lorsque le taux d'esters sulfuriques est inférieur à 50 % et le taux de 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose supérieur à 50 %, on se situe dans la catégorie des gélifiants, catégorie qui comprend les types mu, nu, iota, kappa, formant, après extraction alcaline, des gels dans l'eau en présence d'ions K^+ ou Ca^{++} . Ces types peuvent avoir ou non un ester sulfurique sur le C_4 du β -D-galactopyranose. La catégorie avec plus de 50 % d'esters sulfuriques et moins de 50 % de 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose concerne les formes lambda, ksi, pi, qui ne donnent pas de gel dans l'eau, avant ou après traitement alcalin. Les unités de β -D-galactopyranose et α -D-galactopyranose (anhydre ou pas) ont la plupart du temps un substituant ester sulfurique sur le C_2 .

La nature du carraghénane peut être définie par l'étude en spectrométrie infrarouge d'un film de carraghénane de sodium préparé de la façon suivante : 20 ml d'une solution de carraghénane de sodium à 0,4 % sont disposés dans une boîte de Pétri à fond très plat et placés à l'étuve à 60 °C jusqu'à évaporation totale de l'eau. On obtient ainsi un film de carraghénane de sodium que l'on peut détacher de son support. L'analyse infrarouge de la substance extraite donne un spectre caractéristique des carraghénanes (Figure 48) avec les bandes d'absorption à 1230 cm^{-1} (groupement S=O), à 960 cm^{-1} correspondant au pont anhydro- α -D-galactopyranose (dans le cas d'iota et kappa, absent dans le cas de lambda), à 845 cm^{-1} correspondant au groupement axial C-O-S du C_4 du β -D-galactopyranose (dans le cas du iota et du kappa carraghénane, absent dans le cas de lambda), à 805 cm^{-1} qui traduit la vibration de l'ester sulfurique sur le C_2 du 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose (présent pour le iota carraghénane, absent chez le lambda et le kappa), à 830 cm^{-1} indiquant la présence de l'ester sulfurique sur le C_2 du β -D-galactopyranose (chez le lambda, absent chez le kappa et le iota).

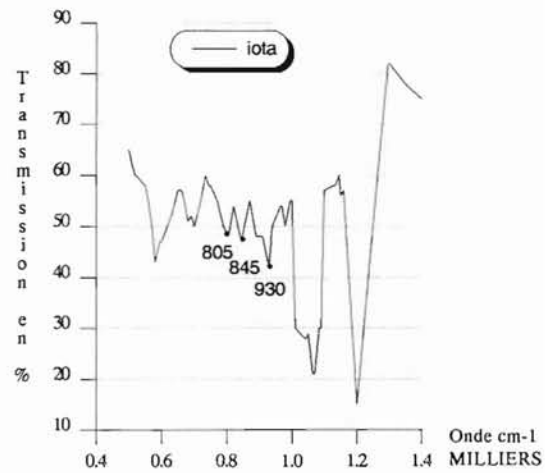


Il est clair que la chimie des carraghénanes est complexe et encore mal établie. Les mécanismes de leur synthèse restent inconnus ; il est fort probable que les transformations d'un type à l'autre sont orchestrées par des enzymes spécifiques. De la quantité d'enzymes produites par la plante dépendent sans doute la vitesse de transformation et le rapport entre les différents types dans la même algue.

Pic 930 = pont 3,6 anhydro

Pic 840 = OSO_3^- sur le C_4 du β -D-galactopyranose

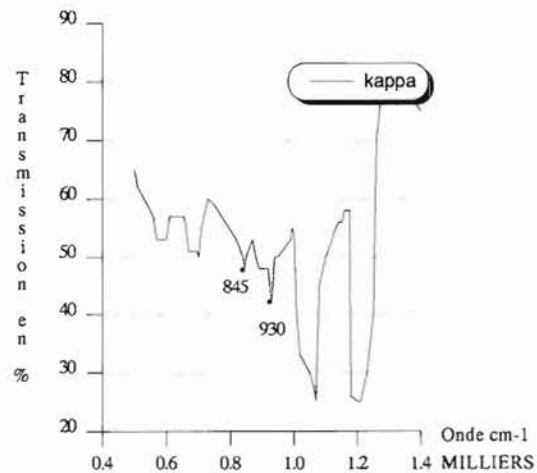
Pic 805 = OSO_3^- sur le C_2 du 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose



Pic 930 = pont 3,6 anhydro

Pic 845 = OSO_3^- sur le C_4 du β -D-galactopyranose

Pas de pic 805



Pas de pic 930

Pic 830 = OSO_3^- sur le C_2 du β -D-galactopyranose

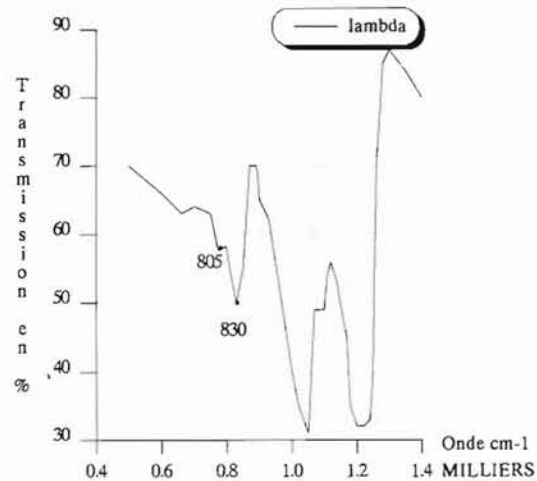


Figure 48 : Les spectres caractéristiques du iota, kappa et lambda carraghénanes

Une même espèce peut fournir plusieurs types à l'extraction alcaline :

Tableau 17 – Les différents types de carraghénanes contenus dans divers carraghénophytes.

ESPECES	Type de carraghénane		Type de carraghénane	
	lambda	kappa	iota	bêta
<i>Mastocarpus stellatus</i>	+	+	-	-
<i>Gigartina acicularis</i>	+	-	-	-
<i>Gigartina pistillata</i>	+	+	-	-
<i>Gigartina radula</i>	+	+	-	-
<i>Iridea flaccida</i>	+	+	+	-
<i>Chondrus crispus</i>	+	+	+	-
<i>Chondrus ocellatus</i>	+	+	+	-
<i>Euclima spinosum</i>	-	-	+	-
<i>Euclima cottonii</i>	-	+ 90	-	-
<i>Hypnea musciformis</i>	-	+	-	-
<i>Furcellaria fastigiata</i>	-	+	-	-
<i>Euclima nidum</i>	-	-	+	-
<i>Euclima uncinatum</i>	-	-	+	-
<i>Solieria chordalis</i>	-	-	+	-
<i>Meristotheca sp.</i>	-	+	-	-
<i>Euclima gelatinae</i>	-	-	-	+
<i>Kallymenia reniformis</i>	+	-	-	-
<i>Cystoclonium purpureum</i>	-	-	+	-
<i>Grateloupia doryphora</i>	+	-	-	-

Chen *et al.* (1973) constatent que, chez les gigartinacés, il y a une relation entre le type de carraghénane produit et le caractère sexué ou non des thalles : en effet le gamétophyte synthétise principalement des carraghénanes gélifiants kappa, iota, mu, tandis que le sporophyte ne fournirait que du lambda. Kopp (1975) tempère cette affirmation (Figure 49) en montrant que si cela est vrai pour le gamétophyte (1 à 2 % de lambda, 30 % de kappa), c'est moins clair pour le sporophyte où, selon la saison, kappa ou lambda domine. On ne retrouve pas cette répartition dans les autres familles (Doty *et al.*, 1978 ; Bert *et al.*, 1989). L'industrie préfère bien sûr avoir affaire à des espèces qui ne livrent qu'un seul type de carraghénane ou un type de carraghénane très dominant. Cela lui évite de procéder à une opération supplémentaire pour obtenir un type pur.

SITUATION ET RÔLE DES CARRAGHÉNANES DANS L'ALGUE

Comme les autres phycocolloïdes, les carraghénanes sont les constituants principaux de la paroi squelettique et de la matière intercellulaire des phycophytes de

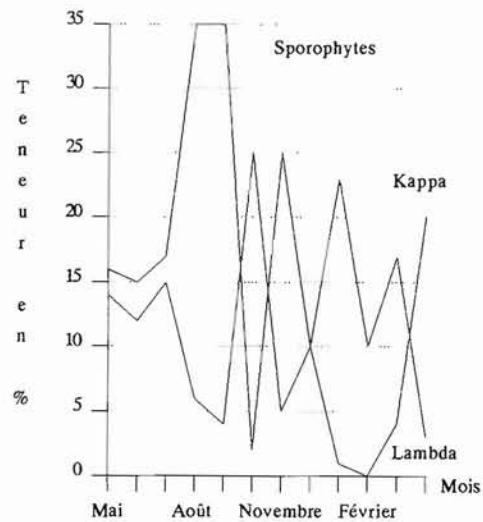
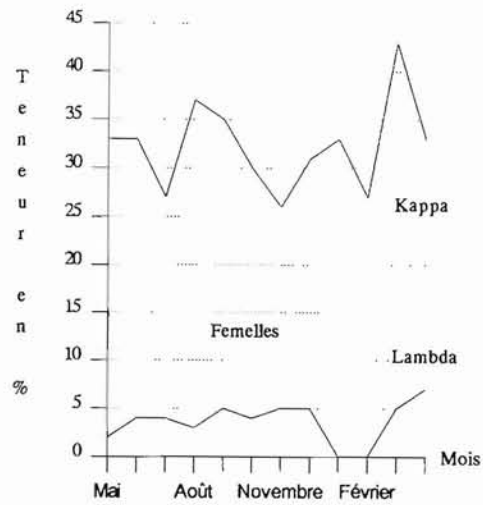


Figure 49 : Variation de la teneur en kappa et lambda carraghénanes chez le gamétophyte femelle et le sporophyte selon Kopp (1975).

l'ordre des Gigartinales. Leur cycle de synthèse n'est pas connu. La teneur et la qualité varient selon la saison, l'espèce, le lieu, l'âge du plant (Figure 50). En Bretagne, chez *Chondrus crispus*, les plants infralittoraux (près ou au-dessous de la limite des plus basses mers) contiennent plus de carraghénanes que les thalles médiolittoraux. Il y a pour cette espèce une variation significative de la quantité totale entre l'hiver et l'été : l'algue produit plus de phycocolloïdes pendant l'hiver. Paradoxalement, la récolte ne tient pas compte de cette situation puisqu'elle a lieu entre mai et septembre. Pour d'autres espèces, la variation quantitative selon la saison est peu marquée.

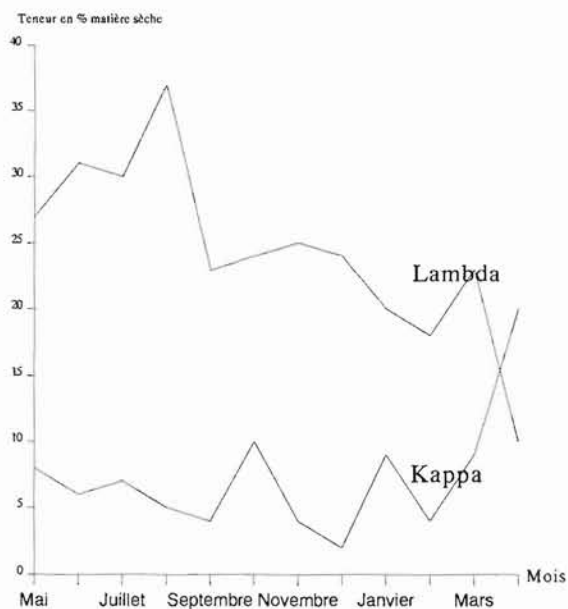


Figure 50 : Variation de la teneur moyenne de la population de *Chondrus crispus* en kappa et lambda carraghénanes

Durant la période de croissance, la chaîne moléculaire reste relativement peu polymérisée ; il en résulte pour le carraghénane une qualité à peine moyenne. Celle-ci augmente en période hivernale lorsque la croissance est faible ou nulle. Pour la même plante, le carraghénane obtenu à partir des parties jeunes (rameaux terminaux), siège d'une forte croissance, s'avère de moins bonne qualité que celui contenu dans les portions âgées (base du plant). L'organisation de la récolte des *Eucheuma* en Asie prend en compte cette particularité.

Le rôle dans l'algue est discuté, comme celui des autres phycocolloïdes. Réserve de glucides ? Élément de soutien qui ne se polymérise fortement que lorsque l'allongement cellulaire est terminé ? Echangeur d'ions ? Régulateur du calcium ou du potassium ? Précurseur ou déchet métabolique ? Percival (1968) affirme que les carraghénanes servent à maintenir la « force flexible » du plant. Pour Fuller (1972), selon cette hypothèse, on devrait constater une teneur en carraghénanes plus forte dans les plants vivant en zones exposées. Or, ce n'est pas le cas. Au contraire, le taux de polymères est plus élevé dans les zones calmes. On a suggéré également que les propriétés hydroscolopiques des carraghénanes permettraient à *Chondrus crispus* et aux carraghénophytes qui émergent à marée basse de résister à la dessiccation. Dans ce cas, plus on irait vers la laisse de haute mer, plus la teneur en polysaccharides devrait augmenter. C'est également le contraire : les populations littorales ont une teneur en carraghénanes plus faibles que celles sublittorales.

Il semble bien admis actuellement, depuis les travaux de Christiaen (1986) sur l'agar de *Gracilaria verrucosa*, que tous les phycocolloïdes jouent un rôle fondamental sur le métabolisme de la cellule algale qui régit à travers eux ses relations plus ou moins ouvertes avec le milieu extérieur ; nous reviendrons sur ce point lors de l'analyse de la phycoculture des *Gracilaria*. La synthèse des carraghénanes a été étudiée

par Mac Candless et Richter (1971) au moyen de carbone 14 apporté dans le milieu nutritif sous forme de $\text{NaH } ^{14}\text{CO}_3$ gardé à 4 °C dans un bain de glace sous $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et une photopériode de 12 h. L'incorporation est beaucoup plus rapide dans le lambda carraghénane que dans le type kappa. A 24 h d'intervalle, la radioactivité du lambda carraghénane est dix fois plus forte que celle du kappa ; les deux courbes qui en matérialisent la croissance diffèrent à tel point qu'on en vient à conclure que l'un ne provient pas de la même voie de synthèse que l'autre.

EXTRACTION

L'extraction est le plus souvent réalisée à partir d'algues sèches, arrivant par bateau en balles de 80 à 100 kg. Depuis 1975, la France traite, à l'état frais, les *Chondrus crispus* récoltés sur ses rivages. Avant toute opération, il est nécessaire d'effectuer un prélèvement pour déterminer à quel type d'algue on a affaire. On évalue ainsi le taux d'humidité, la teneur en sable, en sels, en épiphytes, la teneur en carraghénane et la qualité de l'extrait. Ces éléments permettent de préciser le processus d'extraction le mieux adapté. Pour plus de sécurité, on effectue un essai sur 100 à 200 kg d'algue dans une « usine pilote » représentant le « dixième » ou le « vingtième » de la capacité de l'usine réelle.

EXTRACTION CLASSIQUE

Épuration de la matière première

L'algue, surtout l'algue séchée depuis longtemps, est mise à tremper et est agitée de façon à la débarrasser du sable, des coquillages, des restes de lien (dans le cas d'algues de culture), des poissons morts et autres salissures. Pendant cette opération, il pourrait y avoir dissolution d'une partie des carraghénanes qui partiraient avec les eaux de lavage. On évite cette perte en utilisant une solution de chlorure de calcium qui piège le kappa, le iota et le bêta carraghénane sous une forme insoluble. Après un lavage, la décoloration peut être réalisée si nécessaire avec de l'hypochlorite de sodium que l'on éliminera avec un léger excédent d'hydrogénosulfite de sodium.

Extraction de la solution de carraghénanes

L'algue est alors immergée dans une solution alcaline Ca(OH)_2 ou NaOH 0,1 N à raison de 100 l par kg sec, et maintenue à 90-95 °C. La matière végétale se désagrège progressivement sous la pression d'un marteau pilon écrasant en continu

EXTRACTION DES CARRAGHÉNANES

(CLASSIQUE)

→ Préparation de l'algue

- Trempage dans un bain de CaCl_2 à 2%
- Lavage

→ Extraction de la solution de Carraghénanes

- Bain alcalin : NaOH à 0,1 N ; 90-95°C ; 3 à 4 h, broyage
- Filtration sous pression à chaud avec terre de diatomées



Jus contenant 1 % de carraghénanes

- Concentration par évaporation sous vide



Jus contenant 4 % de carraghénanes

→ Obtention des carraghénanes

- Précipitation dans l'alcool isopropylique
- Séparation sur écran-filtre
- Lavage à l'alcool
- Décoloration à l'hypochlorite de sodium et neutralisation de l'hypochlorite
- Séchage sous vide à froid
- Broyage en poudre

le courant de magma injecté à sa base, pendant 3 à 4 h. D'ordinaire, on ajoute une faible quantité de phosphate soluble, environ 1 kg pour 10 000 l, afin d'augmenter le rendement en carraghénanes. Le traitement alcalin a pour effet de gonfler l'algue, de la ramollir pour qu'elle se désagrège et de transformer les monomères α -D-galactopyranose-6-sulfate en unités hydrophobes 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose, ce qui élève la force de gel et la réactivité des carraghénanes vis-à-vis du lait.

Le lambda carraghénane se dissout à basse température (15-20 °C) ; le kappa et le iota entre 60 et 95 °C ; au-dessus, on pourrait avoir, pour certaines algues, des dissolutions d'autres polysaccharides tels que l'amidon floridéen. Pendant toute cette phase, on vérifie fréquemment le pH pour intervenir immédiatement si la base était neutralisée par les ions OSO_3^- des phycocolloïdes, afin que le milieu ne devienne pas acide. Si les carraghénanes ne sont pas trop dégradés par la chaleur en milieu basique, ils la supporteraient mal en milieu acide et se dépolymériseraient fortement. On considère que l'opération est terminée lorsque, après 3 à 4 h, on aboutit à une bouillie liquide dans laquelle on n'arrive pas à déceler de parcelles à l'œil nu.

Isolement de la solution de carraghénanes

Il est très difficile de séparer la solution de carraghénanes des particules solides réduites à une taille infime. On procède à une filtration sous pression à chaud dans un grand cylindre contenant des sacs de toile à mailles très fines à travers lesquelles le jus est poussé et s'écoule vers l'extérieur. Préalablement, on ajoute de la terre de diatomées au magma visqueux, ce qui permet de fabriquer un « gâteau » assurant une bonne filtration.

Isolement des carraghénanes

Le jus obtenu contient 1 à 2 % de carraghénanes. Le problème consiste donc à séparer 1 à 2 g de carraghénanes de 98 g d'eau. Certains producteurs réduisent la quantité d'eau par évaporation partielle en faisant passer la solution sur des cylindres chauffés, jusqu'à une concentration de 4 % de carraghénanes. Il s'en suit généralement une baisse de qualité.

Dans la majorité des cas, la solution de carraghénanes est versée dans un bassin d'alcool isopropylique que brasse une grande hélice. Les carraghénanes précipitent sous forme d'amas fibreux gris ou blanchâtres. L'alcool isopropylique et les coagulums formés sont projetés par une pompe sur un tamis vibrant, qui laisse passer l'alcool mais retient les amas. Ceux-ci sont repris par une série de lavages à l'alcool. A ce stade, la chaîne polysaccharidique est extrêmement fragile. Tandis que certains producteurs font subir au coagulum une centrifugation dans uneessoreuse à paniers, d'autres, pour une meilleure qualité, déshydratent la pâte de carraghénanes sous vide à basse température (entre 0 et 5 °C) ou sous l'action de microondes. L'alcool utilisé dans chacune des opérations est récupéré et envoyé dans une colonne à distillation pour l'obtenir à nouveau pur. On en perd en fait 10 à 15 % à chaque cycle d'utilisation. L'amas fibreux de carraghénanes secs, ainsi obtenu, est moulu en particules

de 80 à 270 μm , mis en sachet et soumis à un contrôle qui testera sa composition ainsi que ses propriétés fonctionnelles : humidité, pureté, viscosité, force de gel.

CAS PARTICULIER : L'EXTRACTION CONCERNANT LES CARRAGHÉNOPHYTES À KAPPA PUR OU TRÈS DOMINANT

Le procédé spécial n'est intéressant que si l'on envisage d'utiliser le colloïde par la suite sous forme de kappa carraghénane de potassium. On se base sur la propriété du kappa carraghénane à donner avec le potassium des gels durs sujets à la synérèse.

Le jus d'extraction contenant le kappa carraghénane reçoit une concentration de chlorure de potassium à 0,1 N. Il se forme un gel dont on accélère la synérèse par pression. On le soumet ensuite à une congélation suivie d'une décongélation, ce qui abaisse considérablement la teneur en eau. L'étape suivante consiste en un lavage à l'alcool isopropylique puis à une déshydratation sous vide entre 0 et 5 °C. La poudre obtenue est donc du carraghénane de potassium qu'il est difficile de transformer en sels de sodium ou autres sels. Si l'on ne souhaite pas employer le kappa carraghénane sous forme de sel de potassium, on a donc intérêt à choisir le procédé d'extraction classique.

EXTRACTION DE FURCELLARANE

Furcellaria fastigiata est un carraghénophyte aux tissus compacts. Les produits chimiques ont beaucoup de difficultés à le pénétrer, surtout s'il a été séché. L'algue est donc d'abord traitée à froid dans une solution alcaline où elle séjourne pendant une à deux semaines. Cette phase de traitement réhydrate les tissus, dissout les protéines, les pigments et un certain nombre de sels. Elle provoque surtout la transformation de radicaux hydrophiles $\text{CH}_2\text{OSO}_3^-$ en radicaux hydrophobes $\text{CH}_2 - \text{O}$, c'est-à-dire le passage du α -D-galactopyranose-6-sulfate en 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose. Après un rinçage, la matière végétale, qui a acquis une couleur verte, est plongée dans un bain de soude à 90 °C pendant 3 à 4 h, tandis qu'un broyeur à marteau la dilacère. On applique ensuite les étapes de l'extraction classique : précipitation à l'alcool isopropylique, récupération et lavage du coagulum à l'alcool, séchage sous vide entre 0 et 5 °C.

Le furcellarane donnant avec le potassium des gels à synérèse, on peut, comme dans le cas du kappa carraghénane, utiliser cette propriété pour éliminer l'eau. Mais, là aussi, en fin d'extraction, on obtiendra du furcellarane de potassium, difficile à convertir en un autre furcellarane, d'autant plus qu'il gardera un excédent de 10 à 15 % de chlorure de potassium.

CARRAGHÉNANE SEMI-RAFFINÉ (AMC, ACF)

Le principe permettant la production de carraghénane semi-raffiné est le suivant : le kappa carraghénane d'*Eucheuma cottonii* ne se dissout pas dans l'eau chaude (60 °C) si la concentration en potassium ou en calcium est telle qu'elle permet, à cette température, la formation d'un gel dans les tissus même de l'algue. Dans la pratique, on fait subir à l'algue une cuisson à 60-70 °C dans une solution de potasse à 8,5 %. On la rince ensuite 5 à 6 fois dans l'eau froide pour réduire l'alcalinité ; le produit obtenu est séché et broyé en poudre.

Le but n'est pas d'extraire le carraghénane, mais de donner naissance à un composé ayant approximativement les propriétés du kappa carraghénane. Commercialement, on le désigne sous les initiales A.M.C. (Alcaline Modified Carraghenans) ou A.C.F. (Alcaline Carraghenan Floor). La réaction qui a lieu à l'intérieur de l'algue, en élevant le taux de 3,6 anhydro- α -D-galactopyranose, accroît la force de gel. Le procédé a l'avantage de nécessiter peu d'énergie et d'eau. Le carraghénane semi-raffiné est utilisé principalement dans la composition d'aliments pour animaux.

BÊTA CARRAGHÉNANE

On extrait le bêta carraghénane en Chine à partir d'*Eucheuma gelatinae*. Le produit a un comportement voisin des furcellaranes. On utilise une méthode artisanale qui est en tout point comparable à celle employée pour extraire en Extrême-Orient l'agar de *Gracilaria verrucosa*. L'algue est traitée avec une solution de potasse. On obtient un jus qui gélifie. Le gel est déshydraté par synérèse suivie de congélation et décongélation, puis exposition au soleil (voir les agars Chap. VII).

CARACTÉRISTIQUES DE L'USINE

La plupart des opérations nécessitent de l'eau, se font à chaud et se terminent par une filtration. L'usine devra donc disposer :

- d'une source d'eau importante de bonne qualité, c'est-à-dire peu turbide,
- d'une source d'énergie abondante, mais la moins coûteuse possible ; c'est la raison pour laquelle l'usine d'extraction française s'est installée à proximité d'une tourbière qui l'alimente en combustible : d'où un coût de production réduit et une bonne compétitivité sur le marché mondial,
- d'une source de produits filtrants : terre de diatomées ou roches volcaniques micro-broyées,
- d'un système d'épuration efficace car les eaux d'évacuation contiennent des traces d'isopropanol, une quantité relativement importantes de carraghénanes (10 % du

poids de carraghénanes produits) et des substances dissoutes caractérisées par une forte demande en oxygène.

Une usine ne peut être rentable que si elle produit au moins 500 t de carraghénanes par an, ce qui correspond au traitement de 1 400 à 2 100 t d'algues sèches, c'est-à-dire à une récolte de sécurité de 2 700 t. L'investissement pour l'installation des équipements de base se situe autour de 31 millions de francs.

PROPRIÉTÉS DES CARRAGHÉNANES

La réactivité des carraghénanes est liée à l'abondance des groupements esters sulfuriques (24 %), et à la présence des 3, 6 anhydro- α -D-galactopyranose. Le produit natif, la carraghénine, est très instable : il se dépolymérise rapidement. Ainsi n'est-il utilisable que sous forme de sel de sodium, calcium et potassium, ou d'une mixture des trois. Selon le cation, selon l'association des cations, selon la configuration et la longueur de la chaîne polysaccharidique, on observera des propriétés différentes.

EN SOLUTION DANS L'EAU

En solution dans l'eau, le lambda carraghénane élève la viscosité, mais ne provoque pas de gélification quel que soit le cation qui le constitue. Par contre, le kappa carraghénane et le iota carraghénane en présence du potassium ou du calcium, une fois que la solution a été chauffée pour assurer une meilleure dissolution, produisent un gel au refroidissement ; mais, à chaud, ils restent des épaississants.

Pouvoir épaississant – Le pouvoir épaississant est dû à la structure macromoléculaire linéaire non ramifiée : étant chargées négativement et de même signe, les chaînes se repoussent les unes les autres de sorte qu'elles restent le plus étendues possible. En outre, les groupes hydrophiles tendent à retenir les molécules d'eau. La longueur de la chaîne qui gêne le déplacement des molécules d'eau et les groupes hydrophiles qui retiennent ces dernières, provoquent un ralentissement du mouvement, ce qui se traduit par une viscosité.

La viscosité augmente avec la concentration de façon exponentielle : plus il y a de chaînes influençant le déplacement de l'eau, plus la résistance au flot naturel est élevée. Elle diminue avec la température : le mouvement brownien, en augmentant, donne un surcroît de mobilité aux molécules d'eau : la viscosité diminue donc de façon exponentielle. Cette évolution est réversible à condition que le pH soit au voisinage du point de stabilité (pH 9) car, si on prolonge le chauffage à des pH

plus bas ou plus hauts, ou si la température dépasse 110 °C, le colloïde se dépolymérise et perd définitivement ses propriétés originelles.

La viscosité varie selon le type de carraghénane ; plus celui-ci aura de groupements esters sulfuriques, plus la chaîne polysaccharidique retiendra de molécules d'eau et freinera le mouvement.

Elle dépend du poids moléculaire, c'est-à-dire du nombre de séquences constituant la chaîne. Plus le nombre est élevé, plus les molécules d'eau ont des difficultés à se déplacer. Pour une concentration donnée de carraghénane définie par deux constantes K et a, la viscosité N s'établit par la formule suivante :

$$N = K M^a$$

a caractérise le carraghénane ;

M étant son poids moléculaire ;

K dépend de son degré de polymérisation.

La viscosité est aussi influencée par les substances dissoutes. Les cations, en neutralisant les esters sulfuriques, réduisent la répulsion entre les chaînes et, par conséquent, atténuent les tensions à l'intérieur de la solution. En outre, les radicaux hydrophiles étant inhibés, la rétention des molécules d'eau autour des chaînes s'estompe : la viscosité diminue. Le calcium avec ses deux charges positives l'abaisse plus fortement que les cations potassium et sodium pourvus chacun d'une seule charge. Pour le calcium et le potassium, à forte concentration, lorsque la température baisse, la viscosité augmente fortement à mesure qu'on se rapproche de la température de gélification.

La valeur de la viscosité se mesure conventionnellement à 75 °C, à la concentration 1,5 %. Elle peut être comprise entre 5 mPa s⁻¹ et 800 mPa s⁻¹. En-dessous de 100 mPa s⁻¹, la solution a un comportement de liquide newtonien. Au-dessus de 100 mPa s⁻¹, apparaissent des forces de cisaillement dont il faut tenir compte pour calculer la viscosité réelle. En général, pour épaissir une solution, on fait appel au lambda carraghénane de sodium ou de potassium, ou encore à un mélange des deux.

Pouvoir gélifiant – Dissous dans de l'eau portée à 60°-70 °C, le kappa carraghénane, le iota carraghénane et le furcellarane, en présence de calcium ou de potassium, forment des gels lorsque la solution se refroidit. Cette propriété est liée, comme dans le cas de l'agar, à la présence du 3, 6 anhydro- α -D-galactopyranose hydrophobe.

Théorie de la gélification. Les carraghénanes kappa et iota ont tendance, de par la position successive de leurs monomères, à s'inscrire dans l'espace en une hélice, plus ou moins lâche. Cette hélice se contracte lorsque la chaîne contient un plus grand nombre de 3, 6 anhydro- α -D-galactopyranose.

Tant que la température provoque un mouvement brownien intense, les chocs reçus par les chaînes les empêchent de se rapprocher. Mais, dès que ces chocs deviennent moins nombreux et moins puissants, elles tendent à se grouper par deux, les pôles hydrophobes tournés vers l'intérieur, et à éliminer l'eau entre elles. Mais, les gros groupements esters sulfuriques, hydrophiles, interviennent de deux façons, ceux à l'extérieur du groupement tendant à tirer la chaîne vers l'eau, ceux à l'intérieur,

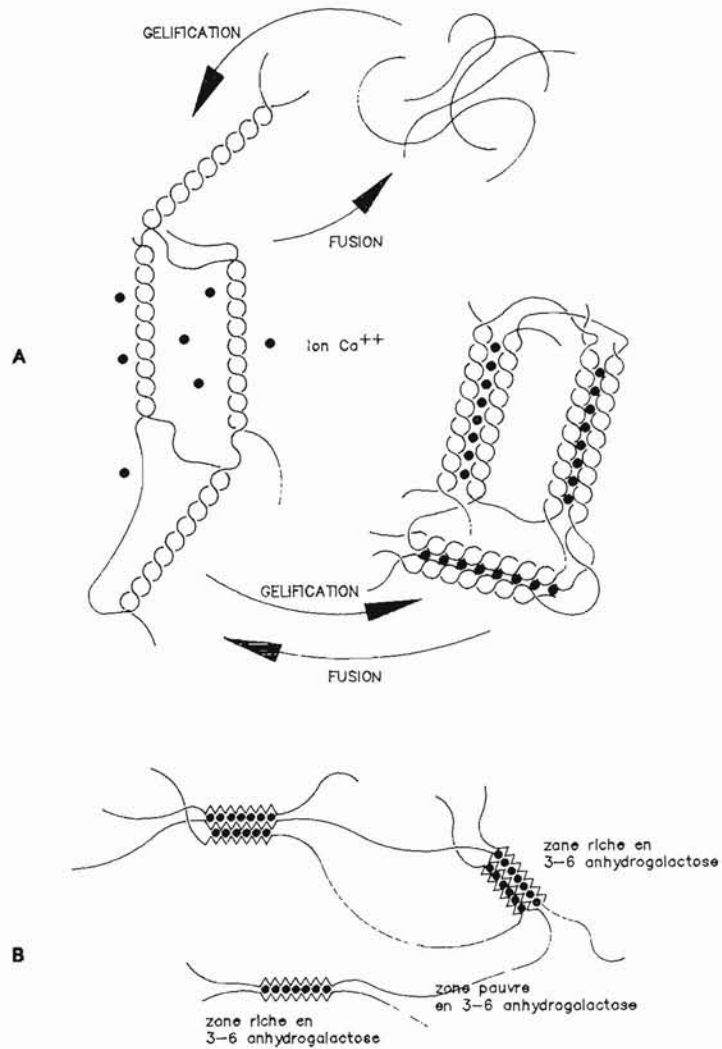


Figure 51 : La gélification chez les carraghénanes

A : d'après Rees (1963), lorsque la température baisse, les chaînes moléculaires se regroupent par paire et les paires s'associent par deux en chélatant entre elles des ions calcium ; vice-versa lorsque la température s'élève.

B : selon Paoletti *et al.* (1984), au moment de la gélification, les chaînes se placeraient de telle sorte que les zones riches en radicaux hydrophobes soient disposées face à face en « egg-box ».

par leur taille, limitant le rapprochement des deux chaînes (Figure 51 A,B). Ainsi, la distance entre les deux chaînes reste trop importante pour qu'il se crée des liens spontanés qui immobiliseraient tout le système. Pour qu'il y ait gélification, il faut que des ponts relient les chaînes entre elles : c'est le rôle des cations Ca^{++} ou K^+ . En effet, si, par une résine échangeuse d'ions, on élimine Ca^{++} et K^+ , il n'y a pas

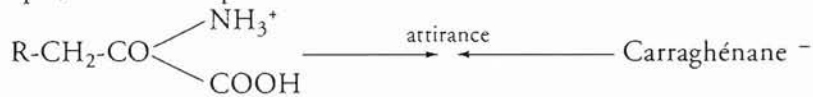
gélification bien que la température soit correcte et les chaînes groupées par deux. On en arrive ainsi à l'hypothèse de configuration (Figure 51A) proposée par Rees (1963).

Cependant, l'hydrolyse du carraghénane révèle qu'il y a des zones qui se détachent facilement tandis que d'autres résistent. Cette observation pousse à penser à une structure du type alginate : le pas a été franchi par Paoletti, Smidsröd et Grasdalen (1984). La longue chaîne de carraghénanes aurait des zones à spires lâches et d'autres à spires plus serrées, car riches en ponts hydrophobes $\text{CH}_2\text{-O-C}$ (Figure 51B). Les zones à spires serrées de deux chaînes se placeraient face à face, comme l'indique l'hypothèse de Rees, et donneraient naissance à une sorte de « Egg box », dans les « alvéoles » de laquelle les cations se logeraient. Le cation Na^+ , étant trop petit par rapport au volume de « l'alvéole », ne serait pas suffisant pour créer une liaison solide entre les chaînes. Par contre, le cation Ca^{++} et le cation K^+ , plus gros, y parviendraient.

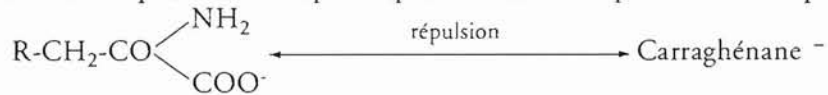
Caractère du gel. Le iota carraghénane donne un gel doux et élastique, en raison de sa teneur en ions OSO_3^- . Par contre, le kappa carraghénane et le furcellarane conduisent à des gels durs avec synérèse. La rigidité peut être atténuée par l'adjonction de galactomannane (guar). On pense que ce dernier neutralise quelques radicaux hydrophobes.

ASSOCIATION AVEC LES PROTÉINES

Qu'ils soient gélifiants ou non, les carraghénanes réagissent avec les protéines. La liaison s'établit entre les esters sulfuriques OSO_3^- du carraghénane et les groupes NH_3^+ de la protéine, à condition que la protéine soit en-dessous de son pH isoélectrique, c'est-à-dire positive.



En faisant varier le pH, on pourra, soit provoquer le complexe (pH sous le point isoélectrique), soit le séparer (pH au-dessus du point isoélectrique).

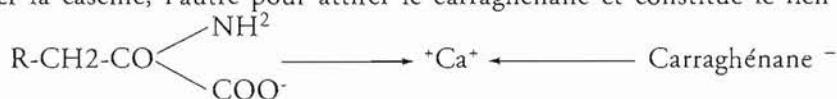


Les réactions carraghénane-plasma et carraghénane-pepsine sont à relier à cette propriété.

MÉLANGE AU LAIT

La réaction carraghénane-protéine semble trouver son application lorsque le carraghénane est ajouté au lait, puisqu'il se produit une gélification qu'on pourrait at-

tribuer à une simple réaction carraghénane-protéine du lait (c'est-à-dire caséine). Le phénomène est plus complexe, puisqu'il s'effectue quel que soit le pH, même si ce dernier se situe au-dessus du point isoélectrique de la caséine, alors que la caséine est négative. Le fait qu'en supprimant le calcium, on élimine la réaction lorsque le pH est plus élevé que le point isoélectrique, prouve que le cation a un rôle capital dans la réaction. Les explications sur ce point divergent. Certains pensent que, lorsque la caséine est négative, le calcium, avec ses deux charges positives, utilise l'une pour attirer la caséine, l'autre pour attirer le carraghénane et constitue le lien entre eux ;



Pour d'autres, la caséine, bien que négative, trouverait des groupes localement positifs sur le carraghénane et pourrait s'y fixer, le calcium ne servant qu'à former le gel avec le carraghénane restant libre. Le fait que le lambda carraghénane constitue aussi un gel par refroidissement d'une solution de lait chaud (il suffit de 0,2 %), quel que soit le pH, conforte la première hypothèse. La réaction de gélification nécessite la présence de calcium ou de potassium ; la diminution du taux de Ca^{++} ou de K^+ entraîne une réduction de la force de gel. Leur suppression empêche la gélification. Réciproquement, une élévation de la teneur en calcium ou en potassium accroît la force de gel.

La présence de lipides influence aussi la formation de gel, notamment dans le lait, par deux actions contradictoires. D'une part, le pouvoir de dispersion des graisses tempère la liaison carraghénane-calcium-caséine. D'autre part, lorsque le système a une forte teneur en graisses, les phospholipides s'unissent, grâce à leurs radicaux aminoacides positifs, aux esters sulfuriques du carraghénane ; ils compensent ainsi l'action de dispersion précédente. On peut expliquer, dès lors, pourquoi on ne peut utiliser le kappa carraghénane, très gélifiant dans des laits allégés en matières grasses. Dans ce type de lait, le kappa carraghénane provoque la séparation du lait, avec apparition du « petit lait » en surface. Ceci résulte du fait que la réaction de dispersion a lieu tandis que la formation de complexes phospholipides-carraghénane ne peut s'effectuer en raison de la faible concentration en phospholipides. Pour éviter la formation de « petit lait », on préférera un kappa carraghénane tel que celui extrait d'*Eucheuma cottonii*, moins riche en ponts hydrophobes et plus riche en radicaux hydrophiles que le kappa carraghénane typique (*Chondrus crispus*). La liaison phospholipides-carraghénane permet de comprendre aussi pourquoi l'addition d'une très faible dose de carraghénanes ($50 \mu\text{g g}^{-1}$) au lait permet d'éviter la séparation des graisses dans les laits déshydratés.

MÉLANGES ACIDES

A haute température et à pH bas, les carraghénanes se dépolymérisent et perdent toutes leurs propriétés.

On ne peut les utiliser dans un système acide que si la température de chauffage n'est pas appliquée trop longtemps. La dégradation est généralement plus forte, pour des conditions de température et d'acidité identiques, lorsque le carraghénane se trouve sous forme de solution. Dans le cas où on envisage une situation agressive, on évitera le maximum de dépolymérisation en faisant en sorte que le carraghénane soit sous forme de gel à la température de traitement. Pour cela, on utilisera une concentration élevée en carraghénane de calcium ou de potassium.

INNOCUITÉ

Le carraghénane commercial doit avoir moins de 12 % d'humidité après dessiccation à 105 °C pendant 4 heures. Sa teneur en esters sulfuriques se situe entre 15 et 40 % et on tolère un reliquat de 1 % d'isopropanol, de méthanol et d'éthanol. La viscosité ne doit pas être inférieure à 5 mPa s⁻¹.

En 1960, l'expérimentation a démontré que le carraghénane dégradé inhibait l'ulcération chez le cobaye, d'où l'utilisation de ce produit comme remède pour l'homme. En 1970, des entreprises vendant des colloïdes concurrents des carraghénanes ont fait remarquer le contraire : ce type de carraghénane serait responsable de colique hémorragique chez le cobaye. En fait, l'action hémorragique n'a pu être reproduite sur d'autres animaux d'expérience comme les rats et les souris. Les essais effectués sur des singes Rhésus avec des produits dégradés et des produits non dégradés ont démontré que seuls les premiers avaient un effet nuisible. Différentes études réalisées par l'« Eppley Institute » pour la recherche sur le cancer ont permis d'affirmer que les carraghénanes n'étaient ni cancérigènes ni tératogènes.

UTILISATION DES CARRAGHÉNANES (CODE COMMERCIAL E 407)

Du fait de leur réactivité spécifique avec le lait par laquelle les carraghénanes donnent un gel doux, agréable aux papilles, 52 % des applications concernent l'industrie laitière, c'est-à-dire le lait et la plupart de ses dérivés actuels. Leur stabilité a permis de faire entrer les dérivés du lait dans la grande distribution et la production industrielle de desserts en tous genres. Le fait d'avoir la possibilité de créer des desserts, des glaces, des gâteaux et des flans de bonne tenue sans devoir faire appel à de la farine et à des œufs a conduit à la création d'une alimentation plus légère que celle utilisée 20 ou 30 ans auparavant, permettant ainsi une consommation plus fréquente.

L'utilisation du iota carraghénane dans les desserts offre l'avantage de produire des gels à la structure comparable à celle des gels de gélatine. Mais, leur point de

fusion est plus haut : aussi peuvent-ils être utilisés sous les climats tropicaux où l'on ne dispose pas toujours de réfrigérateur. De plus, contrairement à la gélatine qui fond en eau dans la bouche, ils gardent une consistance douce au palais. Enfin, leur structure ne varie pas à la longue, tandis que la gélatine tend à s'amollir.

Tels quels, les kappa carraghénanes et le furcellarane donnent des gels durs, cassants, du type agar, désagréables aux papilles. Mais il est possible de les améliorer en y incluant de la farine de graine de guar. Ils forment alors des gels plus souples à aspect brillant. Pour cette utilisation, le colloïde obtenu à partir du guar doit être clarifié.

La liste des utilisations dans la production des dérivés du lait est longue. Chaque producteur a ses propres « carraghénanes » obtenus par des mélanges tenus secrets : il ne donne jamais ses « recettes », mais garantit la parfaite tenue et constance du produit proposé. Les domaines d'application concernent : la synthèse de divers laits épaissis, concentrés, chocolatés, aromatisés, les crèmes épaissies, fouettées, de longue conservation, les flans à préparer à froid ou à chaud, les mousses ménagères, les laits gélifiés, les flans longue conservation, les desserts liégeois, les yaourts gélifiés et desserts acides, les glaces industrielles, les sorbets.

A ces utilisations, liées au lait, il faut ajouter : les gels à l'eau intervenant dans la formation des couches de couverture ou dans la préparation de boissons en poudre, les emplois pour la formation de produits restructurés : fruits, légumes, viandes, saucisses (où ils remplacent avantageusement les lipides), poissons, crustacés, la création de produits pour l'alimentation infantile, les sauces émulsionnées à consommer à froid ou à chaud, les soupes et les potages, les préparations à base de fruits : bonbons, confitures, marmelades, les pâtes à tartiner, les boissons fruitées, les nectars.

Parmi les autres débouchés, on note : la stabilisation des dentifrices auxquels les carraghénanes donnent la structure et préservent la séparation des différents constituants. Dans ce domaine, ils sont directement en compétition avec la carboxyméthyle cellulose. Mais, on les préfère généralement car ils ont l'avantage de résister aux enzymes qui attaquent les colloïdes cellulosiques. La confection des plats pour l'alimentation animale constitue une autre voie non négligeable. En fait, on n'utilise plus pour ce domaine que les carraghénanes semi raffinés (*Eucheuma cottonii*) qui sont donc sur ce plan en compétition avec les alginates gélifiants.

L'emploi des carraghénanes pour l'impression de tissus a décliné dès 1970. On leur a préféré les alginates, sauf en ce qui concerne, au Japon, la coloration artisanale de la soie. De même, pour épaissir les peintures (à partir de peintures à l'eau), la carboxyméthyle cellulose et l'alginate de potassium ont évincé les carraghénanes. Par contre, ces derniers se sont imposés à partir de 1975 dans le domaine des gels désodorisants, marché qui ne cesse de progresser.

On peut considérer actuellement que l'alimentation représente 78 % des applications, dont

- 52 % pour les dérivés du lait,
- 16 % pour les gels à l'eau,
- 10 % pour les divers (produits reconstitués, sauces,...).

Les 12 % restant concernent les désodorisants, les plats d'animaux, l'impression de la soie, le dentifrice, l'utilisation en pharmacie et en cosmétique pour les crèmes

nécessitant un gel très doux (iota carraghénane) et pour la constitution de médicaments guérissant les ulcères gastriques (carraghénane de sodium).

Cette dernière propriété mérite une explication ; elle découle de la réaction carraghénane-protéine. La difficulté de cicatrisation des ulcères gastriques provient du fait que, une fois la paroi de l'estomac lésée, la pepsine, enzyme gastrique qui a pour rôle d'hydrolyser les protéines, s'attaque aussi à celles qui constituent la paroi ; ceci est aggravé par l'acidité du suc gastrique. L'absorption de carraghénane de sodium déclenche deux actions :

- La réaction carraghénane-pepsine (qui est à ce pH une protéine positive) conduit à une neutralisation de l'enzyme par encapuchonnement : ceci n'est efficace que lorsqu'on a affaire à des carraghénanes très polymérisés : les expériences ont montré que l'hydrolyse du colloïde libère le pouvoir protéolytique de la pepsine.

- Une réduction de l'acidité gastrique par le sodium.

Il est à signaler qu'on a récemment mis en évidence une nette action antivirale des extraits de carraghénanes. Après avoir séparé les différents types par chromatographie liquide à haute température et à haute pression sur colonne PL5 échangeuse d'ions à groupements positifs, Bourgounon (1991, *com. pers.*) démontre que le iota carraghénane et le lambda carraghénane appliqués à faibles concentrations provoquent une stimulation lymphocytaire capable d'inhiber à 80 % pour le premier, à 100 % pour le second le développement des virus de l'herpès. Kappa et mu carraghénanes n'ont pas, par contre, d'effets significatifs. Des études sont entreprises pour déterminer l'action sur le virus du SIDA.

Le furcellarane n'est pratiquement pas utilisé dans l'industrie alimentaire ; extrait le plus souvent sous forme de sel de potassium, il a un goût fortement salé. Il intervient donc souvent comme agent désintégrant dans les comprimés, émulsifiant dans les fabrications pharmaceutiques, gélifiant dans les désodorisants.

MARCHÉ

Le marché mondial des carraghénanes est fondé sur les trois types, kappa, lambda et iota. A partir de ceux-ci, par mélange entre eux et mélange à d'autres colloïdes ou produits (saccharose, glucose, guar, caroube, pectine, alginates, agar, etc), on est parvenu à créer plus de 200 variétés dont chacune peut être modifiée pour être adaptée à une demande précise.

La production mondiale se situe autour de 12 300 tonnes. Après une progression spectaculaire entre 1975 et 1984, elle s'accroît actuellement plus modérément. Entre 1975 et 1980, les fournisseurs ont été surpris par la brusque augmentation de la quantité de matière première liée au développement de la culture des *Eucheuma* aux Philippines. La production étant alors devenue supérieure à la demande, le prix des algues a chuté et le marché s'est trouvé déstabilisé. La situation a évolué rapi-

dement du fait que de nouvelles applications pour ces colloïdes ont été découvertes. De 1 200 utilisations, on est passé en deux ans à 4 200.

Le marché s'est donc affermi avec une demande supérieure à la production, ce qui pousse à rechercher de nouvelles zones où pourraient être implantées de nouvelles cultures de carraghénophytes et à mettre au point de nouvelles techniques de production en bassin. Après les soubresauts de ces dix dernières années, la demande devrait progresser moins vite qu'entre 1970 et 1985, mais régulièrement, de 4 à 5 % par an. Près de la moitié des carraghénanes extraits est utilisée en Europe (45 %), alors que l'Amérique du Nord en consomme 23 %, l'Amérique du Sud 12 % et l'Asie, notamment le Japon, 20 %. Ce dernier a décidé en 1991 de construire ses propres usines pour extraire ses propres carraghénanes, ce qui devrait modifier à moyen terme les structures du marché.

CHAPITRE V

LA CULTURE DES *EUCHEUMA*

Stimulée par une demande croissante, l'industrie des carraghénanes utilise au maximum tous les peuplements de carraghénophytes exploitables. En 1965, elle s'intéresse à la production de l'Indonésie : 850 tonnes d'une petite algue rouge, appelée « canot-canot », sorte de buisson vert-jaune à la périphérie, rouge à cœur, qui pousse sur les cornes d'*Acropora* morts, à l'arrière de la barrière corallienne; il s'agit en fait de l'espèce *Eucheuma cottonii* (C. Agardh) J. Agardh.

Le prix proposé aux récoltants conduisit à une surexploitation puis à une disparition des peuplements existant dans ce pays. L'Indonésie ne put fournir que 400 t en 1969, 200 t en 1970, 50 t en 1971, à peine 10 t en 1972. Un certain nombre d'initiatives furent alors prises pour compenser cette chute.

La firme française CECA (actuellement dénommée Sanofi Bio Industries) tenta de trouver en Afrique d'autres sources d'*Eucheuma* et esquissa sans succès quelques essais de bouturage au Mozambique (Folcher, 1972, *com. pers.*, Jacquot, 1976, *com. pers.*).

La compagnie GENU (Danemark) se lança dans un programme de recherches pour essayer de cultiver l'algue rouge *Chondrus crispus* en bassin.

La société « Marine Colloids » (M.C.I) choisit pour sa part d'envoyer en Extrême-Orient une équipe de chercheurs mi-algologues, mi-aventuriers avec pour objectif de définir si les caractéristiques des *Eucheuma* pouvaient en permettre la culture. Les facilités accordées par le pays d'accueil et la disponibilité des espaces propices firent que les Philippines ont été préférées à cette époque à l'Indonésie.

C'est donc dans l'archipel des Sulu que commencèrent les essais sur deux espèces, *E. cottonii* et *E. denticulatum* (Burman) Collins.

Aujourd'hui (décembre 1990), la récolte réalisée par plus de 7600 fermes aquacoles est environ de 55000 t d'*Eucheuma* sec, soit plus de la moitié des carraghénophytes disponibles dans le monde. Il faut multiplier par 8 pour obtenir le poids humide correspondant.

C'est la première production d'algues rouges à destination industrielle qui atteint ce niveau de développement. Aussi, a-t-il paru utile d'analyser à la fois la technique de culture, les éléments biologiques, économiques et politiques qui ont présidé à ce développement et les conséquences tant écologiques que sociales.

On dispose ainsi d'une sorte de modèle à partir duquel il est possible :

– de cerner les conditions à créer en d'autres lieux pour qu'une activité semblable parvienne à y prospérer ;

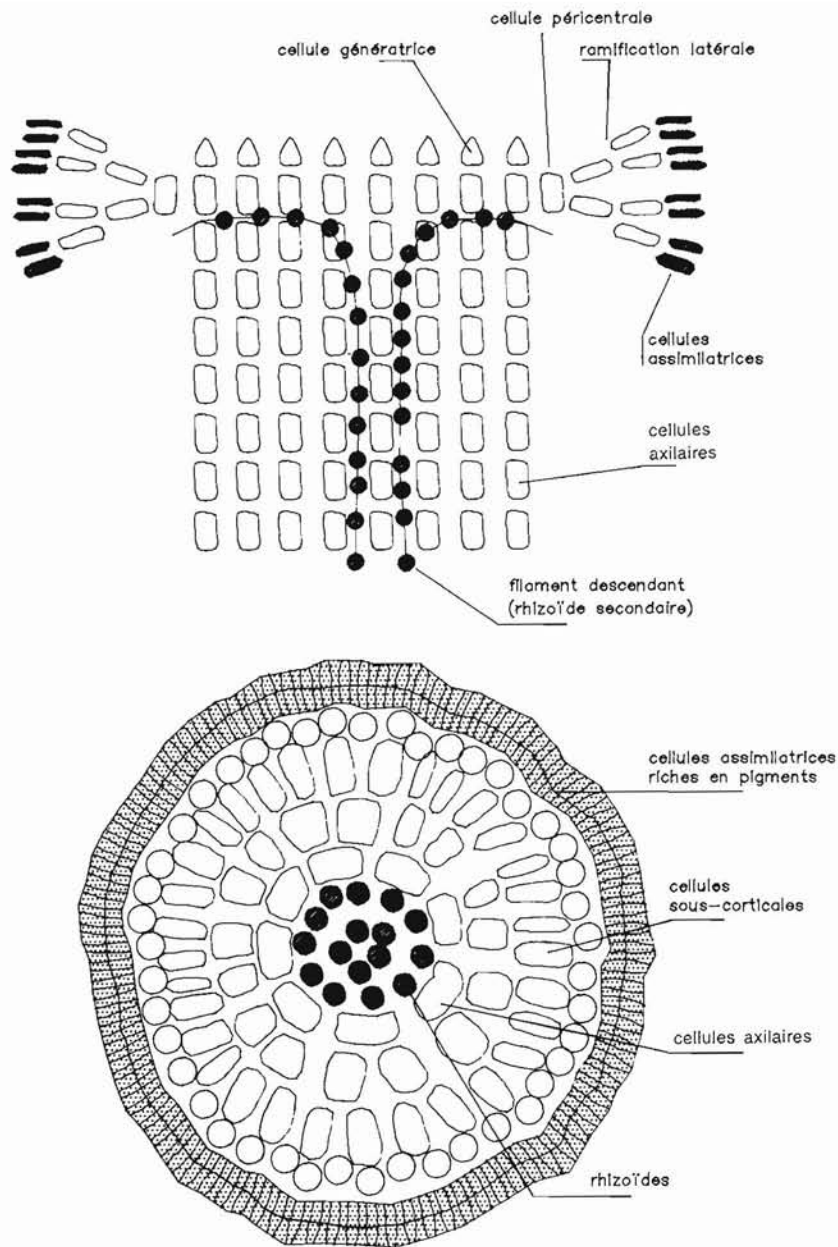


Figure 52 – Structure pluriaxiale du thalle d'*Euclima*.

Lorsque les rhizoïdes secondaires passent entre les axes centraux, la coupe transversale les fait apparaître sous forme d'un groupe de cellules à paroi épaisse occupant le centre de la coupe : il s'agit alors du type *axifera* de Weber van Bosse (1928).

- de prévoir l'impact de celle-ci pour en prévenir les côtés négatifs et amplifier les positifs ;
- de définir les tendances de ce type de culture dans l'avenir et sa position par rapport à la production de *Chondrus crispus* en bassin qui va se développer sur nos côtes.

GENRE *EUCHEUMA*

POSITION SYSTÉMATIQUE ET AIRE DE DISTRIBUTION

Le nom générique d'*Eucheuma* a été créé par J. Agardh (1847) pour le *Fucus denticulatus* de N.L. Burnan (1768). Il s'agit d'un groupe d'une vingtaine d'espèces à fronde cartilagineuse ramifiée, plane ou cylindrique, appartenant :

- au phylum des Rhodophytes,
- à l'embranchement des Rhodophycophytes,
- à la classe des Rhodophycées : ce sont en effet fondamentalement des algues rouges bien que souvent l'exposition au soleil tropical provoque la destruction de la phycoérythrine (pigment rouge) et confère au thalle une teinte pouvant aller du jaune au vert olive ; mais, si la touffe est assez dense, le cœur préserve la couleur rouge originelle ;
- à la sous-classe des Floridéophycées (ou Floridées) par la présence de plasmodesmes, de chromatophores nombreux et discoïdes et par la synthèse de rhodamylon (amidon extraplastidial appelé également amidon floridéen) ;
- à l'ordre des Gigartinales caractérisées par la reproduction sexuée faisant appel à un rameau carpogonial formé de trois cellules et par des cellules auxiliaires portées par des rameaux non spécialisés ;
- à la famille des Solieriacées (reproduction sexuée sans procarpe).

Tous les *Eucheuma* ont une structure pluriaxiale (Figure 52). Le thalle est constitué d'un cylindre central formé par la juxtaposition de files de cellules axiales avec des plasmodesmes. Chaque file dispose à sa partie terminale d'une cellule génératrice (l'« initiale ») dont le rôle est d'assurer la croissance par segmentation basipède.

La cellule axiale se divise vers l'extérieur en une cellule péricentrale d'où se développe par dichotomie une ramification latérale. Cette dernière se termine par des cellules de petite taille qui constituent le cortex. Riches en pigments, ce sont elles qui assurent la photosynthèse.

Chez certaines espèces, la base des ramifications donne naissance à des files de cellules à paroi épaisse et à lumière étroite, descendant vers le crampon par l'intérieur du cylindre central. On les observe parfaitement en coupe transversale (Figure 52). Le rôle de ces filaments est sans doute d'accroître la rigidité de l'ensemble. On observe parfaitement en coupe transversale cette structure centrale renforcée. Weber Van Bosse (1928) a utilisé cette caractéristique pour distinguer les *Eucheuma* « *axifera* » à structure centrale renforcée, des *Eucheuma* « *anaxifera* » qui en sont dépourvus.

Kraft (1969), Gabrielson (1983) et Doty (1985) divisent en outre les « anaxifera » en deux sous-groupes les *Cottoniforma* (rigides) et les *Gelatiforma* (flasques).

Outre Van Bosse (1928) qui a établi une diagnose du genre en se basant sur les échantillons ramenés par l'expédition mondiale du « Siboga », de nombreux auteurs ont décrit des espèces appartenant à ce genre. Citons, Maze et Schramm (1877), Zanefeld (1965), Uphof (1959), Diaz-Peferrer et Lopez (1959), Dixon (1961), Dawes (1967, 1974, 1980), Doty (1977, 1979, 1983, 1985, 1987), Mshigeni (1982, 1984), Mathieson et Dawes (1983), Doty et Norris (1984), Laite et Ricohermoso (1980), Liu (1984), Tseng (1984), Wu *et al.* (1987). Tous se sont heurtés au fait que la nomenclature est rendue difficile par la dispersion du genre et l'existence d'une grande variété morphologique. Barbaroux et Pérez (1984) démontrent sans équivoque, à partir de boutures provenant d'une même touffe, qu'on peut obtenir des plants d'aspect très différent : en plein courant, les boutures se transforment en une « chevelure » aux axes très fins, très ramifiés, très épineux ; en zone calme, elles donnent des thalles massifs à diamètre pouvant atteindre 1 cm, peu ramifiés et presque sans pinnules.

L'étendue de l'aire de répartition (Figure 53), les multiples variations phénotypiques ont eu pour conséquences l'affectation de noms spécifiques différents pour la même espèce, ou l'attribution d'un même nom à des espèces différentes.

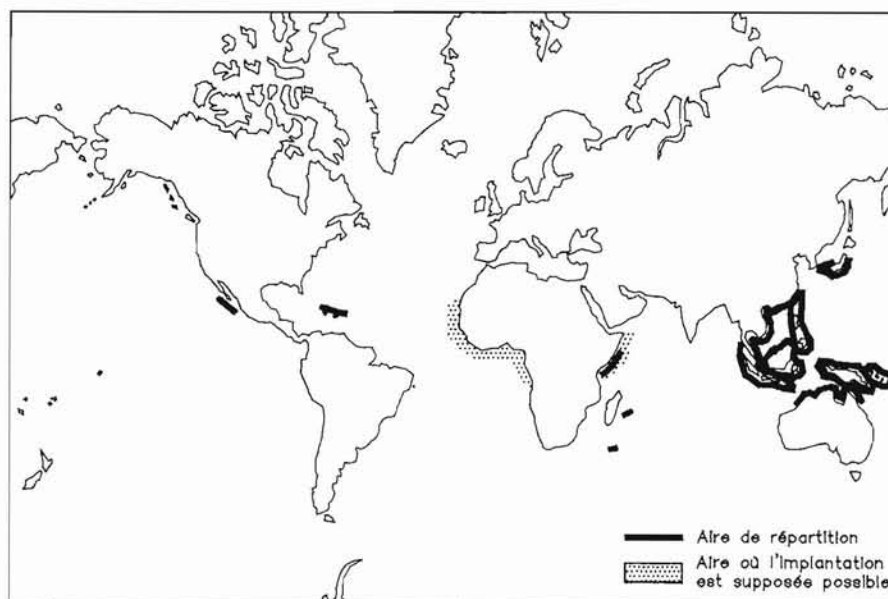


Figure 53 – Répartition mondiale du genre *Eucheuma* (d'après Doty, Neish, Folcher, Perez, Barbaroux)

Des pêcheurs prétendent avoir trouvé des thalles d'*E. denticulatum* en Mer Rouge ; les prospections réalisées par l'Ifremer n'ont pu le confirmer .

Tableau 18 – Les différents *Eucheuma* décrits dans le monde.
(La liste n'est pas exhaustive.)

ESPECES SIGNALEES	LIEUX	PARTICULARITES	NATURE DU CARRAGHENANE
<i>E. Inerme</i>	Zanzibar	Crampon d'où s'élèvent	
<i>E. kenauwenii</i>	Java	de nombreuses branches	
<i>E. gelatinae</i>	Nouvelle-Hollande, Nouvelle-Calédonie, île Maurice, Chine, Inde, Vietnam, Japon	Cystocarpes sous le thalle	Gamma Bêta Kappa
<i>E. speciosum</i>	Nouvelle Hollande, île Maurice, Tasmanie, Australie, Nouvelle Zélande, Antilles		Kappa
<i>E. horridum</i>	île Maurice		
<i>E. spinosum</i>	Indonésie, Philippines,		Iota
<i>E. muricatum</i>	Océan Indien (île Mau- rice, Nlle-Calédonie), mer		
<i>E. isiforme</i>	des Caraïbes (de la Floride à la Guadeloupe)		
<i>E. denticulatum</i>			
<i>E. alvarezii</i>	N. E. Bornéo (introduite	Cystocarpes sur	
<i>E. cottonii</i>	en Micronésie et Hawaï),	pédoncule	Kappa
<i>E. serra</i>	Malaisie, Taïwan, Nelle -		
<i>E. edule</i>	Calédonie, île Kei, île		
<i>E. striatum</i>	Duizend, Zanzibar, île		
<i>E. okamurai</i>	Maurice, Mozambique, Vietnam, Chine (sud)		
<i>E. nidum</i>	Floride		Iota
<i>E. acanthocladum</i>	Floride		Iota
<i>E. gelidium</i>	Cuba		
<i>E. papillosum</i>	Somalie, Mer Rouge		
<i>E. perplexum</i>	Java		
<i>E. kraftianum</i>	Philippines		
<i>E. odontophora</i>	Ile Maurice		Kappa
<i>E. procrusteanum</i>	Java	Cystocarpes sur le côté	Kappa
<i>E. uncinatum</i>	Californie, Mexique		Iota
<i>E. amakussensis</i>	Philippines	Cystocarpes internes, pousse contre le substrat	Iota
<i>E. audrolis</i>	Java, Taïwan		
<i>E. simplex</i>	Crisser		
<i>E. arnoldii</i>	Java	Cystocarpes sur le côté	Iota
<i>E. cupressoides</i>	détroit de Torres		
<i>E. crustaeformis</i>	Indonésie		
<i>E. horizontale</i>	Indonésie		
<i>E. platycladum</i>	Tanzanie, île Maurice	A plat sur le support	
<i>E. adherens</i>	Indonésie		
<i>E. crossum</i>	Singapour, Taïwan		
<i>E. vermiculare</i>	Java		
<i>E. dichotomum</i>	Java		
<i>E. cervicornis</i>	Java		

Nous avons regroupé dans le tableau 18 les principales espèces signalées et les points où elles le furent. D'après Weber van Bosse (1928), *E. edule* et *E. striatum* seraient les formes locales d'*Eucheuma cottonii*. Pour Barbaroux, Pérez et Dréno (1984) *E. acanthocladum*, *E. isiforme*, *E. muricatum*, *E. spinosum* correspondraient à des variations locales d'*Eucheuma denticulatum*. De même, *E. uncinatum* et *E. johnstonii* représentent la même espèce (Dawes, 1977). Ces rapprochements sont confortés par l'analyse du colloïde libéré en extraction alcaline : *E. serra*, *E. edule*, *E. okamurai*, *E. striatum* et *E. cottonii* livrent le même kappa carraghénane ; *E. acanthocladum*, *E. isiforme*, *E. denticulatum*, *E. spinosum* le même type d'iota carraghénane ; *E. uncinatum* et *E. johnstonii* la même qualité d'iota carraghénane. L'imbroglio est tel qu'au colloque sur la valorisation des végétaux marins qui s'est tenu à Qingdao (Chine) en 1988, Doty a proposé le reclassement des *Eucheuma* et la création d'un nouveau genre : *Kappaphycus*.

Les espèces qui composent le genre *Euchemia* sont des végétaux des mers chaudes vivant entre le 20° Nord et le 20° Sud, c'est-à-dire dans les couronnes intertropicales et subtropicales (Figure 53).

En général, la croissance a lieu entre 24 et 34 °C avec cependant des exceptions. *Eucheuma cottonii* du sud de Taïwan se développe entre 20 et 25 °C, supporte aisément 18 à 15 °C pendant plus d'un mois sans dégradation notable ; il est fortement affecté par une température supérieure à 28 °C puisqu'au mois d'août, lorsque se produit cette élévation, il développe une maladie du type « Ice-Ice ». *Eucheuma uncinatum* de Basse-Californie a un optimum de croissance entre 17 et 24 °C et survit à 9 °C (Polne, Neushul et Gibor, 1980). Il semble que, lorsqu'on arrive à la limite de répartition du genre, la reproduction sexuée s'estompe ; les espèces ne se perpétuent plus que par boutures et peut-être par monospores. Barbaroux et Pérez (1984) observent qu'*E. denticulatum* aux Antilles ne donne plus de spores au sud de l'île Saint-Martin (sauf à l'île de la Désirade dans des conditions très particulières).

Le genre *Eucheuma* est présent dans l'Atlantique (mer des Caraïbes), dans le Pacifique et dans l'océan Indien. Aussi, de nombreux pays d'Extrême-Orient et d'Afrique disposent-ils de souches qui pourraient être utilisées pour le lancement de la culture.

ESPÈCES CULTIVÉES

Actuellement, trois espèces seulement font l'objet de culture à grande échelle (Tableau 19).

Eucheuma alvarezii, (Agardh) Doty est appelé dans le commerce *E. cottonii* ou simplement « *Cottonii* ». Il a remplacé à partir de 1980 *Eucheuma striatum*, connu sous le nom de « *Elkhorn variety* ». La production annuelle tourne aux Philippines autour de 46 390 t de matière sèche et constitue 84 % du potentiel cultivé ; en Indonésie,

elle est de 1812 t, soit en tout 48 202 t. *E. alvarezii* se présente sous la forme d'un thalle massif composé d'axes pouvant atteindre 1 à 2 cm de diamètre, relativement peu ramifiés. Un pied commercial pèse environ 1 000 à 1 200 g (humide). Des plants de 4 à 5 kg ont été parfois obtenus sur cordage. Doty (1987) signale l'existence de thalles de 50 à 55 kg (humide). On distingue trois variétés : *E. alvarezii* typique, *E. alvarezii* adjak-anis, *E. alvarezii* tambalang.

E. alvarezii est originaire de Malaisie, plus précisément du N.E. de Bornéo. Selon Doty (1978), sa forte croissance serait due au fait qu'il s'agirait d'un tétraploïde résultant de la fusion de deux carpospores d'un *Eucheuma cottonii* classique (diploïde).

Tableau 19 – La production en poids sec d'*Eucheuma* par culture en Extrême-Orient (1990).

ESPECES	<i>Eucheuma alvarezii</i>	<i>Eucheuma denticulatum</i>	<i>Eucheuma gelatinae</i>	TOTAL
Indonésie	1 812	4 500	0	6 312
Philippines	46 390	2 111	0	48 501
Total Ind. / Philip.	48 202	6 611	0	54 813
Chine	0	0	180 à 250	180 à 250
Taiwan	0	0	125	125
Total général	48 202	6 611	300 à 400	55 138

Eucheuma denticulatum (Burnam) Agardh, appelé *E. spinosum* ou plus simplement « *Spinosum* » par les cultivateurs, apparaît aussi rigide que le « *cottonii* », mais plus grêle ; ses axes dépassent à peine 0,5 cm de diamètre. Il est abondamment ramifié. Du fait qu'il est plus fragile que *E. cottonii*, on n'en produit que 6 611 t poids sec. La culture de ces deux espèces se limite actuellement à la zone Philippines-Indonésie (Figure 54). La région Mindanao-Sulu-Cébu (Philippines), fertilisée par le courant marin qui circule entre l'île de Bornéo et l'archipel des Sulu (Figure 54) en provoquant un upwelling, fournit près de 42 % de la production philippine, celle de Visayas 28 %, celles de Palawan et Luzon 13 % chacune : au total 48 501 t dont 46 390 t d'*E. alvarezii* (95 %) et 2 111 t d'*E. denticulatum* (5 %). La culture se développe aussi en Indonésie depuis 1984. Pour 1990, on estime la récolte annuelle à 6 312 t dont la majorité en *E. denticulatum* (72 %).

E. gelatinae (Esper) J. Agardh : *E. gelatinae* commercialisé aux Philippines et en Indonésie est obtenu à partir de prélèvements sur des peuplements naturels. La culture est seulement pratiquée pour l'instant dans le sud de la Chine continentale autour de l'île de Haïnan (district de Qionghai et de Whenchang) sur environ 200 ha qui ont donné en 1987 une récolte de 180 à 250 t (Wu, 1987). Selon Sijian et Ping



Figure 54 – La zone Philippines-Indonésie où la culture des *Eucheuma denticulatum* et *E. alvarezii* fournit actuellement près de 55 000 t (sèches) et assure 80 % de l’approvisionnement de l’industrie des carraghénanes.

(1984), Taïwan disposerait aussi de 250 ha de culture et produirait annuellement 125 t d’*E. gelatinae*.

Les courbes de la figure 55 permettent d’apprécier l’impact des efforts de culture sur la production des *Eucheuma*. Le ramassage à partir des champs naturels produit, depuis 1973, à peine 250 à 300 t par an ; la part cultivée l’a dépassé dès 1975 pour atteindre 28 750 t en 1983, 37 500 t en 1986 et 55 138 t en 1990 (toutes espèces confondues).

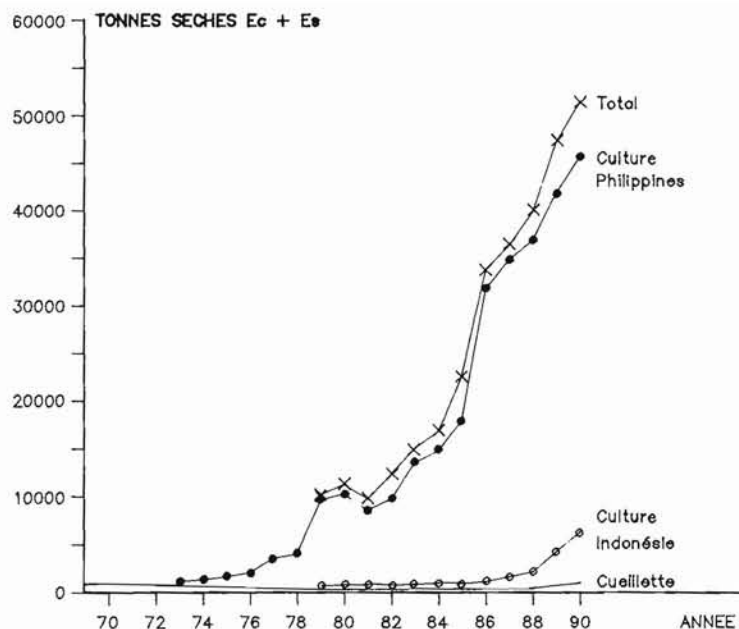


Figure 55 – Évolution de la production d'*Eucheuma* dans le sud-est asiatique depuis 1972.

CONDITIONS DE VIE

Biotope

Niveau. *E. denticulatum*, *E. cottonii** et *E. gelatinae* vivent en général dans des lagons à l'abri de barrières coralliennes, dans la zone où la houle, brisée et atténuée par le franchissement du récif, se réduit à un courant cyclique parfois encore chargé d'écume. Les plants sont fixés à plus de 60 cm au-dessous du niveau des plus basses mers. La croissance est d'autant plus forte que le thalle est assez près de la surface pour bénéficier du maximum d'énergie solaire, mais assez éloigné d'elle pour que l'éclairement ne détruise pas les pigments indispensables à la photosynthèse. Or, cet éclairement est violent puisque Braud *et al.* (1974) ont mesuré $550 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ à mi-journée en surface à Makassar.

* Tout ce qui concerne *E. cottonii* est valable pour *E. alvarezii*.

Au Mozambique, Folcher (*com. pers.*, 1972) a trouvé en plongée d'énormes touffes d'*E. denticulatum* par 15 m de fond : il pense qu'il s'agissait de fragments qui, arrachés par la houle à des niveaux supérieurs et maintenus prisonniers dans des « marmites » que la mer a creusées dans les coraux, avaient continué à se développer. Weber Van Bosse (1928) indique la présence d'*E. cottonii* par 26 fathoms (47 m) à Java mais ne précise pas si les plants étaient en épave ou fixés. En 1981, Barbaroux *et al.* (1984) ont remarqué à l'îlot Pinel, à l'extrémité est de l'île Saint Martin (Antilles), une population étrange d'*E. denticulatum* qui reste émergé à la limite atteinte seulement par les embruns : il s'agit d'une forme naine de 3 à 4 cm de hauteur. Cette position à la limite supérieure de l'étage littoral est assez rare pour être signalée car cette population était arrosée de temps en temps par les pluies.

Salinité. En général, *Eucheuma* supporte mal les basses salinités : en dessous de 27 ‰ comme au-dessus de 35 ‰, ils montrent des symptômes de dégénérescence ; c'est pourquoi on ne les trouve jamais près des estuaires ; les fortes précipitations, qui parviennent à abaisser la teneur en sels de l'eau de mer créent parfois chez l'algue des détériorations irréversibles.

Exondation. Les *Eucheuma* sont en principe affectés par l'exondation si le temps d'exposition à l'air dépasse l'heure ; ils subissent alors une déshydratation létale accentuée par le vent et la température de l'air tropical (35 °C), se décolorent et disparaissent par pourrissement. Des expériences ont cependant montré que l'on peut garder *E. denticulatum* et *E. cottonii* hors d'eau pendant près de 36 h avec moins de 5 % de perte à condition de les maintenir en atmosphère humide, à l'obscurité et à 15 °C. Cette technique a été mise au point pour le transfert de ces espèces dans des zones éloignées qui en étaient dépourvues (Braud *et al.*, 1974 : transport de Singapour à Djibouti en 1974 – Barbaroux *et al.*, 1984 : transport des Philippines à la Guadeloupe en 1981). Les marées, qui influent sur les courants et l'éclairement en faisant varier la hauteur d'eau et le renouvellement des nutriments, ont une action plutôt bénéfique sur la croissance.

Hydrodynamisme. L'hydrodynamisme joue un rôle de premier plan : il n'y a pas de bonne croissance sans mouvement important d'eau. Il agit aussi sur la reproduction. Pérez et Braud (1978) remarquent qu'aux îles Musha au large de Djibouti la libération des spores a toujours lieu lors de l'inversion des courants dus aux changements de sens du vent : en avril, lorsque la mousson venue de l'est remplace le khamsin soufflant du continent africain, et en octobre lors du changement inverse. Les plus beaux peuplements sont toujours sur le rivage exposé au vent dominant. En général, *E. denticulatum* est plus tolérant à l'exposition à l'air et à la lumière qu'*E. cottonii* qui est lui-même plus résistant qu'*E. gelatinae*. Par contre, vis-à-vis de la houle, *E. gelatinae*, plus petit et plus souple, supporte mieux l'agitation qu'*E. cottonii* et *E. denticulatum*, ce dernier étant le plus fragile car il casse aisément.

Substrat. Le substratum ne semble pas avoir d'importance, il est le plus souvent composé de coraux morts des genres *Acropora*, *Pocillopora* ou *Goniastrea*. C'est dans

les *Acropora* que les peuplements deviennent les plus importants car les ramifications brisées restent prisonnières dans les enchevêtrements de « cornes de cerf » où elles finissent par se fixer et créer de nouvelles touffes. Barbaroux *et al.* (1984) décrit, à l'île Barbuda (Antilles), des groupements d'*Eucheuma denticulatum* fixés au milieu d'herbiers à *Thalassia* et sur les racines de palétuviers. On en trouve aussi sur les galets ou à même le sédiment dans lequel la base des touffes s'est ancrée par ensablement. Mais, les *Eucheuma* semblent en général éviter les zones où le fond instable élève la turbidité de l'eau par remise en suspension à la moindre brise : il se crée dans ce cas, sans doute, un manque de lumière qui empêche le développement de l'algue.

Sels minéraux

Les nitrates. Dans l'archipel des Sulu (Philippines), d'après Parker (1974), Doty (1977), Braud *et al.* (1974), le taux de nitrates le plus élevé est obtenu en novembre avec $0,05 \text{ mg l}^{-1}$ et le plus bas en juin $0,01 \text{ mg l}^{-1}$. A Djibouti (Braud *et al.* 1977), où la croissance est relativement élevée, la teneur en nitrates atteint à peine $0,06 \text{ mg l}^{-1}$ à son maximum en octobre et $0,01 \text{ mg l}^{-1}$ à son minimum en juillet. Aux Antilles, à l'îlot Tintamarre (île Saint-Martin), le peuplement d'*Eucheuma denticulatum* sauvage baigne dans une eau dont la teneur en nitrates est inférieure à $0,05 \text{ mg l}^{-1}$ en juillet et $0,005 \text{ mg l}^{-1}$ en janvier.

Les phosphates. Les valeurs concernant les teneurs en phosphates s'échelonnent

- de $0,095 \text{ mg l}^{-1}$ (décembre) à $0,03 \text{ mg l}^{-1}$ (avril) en Floride,
- de $0,037 \text{ mg l}^{-1}$ (octobre) à $0,012 \text{ mg l}^{-1}$ (juillet) à Djibouti,
- de $0,036 \text{ mg l}^{-1}$ (octobre) à $0,020 \text{ mg l}^{-1}$ (juin) au Sulu,
- de $0,023 \text{ mg l}^{-1}$ (juillet) à $0,018 \text{ mg l}^{-1}$ (janvier) à Tintamarre.

Le tableau 20 regroupe l'ensemble de ces données : mis à part le sud de la Floride où (Dawes, 1974) les eaux sont relativement riches, *Eucheuma* accepte des milieux assez pauvres en nitrates et phosphates.

Tableau 20 – Teneurs en nitrates et en phosphates dans les zones où se développent *Eucheuma denticulatum* et *E. cottonii*.

Lieu	NO ₃ mg l ⁻¹		PO ₄ mg l ⁻¹	
	Max	Min	Max	Min
Floride	0,0828	0,0054	0,095	0,032
Djibouti	0,060	0,0080	0,037	0,012
Sulu	0,052	0,0080	0,036	0,020
Tintamarre	0,049	0,0050	0,023	0,018

Des recherches sur la relation entre les caractéristiques physico-chimiques du milieu, la croissance des *Eucheuma* et la qualité du carraghénane ont été entreprises

par Dawes *et al.* (1974), Glenn et Doty (1981), Dréno *et al.* (1984). Dawes et Mathieson (1974) ont tenté une première approche en mesurant la variation de l'intensité respiratoire des thalles soumis à des éclaircissements lumineux différents. Glenn et Doty (1981) ont préféré analyser les teneurs en nitrates et en phosphates d'un courant d'eau traversant un peuplement d'*Eucheuma* ; ils montrent qu'entre l'amont et l'aval par rapport au peuplement la teneur en nitrates chute de 24 % et celle en phosphates de 6 %. Selon eux, le rapport N/P le mieux adapté à ces espèces serait de 12 à 13, exceptionnellement 15. Il semble y avoir une consommation d'azote sous forme de NH_4 car Doty ne note aucune sortie de NH_4 du peuplement d'*Eucheuma* alors que les animaux qui vivent parmi les touffes en produisent.

Dréno, Pérez et Barbaroux (1984) utilisent une autre méthode mais parviennent à des conclusions identiques. Ils étudient l'action de l'azote et du phosphore provenant de divers sels sur des *Eucheuma* maintenus dans des bassins irrigués par de l'eau de mer courante enrichie. Les résultats tendent à montrer qu'il y a une absorption préférentielle de l'azote ammoniacal ; mais quelle que soit la dose apportée sous forme d'ions nitrate ou ammonium, le gain de croissance reste relativement faible en matière fraîche, très faible en matière sèche, tandis qu'il y a un léger fléchissement de la teneur en carraghénane et aucune influence sur la qualité de celui-ci. Les auteurs ne voient aucun intérêt à ajouter de l'engrais dans les cultures d'*Eucheuma* du fait que les algues ne réagissent pas suffisamment pour compenser l'investissement. Il est fort possible que cette absence ou faiblesse de réaction résulte soit du fait que l'apport en N ou P n'a pas été réalisé en accord avec les exigences de l'espèce, soit du fait de l'insuffisance dans le milieu d'une ou plusieurs substances indispensables qui se comporteraient en « facteur limitant ». Notons que les essais menés en Floride à l'île de Summerland pour cultiver des *Eucheuma* dans des grands bassins ont conduit à des échecs pour les raisons qui ont été clairement définies dans l'analyse ci-dessus.

Espèces compagnes. Autour des *Eucheuma*, on rencontre assez souvent une flore et une faune caractéristiques de ce biotope. Réciproquement, l'existence dans un lieu donné de cette biosphère permet de soupçonner qu'il existe en ce lieu des conditions favorables au développement des *Eucheuma*.

A l'arrière du récif de type plate-forme composé de dômes coralliens que séparent des bancs de sable ou de galets, on remarque généralement une crête algale où se développent *Gonolithon*, *Melobesia*, *Lithothamnium* ; plus à l'arrière encore, cinq genres dominant : *Turbinaria*, représenté souvent par *T. dentata*, *T. ornata*, *T. Murrayana* ; *Caulerpa* avec les espèces *C. serrulata*, *C. scalpelliformis*, *C. racemosa* et *C. cupressoides* ; *Sargassum* avec, ensemble, *S. crispifolium*, *S. giganteifolium* et *S. vulgare* ; *Hypnea* avec *H. musciformis* et *H. spicifera* ; *Thalassia* avec *T. hemprichii*.

Mélangés à eux, on trouve aussi *Padina* (*P. pavonia*), *Cystophyllum* sp. et *Coralopsis* sp., puis, plus épars, *Gracilaria gigas*, *Ceratodictyon spongiosum*, *Galaxaura fasciculata*, *Mastophora macrocarpa*, *Valonia aegragropila*, *Dictyota beccariana* et *D. bartayresiana*, *Laurencia papillosa*, *Amphiroa valiooides*, *Acantophora spicifera*.

La faune se compose de poissons des familles suivantes : Scaridés, Labridés, Chaetodontidés, Tétrodontidés, Canthigastéridés, Siganidés dont quelques espèces (*Siganus*) sont des fortes consommatrices d'*Eucheuma*. De même, chez les Echinodermes, *Lickia*

laevigata, *Diadema serosa*, *Protoaster nodosus*, *Echinothrus* sp. sont des brouteurs dangereux pour les cultures.

Reproduction

Reproduction sexuée

Le cycle de reproduction sexuée a été décrit par Kylin (1956), puis précisé par Gabrielson (1983) et Kraft (1984). Il s'apparente au cycle de *Chondrus crispus*. Le gamétophyte mâle, le gamétophyte femelle et le sporophyte ont morphologiquement la même constitution. Les schémas de la figure 56 permettent d'en suivre les différentes étapes.

A maturité, le gamétophyte mâle transforme certaines cellules sous-corticales en mères de gamétocystes. Les gamétocystes, obtenus par division des cellules mères, s'ouvrent et libèrent, chacun, dans le milieu, une cellule arrondie, dépourvue de flagelle, à membrane fine : le gamète mâle ou spermatie (Figure 56a).

Le gamétophyte femelle différencie (Figure 56b1) à partir de cellules basales de ramification un axe à trois cellules (A, B, C) tourné vers l'intérieur. La cellule terminale (C) a la forme d'une corne ; elle possède un long prolongement qui fait saillie à l'extérieur du thalle : le trichogyne. Cette cellule est appelée « carpogone » : elle contient le gamète femelle. Celui-ci possède 1 seul noyau tandis que les cellules compagnes A et B sont plurinuclées (3 à 5 noyaux).

Lorsque le gamète mâle entre en contact avec la pointe du trichogyne, son noyau migre le long de ce dernier jusqu'au gamète femelle. Il y a fusion des 2 noyaux et formation d'un zygote. Suit une période de repos durant laquelle les cellules A et B disparaissent tandis que le zygote grossit (Figure 56c et d).

Sur d'autres ramifications du même gamétophyte apparaissent des cellules en forme de poire : les « cellules auxiliaires », uninuclées, entourées de cellules compagnes plurinuclées (Figure 56b2).

L'œuf du carpogone multiplie son noyau en 25 à 30 noyaux fils tout en conservant le même nombre de chromosomes ($2n$) et donne naissance à de nombreux filaments : les ooblastes (Figure 56e) dont chacun relie le carpogone à une cellule « auxiliaire ». A travers le filament ooblastique, chacun des noyaux fils du carpogone migre vers une cellule « auxiliaire » dans laquelle il pénètre, remplaçant le noyau originel à n chromosomes qui disparaît (Figure 56f). La cellule auxiliaire multiplie ce noyau à $2n$ (Figure 56g), qu'elle a reçu pour former un ensemble de cellules diploïdes : le carposporophyte (ou gonimoblaste). Autour de celui-ci, les cellules du gamétophyte (à n chromosomes) se divisent abondamment et construisent une enveloppe protectrice et nourricière où on distingue en général deux couches : l'une, interne, très dense, et qui a des liaisons par tractus avec le carposporophyte, l'autre périphérique et plus lâche.

L'ensemble, carposporophyte et enveloppe protectrice, constitue le cystocarpe (Figure 57a). Celui-ci, poussé vers l'extérieur par les multiplications cellulaires sous-jacentes, vient former une excroissance soit superficielle comme chez *E. cottonii*, soit portée par une pinnule chez *E. denticulatum*. Lorsqu'il est mûr, le cystocarpe s'ouvre

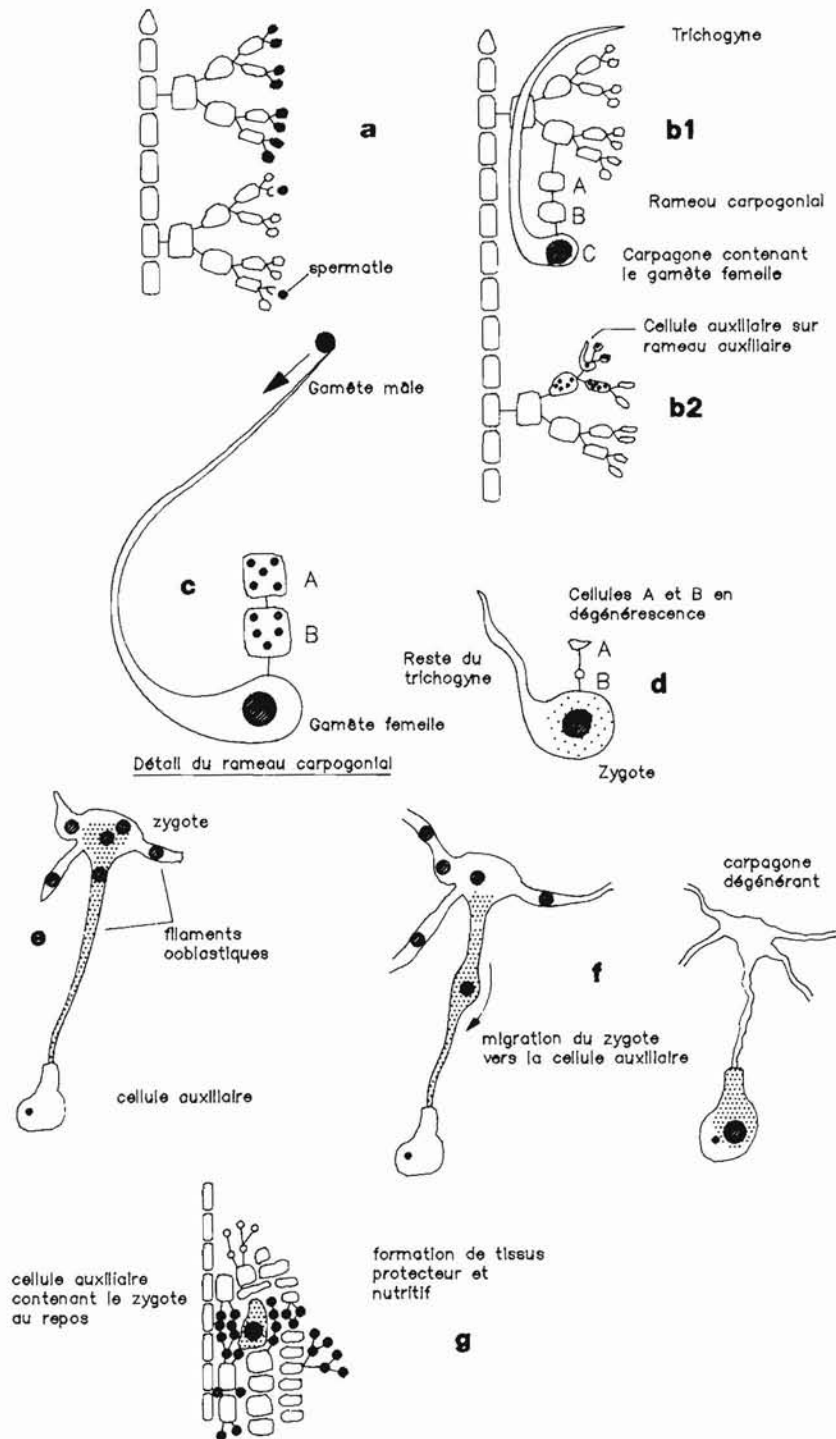


Figure 56 – Le cycle de reproduction sexuée.

En haut, à gauche, la position des spermatocystes et l'émission des spermatis. Les autres figures schématisent la formation du rameau carpogonial et de son évolution, après la fécondation, jusqu'au transfert des noyaux-zygotes dans les cellules auxiliaires par des ponts ooblastiques.

à l'extérieur par une ostiole et le carposporophyte se désarticule en cellules individuelles qui sont émises : les carpospores. Elles germent en donnant chacune un thalle à $2n$ chromosomes : le sporophyte.

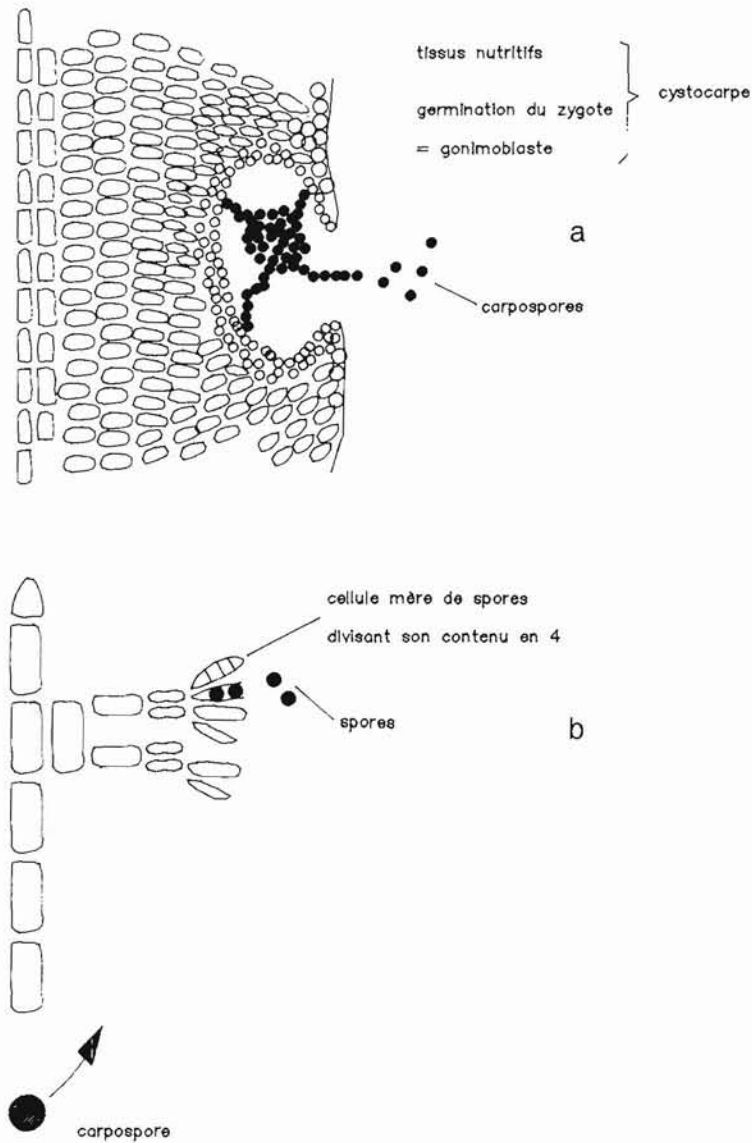


Figure 57 a – Constitution du cystocarpe chez les *Eucheuma* : le gonimoblaste est relié aux tissus nutritifs par de nombreux filaments.

b – Situation des cellules mères de spores à l'extrémité de certains rameaux latéraux chez le sporophyte.

Lorsqu'il entre en reproduction, le sporophyte différencie (Figure 57b) des cellules sous-corticales mère de spores ; chacune se divise par méiose pour donner une file de 4 spores (à n chromosomes) au contenu très sombre. Les zones où s'effectuent cette différenciation apparaissent de couleur foncée. On les appelle des sores : elles donnent aux thalles un aspect tigré. Les spores sont libérées à travers le cortex (Figure 58) ; elles germent, selon leur potentialité, en un gamétophyte mâle ou en un gamétophyte femelle.

Le cycle est donc haplodiplontique puisqu'il y a une phase à n chromosomes et une phase à $2n$ chromosomes ; il est dit « trigénétique », car il est formé par la succession de trois générations : le gamétophyte, le carposporophyte et le sporophyte.

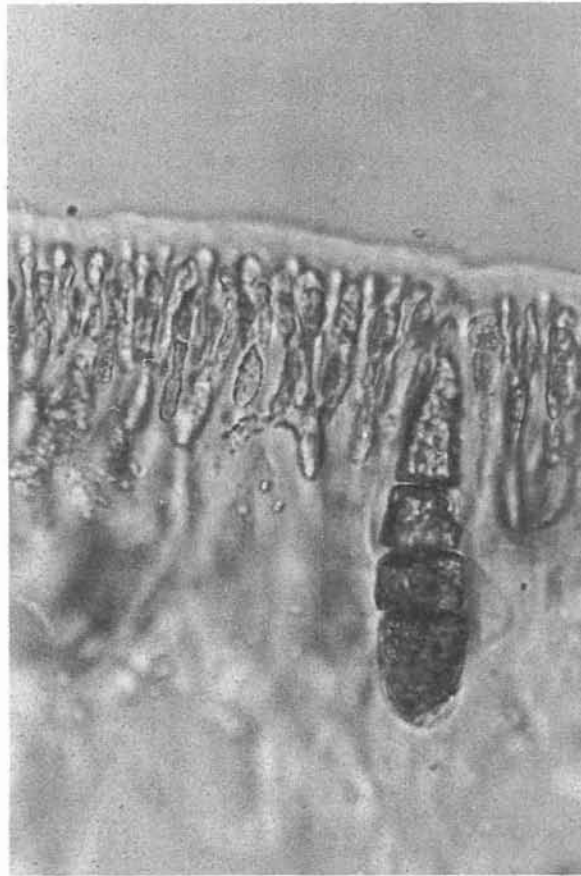


Figure 58 – Coupe transversale dans la zone sporifère (sore) d'un sporophyte d'*Eucheuma spinosum*.

On observe les sporocystes zonés dont le contenu s'est divisé en quatre spores (30 μm de diamètre).

Si le principe de ce cycle est généralement admis, de nombreuses questions restent cependant sans réponse. Santos et Doty (1978) constatent que la forme gamétophytique et la forme sporophytique ne sont pas présentes ensemble chez la plupart des *Eucheuma* : on trouve toujours le sporophyte et rarement le gamétophyte (*E. denticulatum*) ou bien le gamétophyte est très fréquent mais le sporophyte introuvable (*E. cottonii*). Pérez et Braud (1975), à Djibouti, ne comptent que 8 gamétophytes femelles (avec cystocarpes) sur 10 000 plants d'*E. denticulatum*, le reste étant des sporophytes fertiles. Doty (1978) ne parvient pas à observer des gamétophytes mâles chez *E. cottonii* : il en vient à douter de leur existence. Santos et Doty (1978) remarquent que, dans les cultures d'*E. cottonii* aux Philippines, il y a rarement apparition de fertilité. Par contre, Pérez et Braud (1973) signalent qu'à Djibouti les thalles cultivés d'*E. denticulatum* sont toujours fertiles quelle que soit la saison.

Pérez *et al.* (1978) se demandent si, à côté de la reproduction sexuée, il n'existe pas une reproduction asexuée par conidies. Lors d'essais de culture aux îles Musha (Djibouti), ils constatent, en effet, qu'un module vierge placé en avril à côté d'un module contenant 20 000 boutures d'*Eucheuma denticulatum* en pleine croissance, se recouvre de milliers de plantules de cette espèce en une dizaine de jours ; toutes les boutures du module voisin étant des sporophytes fertiles, ils s'attendaient à ce que les germinations soient des gamétophytes. Or, les germinations sont devenues des sporophytes chargés de sores. Les auteurs en viennent à penser que les boutures sporophytiques ont émis des éléments reproducteurs à 2 n, sorte de conidies, qui perpétuent les thalles émetteurs. Si la confirmation de cette hypothèse pouvait être apportée et le mécanisme maîtrisé, la technique de culture actuelle pourrait être fondamentalement modifiée. Les études sont en cours. Enfin, on ne connaît pas les facteurs qui contrôlent le déroulement de tous ces phénomènes de reproduction. Sans doute, les chocs lumineux et l'hydrodynamisme ont une influence décisive mais il ne s'agit que d'observations qui n'ont pu être confirmées au laboratoire.

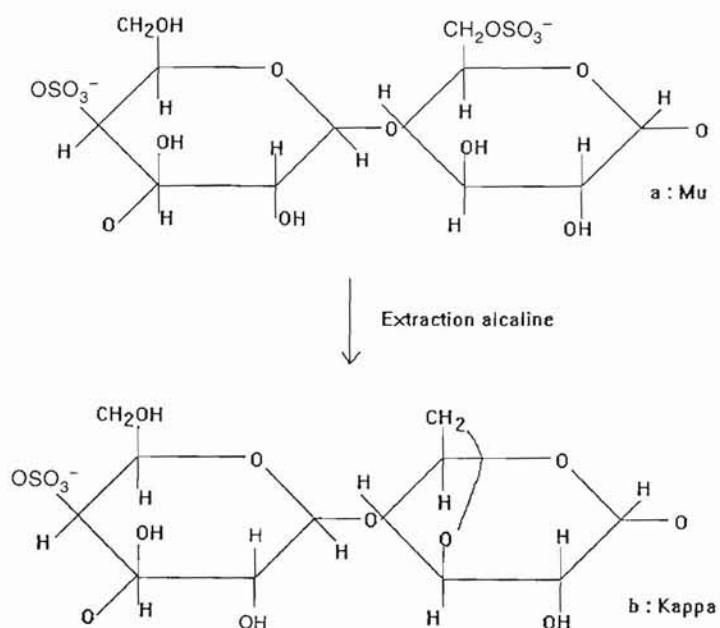
Reproduction par boutures

Les *Eucheuma* sont remarquables pour leur pouvoir de régénération. Un fragment de thalle détaché du pied initial est capable de donner une nouvelle touffe ; de même, au point de rupture sur le pied, se différencient de nouvelles « initiales » qui poursuivent la croissance des axes. Pour *E. cottonii*, des bouturages ont pu être réalisés de mois en mois pendant près de dix ans à partir d'une même plante. De même, Pérez et Braud (1978) ont obtenu plus de 50 t à partir de 2,5 kg d'*E. denticulatum* en fragment de 2 à 5 cm de longueur. Chez *E. gelatinae*, les premières cultures ont été faites avec des morceaux de 8 à 10 g pour accroître rapidement le stock de « semences » disponibles. De repiquages en repiquages, on n'observe pas de baisse de croissance, de teneur en carraghénane ou de qualité à condition, bien entendu, de faire appel à des ramifications jeunes et non à des bases âgées. C'est à cette propriété que se réfèrent les cultivateurs.

INTÉRÊT ÉCONOMIQUE

Les *Eucheuma* font partie de l'alimentation de divers pays d'Extrême-Orient à raison de 1 % de la production (Michalek, 1981 ; Doty, 1987 ; Mintardjo, 1990 ; Llana, 1990), mais c'est surtout pour leur teneur en carraghénanes que l'industrie des colloïdes les utilise. Ils sont d'autant plus recherchés qu'ils contiennent, en général, un seul type de carraghénane en proportion importante ; les autres types, quand ils sont présents, ne représentent qu'une fraction négligeable qui n'oblige pas à recourir à des procédés coûteux de séparation. Dans le végétal, ces polymères constituent la partie la plus importante des parois squelettiques et primaires des cellules du cortex et de la médulla.

Le tableau 18 indique les types de carraghénanes qui ont été trouvés selon les espèces. *E. cottonii* livre à l'extraction alcaline un kappa carraghénane. En fait, dans la cellule, il est fort possible que le polysaccharide se présente sous la forme Mu. C'est ce que pensent Greer *et al.* (1984) après analyse aux rayons infra-rouges de carraghénanes dépolymérisés par hydrolyse avec la kappa-carraghénase extraite de *Pseudomonas carraghenovora*. La transformation en type kappa avec un peu de iota a lieu au moment de l'extraction alcaline à chaud.



La formule du kappa-carraghénane d'*E. cottonii* diffère de la formule type du kappa par l'absence sur certaines séquences du pont oxygène entre le carbone 3 et le carbone 6 de l'anhydrogalactopyranose et par la présence d'ion OSO_3^- sur le carbone 2 de ce même élément. Cette particularité donne au carraghénane d'*E. cottonii*

la possibilité de former diverses variétés de gels qui permettent, par mélange, des utilisations spéciales ; si, par exemple, pour épaissir un lait très pauvre en matières grasses, on faisait appel à un kappa carraghénane typique, on provoquerait la séparation en phases avec formation de « petit lait ». On préfère dans ce cas le kappa-carraghénane des « *Cottonii* » : le mélange reste homogène et il n'y a pas formation de « petit lait ».

Une proportion importante d'*E. cottonii* est utilisée pour produire un kappa-carraghénane semi-raffiné destiné à la synthèse de nourriture pour animaux domestiques, sous l'abréviation A.M.C. (Alcaline Modified Carraghenans) ou A.C.F. (Alcaline Carraghenan Flour). Dans ce but, les algues séchées, débarrassées du sable, des épiphytes et des liens qui les fixaient à la corde de culture, sont cuites à 60-70 °C pendant 30 mn dans une solution de KOH à 8,5 %. On les rince ensuite 5 à 6 fois à l'eau froide pour éliminer les résidus alcalins ; on les sèche au soleil ou dans un four et on les broie en poudre. Le kappa-carraghénane en présence de cations K⁺ en forte concentration forme un gel stable à l'intérieur des tissus de l'algue et n'est donc pas emporté par les eaux de lavage.

La poudre de kappa-carraghénane semi-raffiné, une fois mise à l'eau, possède approximativement les propriétés du kappa carraghénane pur. Le procédé « semi-raffiné » présente plusieurs avantages : l'obtention est moins coûteuse qu'une extraction normale, la quantité d'eau nécessaire est moins élevée, le degré de gélification est accrue par les impuretés. Seul inconvénient : le gel est trouble. Le kappa-carraghénane pur conduit à un gel à synérèse rigide et clair ; on peut le rendre plus souple par addition de caroube.

Par contre, le iota-carraghénane extrait d'*Eucheuma denticulatum* a une tendance à donner des gels doux et élastiques à synérèse très limitée. Les groupes OSO₃⁻ freinent l'action gélifiante des ponts oxygène du 3,6 de l'anhydrogalactose. Dans la cellule végétale, le carraghénane se trouve probablement sous la forme Nu : le pont oxygène sur le deuxième élément de la séquence se construit au moment de l'extraction alcaline. La texture du gel ressemble à celle de la gélatine avec un point de fusion plus élevé. Aussi, le préfère-t-on à celle-ci dans les pays tropicaux ou lorsque la réfrigération n'est pas possible. Les gels de iota-carraghénane sont doux aux papilles gustatives et, en restant épais dans la bouche, ne donnent pas, contrairement à la gélatine, l'impression désagréable de fondre en eau.

Avec *Eucheuma gelatinae*, on obtient un carraghénane spécial : le type bêta. Dans la cellule, il est sous une forme dite gamma qui se transforme en bêta lors de l'extraction alcaline à chaud. Le bêta-carraghénane s'apparente au kappa-carraghénane dont il diffère par l'absence d'esters sulfuriques sur le carbone 4 du galactopyranose. Il conduit ainsi à un gel dur (Hi, 1988).

Pour *E. gelatinae*, la teneur en carraghénane varie de 14 à 27 % selon Hi (1988) ; mais, d'après Braud (*com. pers.*), le pourcentage pourrait aller jusqu'à 68 %. *E. cottonii* stricto sensu en contient de 35 à 49 % au Sulu (Santos *et al.*, 1978) et de 32 à 37 % en Mer Rouge ; *E. denticulatum* de 35 à 54 % aux Antilles (Barbaroux *et al.*, 1984), de 50 à 58 % aux Philippines (Santos *et al.*, 1978) ; *E. alvarezii* se distingue par des valeurs plus élevées (58 à 65 %) avec un taux maximal lorsque la température diminue. Pour *E. denticulatum*, Barbaroux *et al.* (1984) notent en effet, aux Antilles, une teneur de 35 % en novembre et 54 % en mars-avril. Par contre, à Djibouti, il

ne semble pas y avoir de relation de cause à effet entre la teneur des algues et la température de l'eau : le taux oscille de 38 % en juillet à 43 % en février (Pérez et Braud, 1978). Contrairement à ce qui se passe chez *Chondrus crispus* et quelques autres gigartinales, où le sporophyte contient du lambda-carraghénane et le gamétophyte du kappa-carraghénane (Chen, 1977), chez les *Eucheuma cottonii*, *alvarezii*, *denticulatum* et *gelatinae* sporophyte et gamétophyte renferment le même type.

Dans l'ensemble, mis à part le kappa-carraghénane semi-raffiné destiné à l'alimentation animale, le kappa-carraghénane d'*E. alvarezii* et le bêta-carraghénane d'*E. gelatinae* sont employés comme générateurs de gels durs (synthèse de plaquettes désodorisantes). Les gels plus doux du iota-carraghénane extrait d'*Eucheuma denticulatum* sont appréciés dans les desserts et les crèmes. En fait, l'industrie est capable de faire varier les propriétés initiales de chacun des carraghénanes. Elle ne fournit pas réellement un kappa-carraghénane, un iota-carraghénane ou un bêta-carraghénane, mais un gélifiant dont les caractéristiques sont obtenues par mélange entre différents colloïdes ou produits, caroube, acide alginique, pectine, amidon, guar, etc...) ou par traitements spéciaux.

Tian *et al.*, (1987) sur *Eucheuma gelatinae*, Neish (1988) sur *E. cottonii* et *E. denticulatum* ont montré que les branches des jeunes thalles, c'est-à-dire les ramifications qui assurent la croissance, contiennent plus de carraghénane que les parties âgées, mais que ce carraghénane est de qualité inférieure car composé de polymères courts. Cette découverte a eu pour conséquence la modification du processus de culture.

CULTURE INTENSIVE

La technique de culture est dans son principe relativement simple : elle consiste à obtenir un plant complet à partir d'un fragment d'*Eucheuma*, appelé bouture. Il s'agit bien entendu de parvenir à une production végétale substantielle ayant une forte teneur en carraghénane et une qualité correcte, le tout permettant de dégager un bénéfice en rapport avec le travail et les investissements mis en œuvre.

CULTURE AUX PHILIPPINES

Avant que ne soit adopté le dispositif de culture qui est actuellement le plus répandu, de nombreux systèmes ont été testés. Si la plupart ont disparu, certains parce que très bien adaptés à un lieu précis, sont encore employés.

Culture sur filet

La première méthode (Figure 59) qui donna d'intéressants résultats pour l'*Eucheuma cottonii* aux Sulu (Parker, 1974) faisait appel à des filets ayant une maille de 30 cm, en fil nylon simple. Chaque filet mesurait 5 m de longueur et 2,5 m de largeur ; il était disposé horizontalement à 150 cm du sol, fixé par chacun de ses angles à un tripode formé par des pieux de palétuviers enfoncés dans le substratum. Deux cents éléments de ce type étaient agencés de façon à former un complexe de 2500 m², appelé « module ». La bouture de 100 à 150 g était suspendue sous le filet au point d'intersection des fils. Un filet portait 127 boutures, un module 25 400.

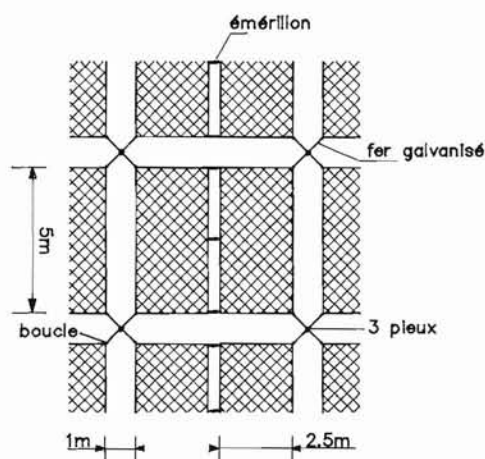


Figure 59 – Première structure de culture testée pour *E. cottonii* par Parker (1974).

Le dispositif ne résiste pas à la violence des flots et les différents filets finissent par s'entrechoquer ; la production finale est assez faible en raison des fortes pertes.

Si le procédé permettait une croissance élevée (5,6 à 6 %) sans doute parce que chaque plant disposait d'un espace important, la structure supportait mal la violence des flots. Les différentes unités finissaient par s'entrechoquer, se plier ou se chevaucher, d'où des pertes fréquentes de thalles et une production finale relativement faible (2,3 %). Les intersections des fils constituaient des points d'accumulation où toute une faune et toute une flore (dont les épaves de *Sargassum*) s'agglutinaient et proliféraient, ce qui nécessitait un nettoyage permanent. On trouve encore une dérivation de ce système dans la région de Palawan : le filet est tendu à l'intérieur d'un cadre en bambou flottant, ancré à des blocs rocheux ou attaché à un pieu en partie enfoncé dans le sédiment.

Fixation sur le fond

Dans les zones présentant un courant violent, on fixait directement les fragments d'*Eucheuma* sur de grosses pierres ou de gros morceaux de corail mort. Si le procédé est on ne peut plus économique, il nécessite un travail dur au moment de la mise en culture et de la récolte. Les substrats solides attirent et concentrent les poissons, notamment les herbivores qui occasionnent d'importantes déprédations.

Disposition en cage

La fixation dans des cages ($1 \times 0.5 \times 3$ m) dont les faces sont en filet à fines mailles a précisément pour but d'empêcher la destruction par les poissons. Mais, les thalles d'*Eucheuma*, très serrés, se font de l'ombre. Les filets se recouvrent de débris, d'épaves et de toute une faune sessile qui obstruent les mailles et voilent la lumière : la croissance des plants reste de ce fait lente (1 à 2 %) et il est nécessaire de nettoyer très fréquemment tant les filets que l'intérieur.

Méthode actuelle : les monolignes

Les inconvénients ont conduit à préférer une autre pratique, plus simple, meilleur marché et moins sensible aux conditions climatiques : le procédé « des monolignes » tendues entre des piquets : on l'appelle aussi « le système philippin », car il s'est généralisé à toutes les Philippines. Dans la technique des « monolignes », un fil en nylon monofilament de 1 à 3 mm de diamètre est maintenu perpendiculai-

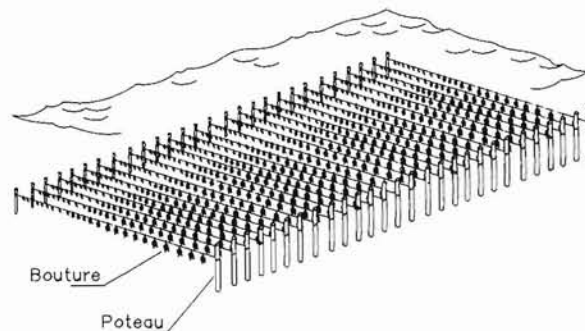


Figure 60 – Module de culture en monolignes aux Philippines.

28 lignes de 10 m de longueur, à intervalles de 75 cm, portant environ 1 000 plantules. 35 modules couvrent un hectare. En Indonésie, l'intervalle entre les boutures et celui entre les lignes sont réduits de moitié : les champs sont plus denses.

rement au courant, à 25 cm au-dessus du fond, par fixation sur des piquets plantés dans le sol, à espace de 3 à 5 m selon les conditions hydrodynamiques : si le courant est fort, on aura intérêt à réduire l'intervalle ; s'il est faible, on pourra l'augmenter. Un « module » est constitué par une série de 28 lignes de 10 m de longueur, à intervalle de 75 cm, l'ensemble couvrant un espace de 10 × 20 m (Figure 60). Chaque module est séparé du suivant par un chenal de 160 cm environ, destiné au passage des embarcations, les « vintas », barques à double balancier, ou barges pour la récolte. Un hectare contient 35 modules. La bouture est, soit suspendue sous le fil (*E. cottonii*), soit attachée directement sur le fil (*E. denticulatum*). Un module en porte 1000, espacées de 12 à 15 cm ; un hectare peut en recevoir 35 000.

Toutes ces dispositions ont été définies après de nombreux essais pour obtenir la meilleure croissance possible. Mais, celle-ci dépend aussi d'un grand nombre d'autres facteurs, notamment du lieu choisi et du soin avec lequel le cultivateur entretient le peuplement.

Choix du site. Pour le fermier, le premier souci concerne le choix du site où *Eu-cheuma* aura la possibilité de se développer rapidement. La connaissance de la biologie de l'algue est d'une aide appréciable. Si l'espèce vit déjà dans ce lieu, c'est que celui-ci est propice à la culture. Si, l'algue étant absente, les espèces compagnes peuplent l'endroit, on peut également en conclure qu'il y a de fortes chances pour une bonne adaptation et une bonne croissance d'*Eu-cheuma* ; mais, si ni l'espèce à cultiver, ni les espèces compagnes ne sont là, il ne faut pas en déduire que l'espace n'est pas favorable. Dans la mesure où l'hydrodynamisme, l'hydrologie, la hauteur d'eau et le sédiment sont convenables, l'algue peut y trouver de bonnes conditions.

– *La hauteur d'eau.* La hauteur d'eau doit être telle que la bouture ne soit pas trop loin de la surface car elle ne recevrait pas assez d'énergie lumineuse pour une croissance optimale, ni trop près parce que l'éclairement détruirait alors les pigments photosynthétiques et, par conséquent, perturberait le métabolisme. L'expérience montre que le substrat doit se situer à 2 m de la surface par marée haute de vive-eau et à 60 cm par marée basse pour bénéficier de la meilleure croissance et pour que l'algoculteur puisse disposer de suffisamment de temps de travail (Figure 61).

– *L'hydrodynamisme.* Les thalles d'*Eu-cheuma* étant relativement fragiles, il serait désastreux de les exposer à la violence des vagues. On cherche donc une aire qui s'apparente à celles où ils vivent d'habitude : un lagon. Le lagon le mieux agencé possède à la fois une barrière corallienne à ras d'eau par dessus laquelle la houle vient se briser en écume, et une passe latérale naturelle ; il existe dans ce cas un courant régulier : l'eau poussée au-dessus des coraux par les vagues revient à la mer par la passe (Figure 62).

Dans le cas des îles, la côte au vent, balayée par une forte houle, est toujours préférable au rivage sous le vent, parce que, dans le premier lieu, la houle gêne le courant lagunaire indispensable, tandis que, dans l'autre, c'est le calme plat. Si le vent change de sens pendant une longue période, il faudra transférer le peuplement cultivé de l'autre côté sous peine de profondes détériorations ; on a donc intérêt au

départ à choisir la rive exposée au vent dominant : il y aura moins de risques d'avoir à transférer la culture.

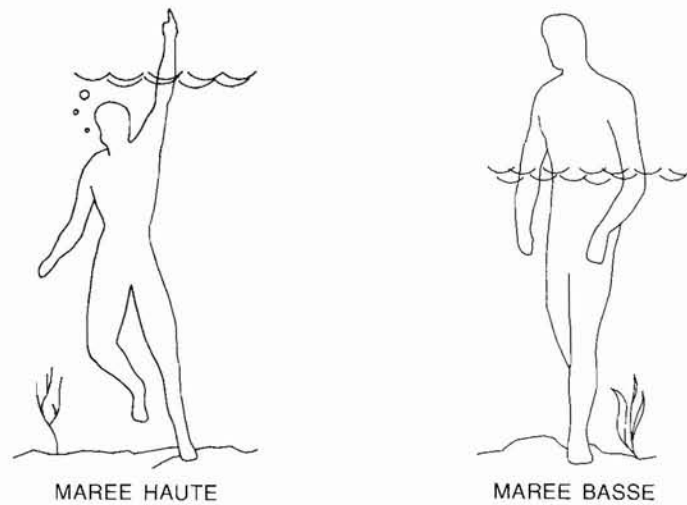


Figure 61 – Hauteur d'eau optimale.

Aux Philippines, le site de culture doit disposer à marée basse d'une hauteur d'eau de 60 à 80 cm, à marée haute de 200 à 220 cm. L'information est transmise dans les écoles par des jeux et des figurines. En Indonésie, la culture a lieu dans la zone intertidale.

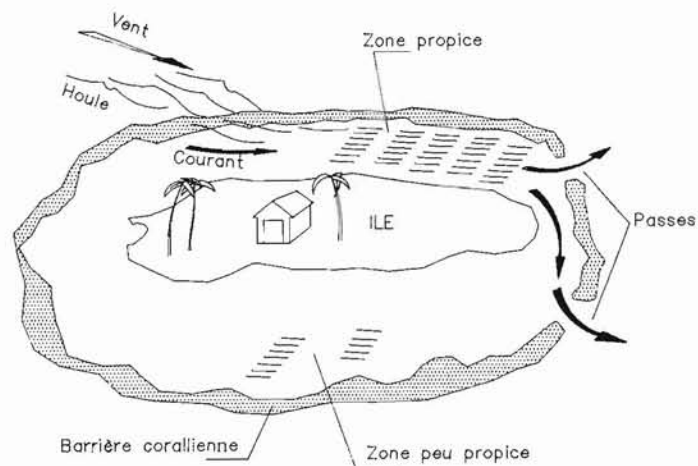


Figure 62 – Site de culture type pour les *Eucheuma*.

Un courant est indispensable à une bonne croissance. En eau stagnante, il arrive souvent que les plants se désagrègent par phénomène de « ice-ice ».

– *Le substrat.* Un substrat accidenté, rocheux, ou formé de pâtés coralliens ne convient pas, d'une part parce que les modules y seront difficiles à construire, d'autre part parce qu'il abrite le plus souvent une faune de poissons dévastateurs car friands d'*Eucheuma*. Braud *et al.* (1974) l'ont démontré à Djibouti : dans de tels sites 10 kg d'*Eucheuma* sont consommés en quelques heures. Les fonds vaseux sont aussi à éviter car le sédiment remis en suspension au moindre mouvement y maintient presque en permanence une turbidité élevée qui limite la pénétration de la lumière, donc la croissance des thalles. Les zones à végétation luxuriante ne valent guère mieux : les espèces qui y prolifèrent émettent des éléments reproducteurs qui se fixent sur les fils ou sur les boutures. En outre, elles consomment des sels nutritifs aux dépens d'*Eucheuma* et hébergent une multitude de brouteurs. On choisit donc un fond sableux ou à graviers, plat ou facile à aplanir. La pose des piquets y sera plus aisée et les inconvénients cités ci-dessus moins probables.

– *Le test de croissance.* Il est clair que les conditions environnantes ne doivent pas simplement permettre aux *Eucheuma* de survivre ; il est impératif qu'ils se développent rapidement d'où la nécessité de déterminer le taux de croissance journalier. Doty (1977) utilisa des blocs en ciment sur lesquels il disposait des boutures de diverses provenances. Après 2 à 3 mois, il était en mesure de définir la production de chaque variété locale et celle qui était le mieux adaptée au lieu testé. Barbaroux *et al.* (1984), ont fait appel, pour la sélection des meilleurs sites de production aux Antilles françaises, à des cadres en fer de 1 m de côté sur lesquels ils tendaient 10 cordelettes parallèles. Chaque cordelette supportait 6 à 8 boutures, soit 60 à 80 boutures par cadre. Le cadre, relié à une ancre, était maintenu à 1 m sous la surface par 4 flotteurs en polystyrène. Plus simplement, si le lieu est peu profond, il suffit de tendre un fil entre deux piquets, à 25 cm du sol et d'y accrocher une cinquantaine de boutures.

Le taux T de développement journalier se calcule en considérant le poids P₁ des boutures, le poids P₂ de la récolte et le nombre de jours de croissance J :

$$T\% = \frac{\text{Log}_2 P_2 - \text{Log}_2 P_1}{t_2 - t_1}$$

$$\text{Log}_2 = \text{Log}_{10} \times 3,32$$

t₁ et t₂ = poids au début et à la fin de l'expérience

La valeur de T dépend des conditions générales : en moyenne, dans le cas d'une culture bien suivie, elle est autour de 5 % pour *E. cottonii* et de 2,7 à 3,3 % pour *E. denticulatum*.

Construction du dispositif. Une fois le lieu choisi pour ses caractéristiques favorables et la croissance test qu'il a permise, il faut l'aménager. On ratisse d'abord le fond ; on l'égalise ; on enlève les gros cailloux, les monticules, les végétaux qui éventuellement s'y trouvent. On chasse les prédateurs, tortues, Siganidés, Tétrodontidés, nématodes, échinodermes du type *Protoaster nodosus* ou holothurides (*Ophiodesmia spectabilis*). Puis, à la faveur d'une période de marées basses de vive-eau, on plante les piquets à la masse. Ce sont des pieux de palétuviers (imputrescibles en eau de mer) de 10 cm de diamètre et 1 m de hauteur que l'on enfonce sur 50 cm dans le

sédiment. Le fil tendu entre les pieux, à 25 cm du sol, est constitué par une cordelette de 3 mm de diamètre en polyéthylène ou un monofilament en nylon. Ce dernier est souvent préférable, d'abord parce qu'il est moins coûteux, ensuite parce que très lisse il offre moins d'adhérence aux éléments reproducteurs d'origine animale ou végétale qui tenteraient de s'y fixer. Certes, un nettoyage sera quelquefois nécessaire, mais moins fréquemment qu'avec une cordelette.

Bouturage. Lorsque le module est prêt, toute la famille découpe en fragments de 80 à 100 g des thalles d'*Eucheuma* qu'elle a pu se procurer. Chaque fragment, ou bouture, est une ramification avec une ou deux extrémités intactes (pourvues d'« initiales méristématiques »). Sur la médiane de chaque bouture, on noue un lien de 15 cm de long et 2 à 3 cm de large. Il s'agit d'un ruban en polyéthylène, plus rigide que le plastique qui aurait tendance à se dénouer, plus souple que le rafia qui entaillerait le cortex des algues. On l'appelle localement le « tie-tie » ; il ressemble, en plus large, au ruban utilisé en occident pour confectionner les paquets cadeaux. Ces opérations sont réalisées dans un lieu frais et sous abri pour éviter le vent et la déshydratation des plants. A mesure qu'elles sont faites, les boutures pourvues du ruban sont stockées dans des cages en lattes de bambou ou en filets dont la maille est calculée pour permettre une bonne circulation d'eau tout en empêchant l'évasion des fragments d'algues.

L'ensemencement a lieu pendant les basses mers, soit 3 à 4 heures par jour. Les boutures sont amenées près du module dans les « vintas ». Deux personnes (en général deux femmes) restent à bord ; elles continuent à confectionner des boutures avec ruban, mais leur rôle principal consiste à alimenter en algues ceux qui vont à la nage fixer les fragments d'*Eucheuma* sur les fils. Cette tâche échoit aux adolescents et aux enfants de 12 à 16 ans (parfois moins) ; ils sont équipés d'une simple lunette de plongée et protégés de la réverbération brûlante du soleil par une cagoule percée de deux orifices pour les yeux. Ils partent de la barque tenant un lot d'une trentaine de boutures qu'ils attachent au fil d'un geste précis et rapide tous les 12 à 15 cm, puis reviennent chercher un autre lot. Ils installent ainsi 100 000 boutures par ha.

Pour *E. cottonii*, le fragment est suspendu sous le fil : la fixation doit être assez lâche pour que le lien n'écrase pas l'algue, tout en étant suffisamment tendu pour que l'*Eucheuma* n'ait pas tendance à tourner dans le courant, ce qui briserait le lien, occasionnant des pertes. Pour *E. denticulatum*, il est préférable que l'algue soit directement appliquée sur le monofilament et non suspendue car le balancement finirait par casser la bouture en deux parties qui partiraient en épaves. Certains attachent le fragment par deux liens (mais cela prend plus de temps) car, de cette manière, la plante en se développant, donne naissance à des fixations secondaires qui la cramponnent étroitement au fil. Les pertes sont ainsi limitées.

Une famille possède et cultive (Figure 63) en moyenne un quart d'hectare, soit 2 500 m² ou 9 « modules ». L'investissement pour un hectare (piquets, fil, « tie-tie », boutures de départ) atteint 9 000 F.

Après que tout ait été pourvu de boutures (ce qui nécessite trois semaines), on attend encore trois semaines et on s'astreint au cycle suivant.

Modules 1,2,3 : récolte semaine 1 ; ensemencement semaine 2
 Modules 4,5,6 : récolte semaine 3 ; ensemencement semaine 4
 Modules 7,8,9 : récolte semaine 5 ; ensemencement semaine 6
 Modules 1,2,3 : récolte semaine 7 ; ensemencement semaine 8
 Modules 4,5,6 : récolte semaine 9 ; ensemencement semaine 10
 Modules 7,8,9 : récolte semaine 11 ; ensemencement semaine 12
 Modules 1,2,3 : récolte semaine 13 ; etc.....

De cette manière, lorsqu'on finit d'ensemencer le neuvième module, le premier peut déjà être récolté car six semaines se sont écoulées depuis son ensemencement.

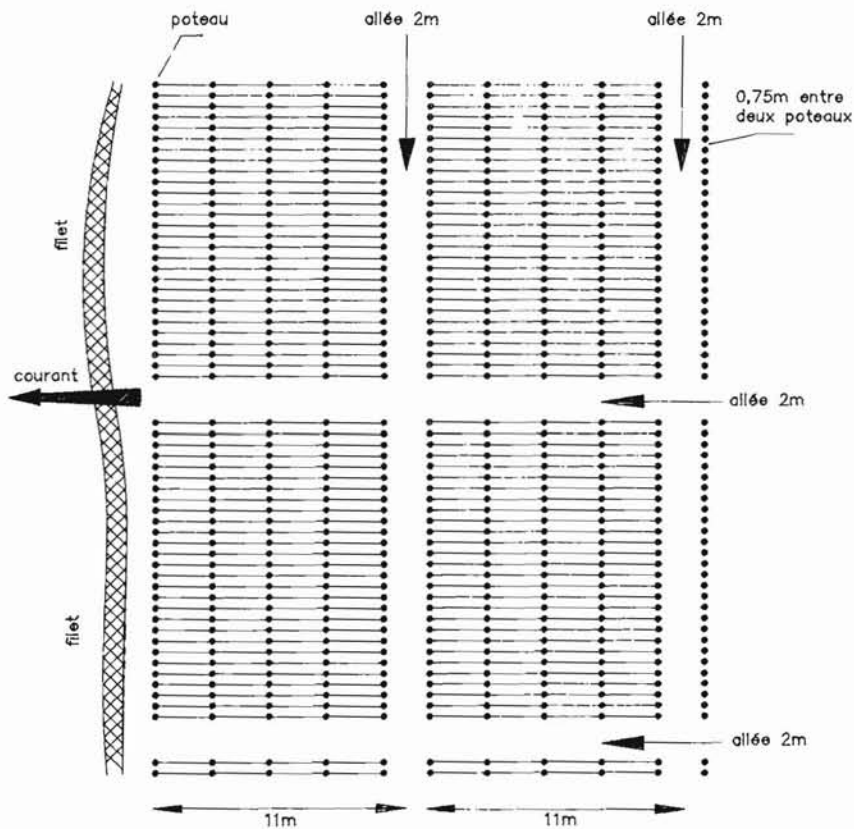


Figure 63 – Disposition des modules de culture aux Philippines.

Noter la présence d'un filet en aval destiné à retenir les plants épaves que le reflux risquerait d'entraîner vers le large.

Entretien du peuplement

Évolution de la bouture. Pérez et Braud (1978) distinguent deux phases dans le développement de la bouture.

Pendant la première période (environ 15 jours), la croissance est relativement faible (1,5 à 2 %) ; souvent quelques autres algues, notamment des filaments d'*Ulothrix*, forment sur les *Eucheuma* des traînées brunâtres ou verdâtres.

Au cours de la deuxième période, la croissance s'accélère jusqu'à 10 %. Les épiphytes disparaissent progressivement. Barbaroux (*com. pers.*) pense que cette disparition est liée à l'exsudation de substances biocides qui inhibent les autres végétaux. Pour Pérez (1978), elle serait due au fait que le plant d'*Eucheuma* en pleine activité méristématique absorberait tous les nutriments disponibles aux dépens des autres espèces.

Le thalle atteint en moyenne 1 à 1,2 kg en 5 à 6 semaines, 1,8 à 2 kg en 8 semaines, 4 kg en 10-11 semaines pour *E. cottonii* ; en ce qui concerne *E. denticulatum*, il faut compter 2 semaines de plus pour parvenir à ces valeurs.

Interventions. Pour que le peuplement soit productif et de qualité, il est indispensable qu'il soit correctement entretenu. Le fermier doit intervenir pour :

- nettoyer les fils afin d'éliminer les compétiteurs végétaux de façon à ce que tous les nutriments soient réservés aux *Eucheuma*,
- équilibrer le peuplement : lorsque, parmi les thalles en développement, certains présentent un retard trop marqué, il faut les éliminer et mettre à la place des boutures prélevées sur les plants ayant la plus forte croissance (Figure 64),
- remplacer par de nouvelles boutures les thalles brisés ou perdus,
- faire fuir ou pêcher les prédateurs.

Surveillance. La couleur et la croissance sont des critères fiables pour évaluer le bon état des algues. Ainsi, lorsque la teinte vire au jaune, on peut en conclure que le thalle n'est pas dans les meilleures conditions. De même, si à partir du 20^e jour, les épiphytes continuent à croître au lieu de s'estomper, il faudra les enlever à la main et s'inquiéter de la valeur des facteurs biologiques. Doty (1988) signale un certain nombre de maladies dont à vrai dire on connaît assez mal les causes.

Le « *pitting* » correspond à l'apparition de cavités qui se creusent jusqu'à la médulla et provoquent la rupture du rameau. Il ne s'agit nullement d'une blessure due à un choc ou une morsure.

Le « *noircissement* » apparaît sous les extrémités : c'est au début un point noirâtre qui s'élargit. On a corrélé ce phénomène à l'arrivée d'eau froide. Les parties affectées se décolorent et se désagrègent. Les sommets libérés peuvent régénérer des thalles sains.

Le « *rosissement* » se traduit par un virement à la coloration rose et un ramollissement. Il s'en suit une décoloration puis une désagrégation des tissus affectés. Le choc dû à une brusque arrivée d'eau chaude ou une trop longue exposition à l'air en serait responsable.

Le « *ice-ice* » se manifeste par la décoloration d'une zone qui devient translucide en quelques jours, puis se dissout. La partie située au-dessus de cette zone se trouve

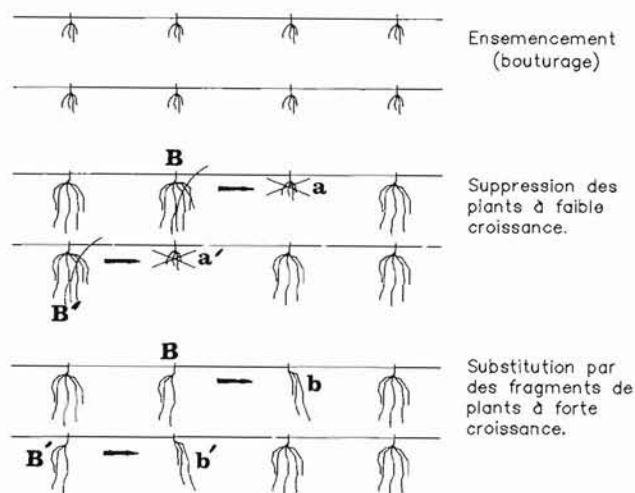


Figure 64 – Entretien de la culture.

Une fois le bouturage réalisé, l'algoculteur surveille l'évolution de la croissance. Lorsqu'un plant (a et a') se signale par un développement trop lent, il est récolté et remplacé par une nouvelle bouture (b et b') prise sur un plant montrant une forte productivité (B et B').

libérée. Tout le thalle peut ainsi se morceler. Lorsque le phénomène apparaît sur quelques plants, il s'étend rapidement à la plupart du peuplement. Aussi a-t-on pensé d'abord qu'il s'agissait d'une attaque par la bactérie *Pseudomonas carraghenovora* que l'on met aisément en évidence dans la zone translucide. Braud (1976) montre que cette bactérie est toujours présente aussi bien autour des plants malades que des plants sains. Uyenco *et al.* (1980) confirment que *P. carraghenovora* n'agresse le plant que si celui-ci est déjà affaibli. Le « ice-ice » n'est plus considéré comme une maladie bactérienne ou virale ; on n'a pas identifié d'agent pathogène qui pourrait en être la cause. On pense généralement qu'il s'agit d'une réaction à une situation intolérable et une tentative de l'algue pour se transporter ailleurs par reproduction végétative.

La plupart de ces problèmes qui, à terme, pourraient entraîner des pertes importantes, se signalent souvent par des symptômes précurseurs qui donnent à un cultivateur attentif la possibilité de déceler les causes et d'apporter à temps des solutions. Il est donc impératif que le fermier assure une surveillance régulière.

Récolte

La récolte a lieu avant que les thalles n'atteignent 1 200 g, c'est-à-dire 5 à 6 semaines après la pose des boutures. Au-delà de ce poids, la touffe offre une prise à la mer qui aggrave les risques de cassures et de pertes. Le moment venu, les mêmes jeunes hommes qui ont participé à l'ensemencement, toujours protégés par leur cagoule, se munissent de paniers en rotin ou de sacs en toile maintenus ouverts à la

surface de l'eau par une chambre à air gonflée ou, plus rarement, par des flotteurs en PVC. Ils détachent un à un les thalles du fil nylon en coupant le ruban et en remplissent sacs et paniers. Lorsque ces derniers sont pleins, ils les poussent, en nageant, vers la barge assurant la collecte. Là, un homme à bord soulève les récipients, les égoutte quelques instants en les maintenant au-dessus de l'eau avant de vider les algues sur le pont, puis les lance aux nageurs qui partent pour un nouveau prélèvement. Une surface de 2 500 m² est ainsi récoltée en une à deux semaines.

Jusqu'en 1987, on ne prélevait qu'une partie de chaque plant, laissant en place la partie basale suspendu au ruban, c'est-à-dire un reliquat de 150 à 200 g, pour qu'il développe une nouvelle pousse. On opérait de la même manière 5 à 6 semaines plus tard. La troisième fois, on détachait toute la touffe car, à partir de ce stade, la régénération devient trop faible pour reconstruire un plant. L'intérêt de cette pratique résidait dans le fait qu'à partir d'un même ensemencement, on parvenait à trois récoltes, ce qui était économique. Mais, on notait parallèlement une nette baisse de la qualité du carraghénane, phénomène que l'on attribua longtemps à une soi-disant dégénérescence de l'espèce. Neish (1988), en analysant les carraghénanes chez *E. cottonii*, et Tian *et al.* (1987), chez *E. denticulatum* et *E. gelatinae*, montrèrent que la méthode de récolte était seule responsable de la baisse de qualité. En effet, on coupait pour l'extraction les parties jeunes chez qui, d'une part, le carraghénane n'a pas atteint le degré de polymérisation final et, d'autre part, le pouvoir de régénération est élevé (9,2 %) tandis qu'on laissait sur le monofilament la base originelle dont le carraghénane est de haute qualité et dont le pouvoir de régénération est relativement faible (3,5 %). Depuis 1981, on opère différemment : on détache toute la touffe ; la base est destinée à l'extraction et les jeunes ramifications à la confection des boutures du nouvel ensemencement.

Séchage

Une fois récoltées, les algues sont acheminées vers les zones de séchage. Le plus souvent, le cultivateur a construit à proximité du peuplement une plate-forme sur pilotis à 3 m au-dessus de l'eau. Le plancher disjoint est constitué par l'assemblage de longs morceaux de bambou éclaté ; il forme une sorte de claie de 100 à 150 m² qui permet l'écoulement de l'eau contenue dans les *Eucheuma*. On dispose un filet à mailles fines sur le plancher ; les thalles ruisselants sont étalés à raison de 10 kg m². Il faut 2 jours pour qu'ils sèchent s'ils sont retournés régulièrement toutes les 3 à 4 h. Pour cela, il suffit de manipuler le filet que l'on secoue, ce qui élimine en même temps une partie du sable et des détritiques. La teneur en eau passe de 80 % à 8 %. Pendant le séchage et une fois séchées, les *Eucheuma* ne doivent pas entrer en contact avec l'eau douce ; à l'approche de la moindre averse, on les recouvre d'une bâche ou on enroule le filet. On sait en effet que si l'eau de pluie atteint les thalles, il y a blanchissement, dépolymérisation partielle du carraghénane (donc baisse de qualité) et surtout (ce qui est le plus important du point de vue du cultivateur) une perte de poids car des pigments et des sels minéraux sont entraînés par l'eau douce.

Préparation à la vente. Au séchage, succède le nettoyage : cette phase est importante car d'elle dépend la qualité de la matière végétale. C'est, en général, le travail des femmes. Elles secouent les algues séchées pour faire tomber le sable, enlèvent les liens, les épiphytes et toute une faune qui est restée prisonnière de la touffe au moment de la récolte : petits poissons, mollusques, bryozoaires etc. Après cette dernière opération, les algues sont mises en ballots de 100 kg (43 × 43 × 73 cm) prêts à la vente. Il en va exactement 90 par wagon ou 200 par conteneur. Le frêt étant calculé d'après le volume, le but de l'expéditeur est d'occuper le moins de place possible.

CULTURE EN INDONÉSIE

L'Indonésie a été la première contrée à exporter des *Eucheuma* (1965) prélevés dans les peuplements naturels, mais elle n'a commencé à s'intéresser à la culture de ces espèces qu'en 1984, lorsque le marché est venu très fortement demandeur, que les prix ont grimpé et que les industriels ont cherché à diversifier les sources d'approvisionnement. Elle dispose pour ce type de production d'un certain nombre d'atouts. Les conditions hydrologiques et physicochimiques sont favorables puisque les *Eucheuma* y vivent naturellement. Les îles et les rivages autour de Bali offrent des surfaces convenables. Le pays n'est pas, contrairement aux Philippines, sur la route des typhons, d'où un hydrodynamisme modéré. Ainsi, alors qu'aux Philippines on a préféré *E. cottonii* (plus résistant aux chocs) à *E. denticulatum*, en Indonésie on s'est orienté plutôt vers la production d'*E. denticulatum*.

En 1987, l'Indonésie a obtenu 2200 t (sec), en 1988 3300 t ; on annonce 6312 t pour 1990, dont 4500 t d'*E. denticulatum* (72 %) et 1812 t d'*E. cottonii* (28 %). La technique de culture la plus employée est copiée sur le système philippin : le monofilament tendu entre des piquets. Mais les modules sont construits à un niveau bathymétrique plus élevé : à basse mer de vive eau, les touffes ou une partie des touffes sont exondées tandis que le monofilament est hors de l'eau. Les lignes sont à 20 cm les unes des autres au lieu de 75 cm, et les thalles espacés de 6 à 8 cm au lieu de 15, d'où l'impression de champs extrêmement denses et un taux de croissance plus faible qu'aux Philippines, 2 % pour *E. denticulatum*, 4,7 % pour *E. cottonii* (en moyenne).

Il est de plus en plus fréquent que des modules soient construits dans la zone intertidale, c'est-à-dire dans l'espace découvrant totalement quand la mer se retire. Pour éviter que les boutures ne soient pas trop exposées à l'air, on installe autour des champs une palissade de bambous dont la base soutient un remblai de sable et de graviers ou de galets ; le but est de créer une mare résiduelle d'eau de mer dans laquelle les algues continueront à baigner malgré le flux descendant. Un filet à mailles de 10 à 12 cm est calé en deuxième ligne pour retenir les thalles brisés que le courant pourrait entraîner. En fait, en Indonésie, l'exondation n'est supportable que parce que les marées basses de vive-eau ont lieu tôt le matin ou dans la nuit alors que les conditions climatiques sont encore modérées ; le contexte est différent aux Phi-

lippines où les grandes marées se produisent au milieu de la journée lorsque température et ensoleillement sont à leur apogée.

Il existe d'autres procédés « hybrides » dérivés à la fois de la technique du filet et du radeau (Figure 65). Garrigue (1989) en décrit deux sortes : le radeau flottant

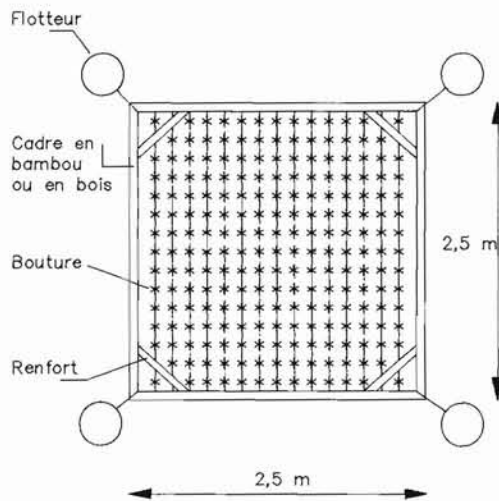


Figure 65 – Type de radeau utilisé en Indonésie.

La culture est réalisée sur des monofilaments tendus sous le radeau. L'intérêt du système réside dans le fait que les radeaux peuvent être amenés à terre pour le bouturage, ou retirés dans une zone protégée en cas d'avis de tempête.

et les longues lignes flottantes. Chacun correspond à un type de site, les radeaux pour les zones protégées peu profondes, les lignes flottantes pour les lieux exposés et profonds. Dans les deux cas, l'ancrage doit être d'une extrême solidité ; le plus souvent, par précaution, on le double (sud de Bali). Les radeaux sont formés de cadres en bambou couvrant $6,25 \text{ m}^2$ ($2,5 \times 2,5 \text{ m}$) avec un flotteur aux angles. Chaque cadre contient 15 lignes supportant chacune 15 boutures, soit 225 boutures par radeau. Cinq cadres sont reliés entre eux par une corde en nylon : ils constituent un « module » ; douze « modules » forment un « bloc ». Une famille possède en général six « blocs », soit 5000 m^2 . L'organisation de la culture se fait comme aux Philippines : lorsque l'on termine l'ensemencement du sixième « bloc », le premier est prêt à être récolté et réensemencé, ce qui prend une semaine. La semaine suivante sera consacrée au deuxième « bloc » et ainsi de suite (Figure 66).

Les lignes flottantes sont constituées d'un ensemble de 15 à 20 lignes en monofilament, placées parallèlement les unes aux autres et au courant, espacées d'environ 40 à 50 cm. Une tige en bambou, disposée à chaque extrémité et tous les 5 m perpendiculairement aux lignes, assure la flottaison et le maintien du parallélisme. Les quatre coins sont ancrés à des plots en béton de 500 kg (Figure 67). L'intérêt de ces systèmes flottants réside dans le fait qu'on peut y travailler quel que soit le niveau de la marée. En cas de gros temps persistant, on a même la possibilité de les tirer au rivage avec un bateau après avoir largué les orins d'ancrage, puis de les

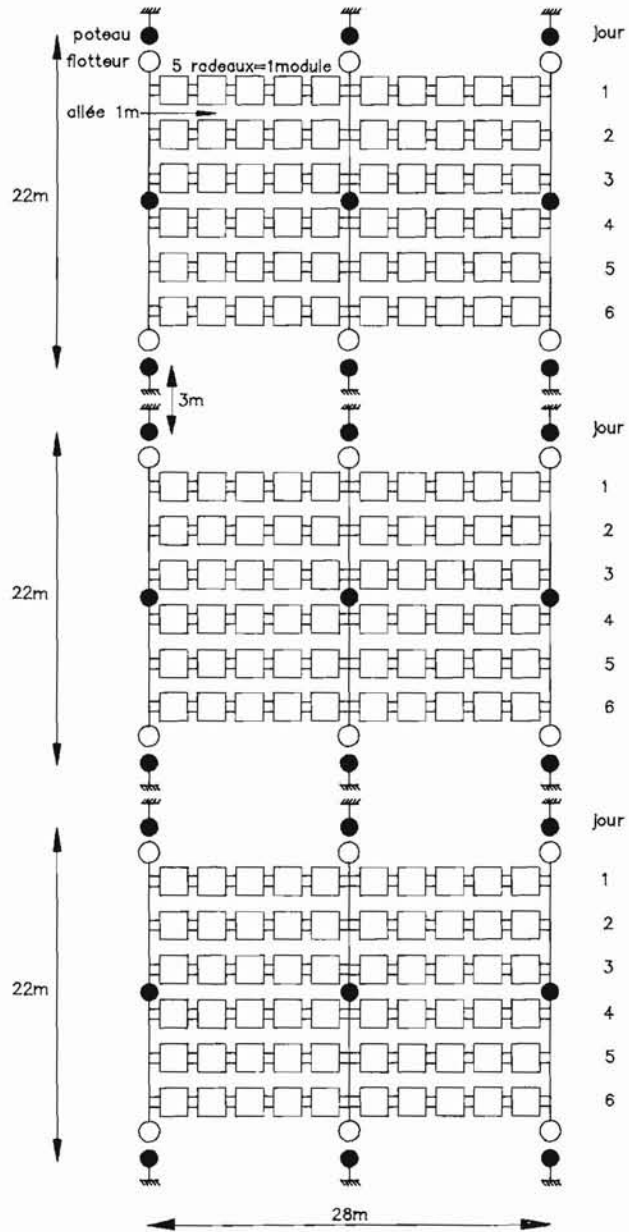


Figure 66 – L'organisation d'une exploitation en radeau en Indonésie.
 La répartition par 6 correspond au fait que l'on s'occupe du même radeau toutes les 6 semaines.

ramener, l'ensemencement ou la récolte effectué. A quelques boutures près, ils contiennent par unité de surface le même nombre de plants que le système philippin.

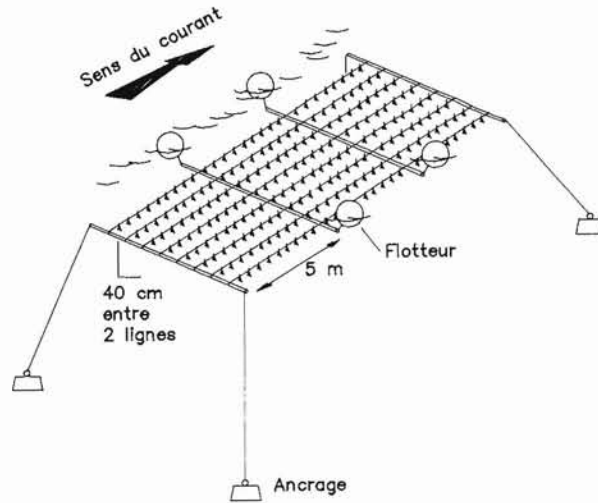


Figure 67 – Lignes flottantes en Indonésie.

On observe également ce type de construction dans le sud des Philippines (d'après Garrigue, 1989).

CULTURE EN CHINE

La Chine s'est orientée dès 1960 vers la culture d'*Eucheuma gelatinae* et *E. okamurai* qui vivent naturellement dans le sud du pays ainsi qu'autour des îles d'Hainan et Xisha. La première méthode utilisée a consisté à découper des thalles en morceaux de 10 à 12 g et à les disperser au hasard du fond marin. L'année suivante, des plongeurs venaient récupérer les touffes qui s'étaient formées. Les résultats furent en fait assez décevants : la plupart des fragments disparaissaient, soit consommés par les poissons et les échinodermes, soit emportés par le courant ou enfouis dans le sédiment.

Depuis 1974, on fixe chaque bouture à un morceau de corail mort du genre *Goniastrea*, *Acropora*, *Pocillopora* ou *Platygyra*. Les fragments ainsi lestés sont déposés sur le fond par des plongeurs à raison de 9 à 10 par m² : le crampon se développe en quelques jours et fixe l'algue au corail. Les plongeurs surveillaient fréquemment le site pour éliminer algues concurrentes et prédateurs de tout ordre. Selon Sijian et Ping (1984). Le rendement se situe entre 4 et 7,5 t à l'hectare (en poids frais).

En 1986, Wu a proposé un autre procédé qui prend de plus en plus d'extension : les fragments d'*Eucheuma* sont attachés tous les 5 cm sur un cordage de 5 mm de diamètre qui est ensuite tendu verticalement par un poids de 500 g. Les cordages verticaux, espacés de 60 cm, viennent se raccorder sur un orin horizontal maintenu en surface par une ligne de flotteurs. Sur chaque cordage vertical, la première bouture est placée à 60 cm de la surface, la dernière à 4 m. Ce dispositif a l'avantage de maintenir la culture hors de portée des oursins et des étoiles de mer, de demander relativement peu de place et de permettre un balancement favorable à la croissance des algues. Néanmoins, en cas de mer houleuse, le mouvement provoque des chocs et des frottements entre cordages verticaux, d'où des pertes parfois importantes. La solution a consisté à porter à 2, puis à 4 kg le poids de tension et, par voie de conséquence, à augmenter la flottaison en multipliant les flotteurs. La production est relativement faible (2 %) car, si les boutures près de la surface se développent rapidement, celles attachées plus profondément ne reçoivent pas assez de lumière pour parvenir à la croissance maximale. L'étendue du peuplement (250 hectares en 1988) permet une récolte annuelle avoisinant selon les années les 180 à 250 t (sèches).

ESSAIS DE CULTURES HORS DE LA ZONE ASIATIQUE

Tandis que se développait la culture aux Philippines, puis en Indonésie, sur les larges surfaces à faible profondeur dont ces pays bénéficient, nombre de travaux ont été réalisés en d'autres lieux pour apprécier la possibilité de produire des *Eucheuma* hors de la sphère extrême-orientale. La plupart fut menée directement ou indirectement jusqu'en 1981 par le laboratoire d'Algologie appliquée de l'Institut scientifique et technique des pêches maritimes, puis par celui de l'Ifremer (France).

Module suspendu

Braud *et al.* (1975-1976) autour des îles Musha au large de Djibouti, puis Barbaroux *et al.* (1984) aux Antilles (mer des Caraïbes) ont mis au point un module de 50 m × 50 m de côté, permettant la culture au-dessus de fonds supérieurs à 10 m. La figure 68 schématise le montage en question et en donne une vue aérienne. Il se compose d'un cadre souple fait uniquement de cordages, suspendu à 90 cm de la surface par quatre flotteurs principaux en polystyrène aux angles et un certain nombre de flotteurs secondaires. Les cordages latéraux du cadre mesurent 50 m de long et 12 mm de diamètre. A chaque angle, des plots de 150 kg, reliés au flotteur d'angle par un orin (diamètre 12 mm) en polypropylène, tendent et ancrent l'ensemble dont la surface utile s'étend sur 2500 m².

Sur ce cadre, viennent s'appuyer les cordelettes de culture (50 m de longueur, 3 mm de diamètre) en nylon bitumé, espacées les unes des autres de 50 cm. Trois cordages transversaux perpendiculaires aux cordelettes complètent le dispositif : ils

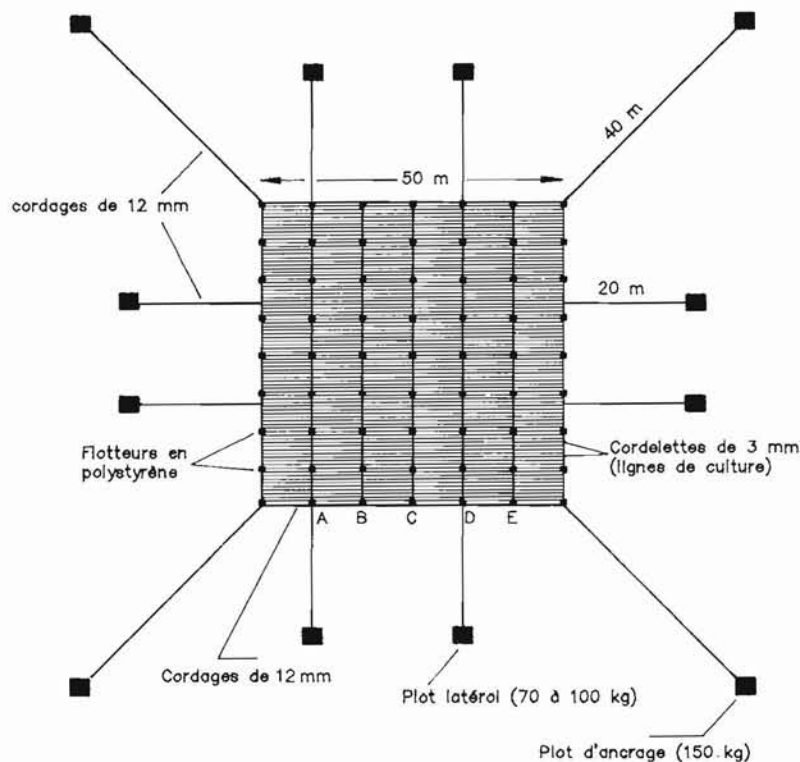


Figure 68 – Plan du dispositif flottant construit à Djibouti au-dessus des fonds de 20 m pour les essais de culture d'*Eucheuma spinosum* et d'*E. cottonii*.

La croissance obtenue était comparable à celle notée aux Philippines.

ont pour rôle de maintenir le parallélisme et de renforcer la stabilité du module grâce aux plots d'ancrage auxquels ils sont reliés. Les 99 lignes utilisables peuvent porter de 19 000 à 22 000 boutures. On a évité les manilles, les chaînes, les bambous, les tubes en PVC qui auraient alourdi et raidi la structure. De ce fait, cette dernière suit harmonieusement le mouvement des vagues.

Ce module est d'un coût plus élevé que le type philippin, mais il a l'avantage d'être utilisable quelle que soit la profondeur et la nature du substrat. A Djibouti, on obtenait par cette technique des croissances supérieures à celles notées en Asie : 6 à 8 % pour *E. cottonii* et 3,3 à 4 % pour *E. denticulatum*, sans doute parce que le volume d'eau en face chaque bouture et les échanges avec le fond sont plus importants. Il n'était pas rare d'obtenir en 2 mois, à partir d'une bouture de 50 g, des touffes de 3 500 à 4 000 g. En outre, il n'y a jamais eu durant toute la période des essais ni « Ice-Ice », ni autres maladies et *E. denticulatum* portait des spores à longueur d'année. Les résultats étaient tels que l'industrie française des carraghénanes envisageait en 1976 de lancer une exploitation d'*E. denticulatum* sur 400 hectares. Mais, l'accession du pays à l'indépendance, la perspective de guerres tribales, les mouvements

de troupes dans les régions voisines (Ogaden, Somalie, Erythrée), le désintéressement des Autorités, le peu de motivations des habitants, tous ces éléments finirent par décourager les décideurs. Nul doute que Djibouti a laissé passer là la chance de devenir la 2^{ème} région au monde productrice d'*Eucheuma*.

Module en filet à petites mailles

En Guadeloupe, Barbaroux *et al.* (1984), reprenant une idée d'Amat (1981), ont testé, sur les fonds de plus de 10 m, la technique du « filet suspendu ». Ils ont employé un filet à petites mailles (3 cm) soutenu à 1 m de la surface par des flotteurs en polystyrène et ancré par des plots de 2 tonnes. L'ensemble est lourd et n'est applicable qu'en zone relativement calme ; par mer houleuse, il serait détruit ou emporté. L'objectif était de fixer les boutures, non par un lien du type « tie-tie », mais en les maillant dans le filet. Le rendement est comparable à celui du module flottant à cela près qu'il n'y a pas de perte. En effet, si on estime de 16 à 20 %, les disparitions de boutures sur le module flottant, là, le pourcentage est nul car chaque fragment, en se développant contre le filet, s'y fixe fortement par des crampons secondaires. Pour la récolte, il suffit de ramener le filet à terre et pour le séchage, de l'étendre horizontalement à un mètre du sol.

Poches

Il faut signaler le procédé essayé par Barbaroux *et al.* (1983, *com. pers.*) à l'île de la Désirade dans l'anse du « souffleur », car la technique permet la culture en milieu agité et pourrait être automatisée. Le principe consiste à enfermer la bouture dans une poche en nylon nortène de 3 cm de maille (fil de 1,5 mm de diamètre). On opère de la façon suivante : le filet se présente sous forme d'une gaine que l'on enfle en la plissant en accordéon sur un tube en PVC : 20 m de gaine pour 60 cm de tube ; un manipulateur, à l'extrémité aval du tube, tire la gaine sur 20 cm ; une personne située en amont pousse un fragment d'*Eucheuma* dans le tube jusqu'à ce que la bouture tombe dans la gaine tirée. Le manipulateur aval place une agrafe ; il tire une nouvelle longueur de 20 cm de gaine et ainsi de suite (Figure 69).

En zone calme, la gaine se recouvre rapidement d'autres algues (*Laurencia*, *Hypnea*) et d'animaux sessiles, ce qui obstrue les mailles, empêche la circulation de l'eau et la pénétration de la lumière dans la poche : la bouture végète un moment puis se désagrège. Par contre, en zone battue, là où les boutures suspendues seraient inévitablement brisées et emportées, la poche en nylon permet de les retenir en parfait état et à la bonne place. Le rendement reste cependant modeste (2 % pour *E. denticulatum*, 4 % pour *E. cottonii*).

L'étude des coûts (Barbaroux, 1983, *com. pers.*) montre nettement que le système philippin est deux fois moins coûteux que le module suspendu, quatre fois moins cher que le filet flottant ou le procédé en poche. Mais, il n'est utilisable que si le fond ne dépasse pas 3 m à marée haute.

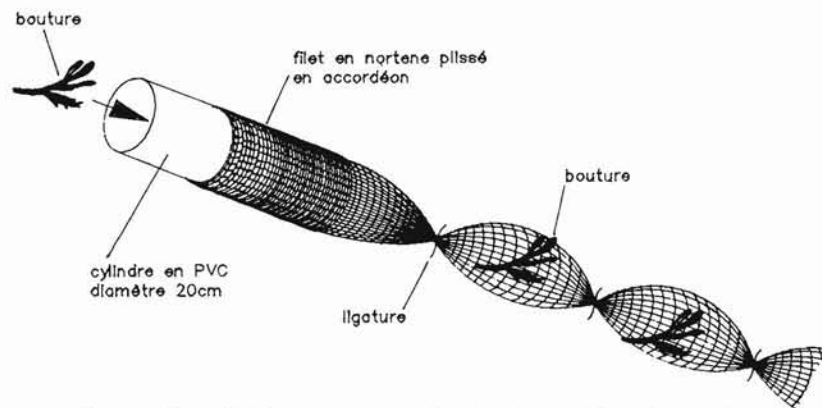


Figure 69 – Technique de confection des poches de nortène.
Cela protège les boutures dans les zones agitées.

IMPACT ÉCONOMIQUE DE LA CULTURE

PRODUCTION

La croissance des *Eucheuma* varie selon l'espèce, la variété, le lieu, la saison et le soin avec lequel le cultivateur gère sa concession (Figure 70). Parker (1974) et Doty (1983b, 1987) estiment que le taux de développement journalier d'*E. cottonii* classique aux Sulu peut aller de 2 à 5 % avec une variation saisonnière de 3,3 % en été, 4,98 % en automne, 5,76 % en hiver. Pérez constate à Djibouti (non publié) une moyenne de 5 % avec 1,5 à 2 % pendant les deux premières semaines, 8 à 9 % par la suite. Seul *E. alvarezii* dépasse 6 % aux Philippines en été et 4,5 % en hiver. Pour *E. denticulatum*, Dawes (1981) donne 1 à 2 % en Floride, Glenn *et al.* (1981), 3,5 % aux Sulu ; Pérez et Braud (1976) obtiennent aux îles Musha (Mer Rouge) 2,7 à 3,3 %. Barbaroux *et al.* (1984) 1,5 à 2 % aux Antilles. *E. gelatinae* a un développement plus lent ; selon Liu et Zuang (1984), le taux de croissance ne dépasse pas 0,6 %. Le tonnage récolté par hectare et par an se situe entre 12 et 36 t (poids sec) pour *E. cottonii*, 7 à 18 t pour *E. denticulatum*, 1 à 2 t pour *E. gelatinae*. On signale (Doty, 1973b) des records de 104 t ha⁻¹ an⁻¹ pour *E. cottonii* et 60 t ha⁻¹ an⁻¹ pour *E. denticulatum*.

En 1990, la production issue de la culture a atteint 55 000 t sur une superficie estimée à 2 600 ha. Elle se répartit en 48 500 t pour les Philippines (Llana, 1990), 6 312 t pour l'Indonésie (Mintardjo, 1990) et 180 à 250 t (Wu, 1990 *com. pers.*) pour la Chine.

Le prix mondial varie avec la qualité mais aussi, et surtout, avec l'ampleur de la demande. Le problème réside dans de fortes fluctuations, notamment entre 1976

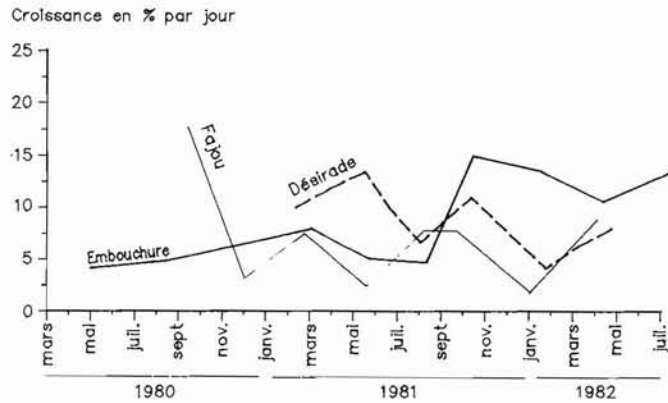


Figure 70 – Courbes retraçant les taux de croissance enregistrés pour *E. denticulatum*.

Essais effectués aux Antilles dans des conditions de culture différentes par Barbaroux *et al.* (1984). Les valeurs sont inférieures à celles obtenues par Perez à Djibouti (1975) et Doty aux Philippines (1983).

et 1982. En effet, la culture s'étant développée très rapidement, la production devint un temps supérieure aux besoins : les cours tombèrent à 1 200 F la tonne pour *E. cottonii* et 1 400 F la tonne pour *E. denticulatum*. Démotivés par la baisse des prix, de nombreux fermiers arrêterent de produire alors que l'industrie des carraghénanes trouvait de nouvelles utilisations pour le polysaccharide : entre 1982 et 1984, on passa de 1 200 produits composés avec des carraghénanes à plus de 4 000. Du même coup, les prix s'élevèrent, la récolte ne pouvant plus satisfaire la demande. On assiste depuis 1985, de façon cyclique, à ce type d'évolution où les prix flambent puis chutent, où les fermes se multiplient ou disparaissent. La valeur de la récolte voisine les 27 millions de dollars pour les Philippines (Mintardjo, 1990), 2 millions de dollars pour l'Indonésie (Llana, 1990).

En 1988, *E. cottonii* se négociait à 3 500 F (F.O.B) la tonne et *E. denticulatum* à plus de 5 000 F. On a même appris que certaines compagnies achetaient les lots avant qu'ils ne soient totalement secs de façon à devancer les concurrents. Il faut ajouter 1 000 F de transport entre le pays exportateur et l'usine de traitement (États-Unis, France ou Danemark).

En 1990, le prix de la tonne d'*E. cottonii* dépassait les 5 000 F alors qu'en 1991 on pouvait l'obtenir pour 1 500 F.

Les trois principales sociétés mondiales qui achètent les *Euचेuma* et en assurent le traitement sont :

- *Marine Colloids Industry* (M.C.I.), société américaine possédant quatre usines aux États-Unis et une au Danemark pour les carraghénanes raffinés, deux aux Philippines et en Indonésie pour les carraghénanes semi-raffinés. M.C.I. traite 50 000 t d'algues par an (poids sec).
- *Copenhagen Pectin Factory Ltd.* (K.P.F), société danoise, comprenant trois usines (Danemark, Chili et Indonésie); elle a besoin annuellement de 23 000 t d'algues par an (poids sec).

– *Sanofi Bio Industrie* (S.B.I.), société française établie dans le Cotentin; elle utilise un peu plus de 10 000 t d'algues par an (poids sec).

Sur ces tonnages, donnés en équivalent sec, 80 % sont des *Eucheuma*, dont 70 % de l'espèce *E. alvarezii* et 12 % de l'espèce *E. denticulatum*.

IMPACT SOCIAL

Le fermier reçoit 10 à 20 % du prix d'exportation, soit 350 F à 700 F la tonne lorsqu'il vend du « *cottonii* » sec et propre, entre 600 et 700 F la tonne pour *E. denticulatum*, ce qui lui permet un revenu trois fois supérieur à celui d'un agriculteur. Il lui devient possible d'accéder à certains types de confort (télévision, transistor, maison individuelle même pour certains), de moderniser ses installations ou de participer à l'aménagement du village (distribution d'eau, récupération des détritiques, canalisation d'égouts, centre de santé).

IMPACT NATIONAL

Il existe en fait trois types d'exploitation :

– *L'exploitation familiale* : les femmes et les enfants s'occupent du bouturage et de l'entretien des modules ; les hommes restent pêcheurs ; ils interviennent lors de l'aménagement du site, pour de grosses réparations consécutives à des coups de mer, au moment de la récolte et de la vente. En outre, ils prélèvent dans les peuplements cultivés les animaux comestibles attirés par les *Eucheuma* ou la faune que les algues abritent : les oursins, par exemple, très prisés aux Philippines, constituent un revenu non négligeable. La concession s'étend en moyenne sur un quart d'hectare, rarement un demi. C'est grâce à près de 7 600 fermes de ce modèle que sont obtenus les 80 % de la récolte nationale. Les coûts de production sont bas (100 F la tonne) et l'algue est de qualité.

– *L'exploitation type « entreprise »*, constituée par un patron possédant 4 à 5 hectares et par des ouvriers. Les coûts de production sont plus élevés (170 F la tonne).

– *L'exploitation d'État* établie sur de grandes surfaces (10 hectares) dont les Pouvoirs Publics confient la gestion à des fonctionnaires. Les coûts de production peuvent aller de 195 à 230 F la tonne.

Doty (1988) remarque que lorsqu'un ouvrier de la ferme d'État produit 1 à 2 kg d'*Eucheuma*, l'exploitant de la ferme familiale en obtient 2 à 3.

La culture crée aussi des emplois induits :

– les « *regroupeurs* » qui se chargent parfois du nettoyage des algues et de l'extraction du carraghénane semi-raffiné; le regroupeur de base est généralement le chef ou le responsable du village ;

– les *transporteurs* qui amènent la récolte aux points de rassemblement ;

– les *dockers* qui chargent les bateaux en partance pour l'Occident.

En outre, les grandes compagnies internationales rémunèrent directement des « contrôleurs » mandatés pour effectuer les achats nécessaires et assurer la régularité d'un approvisionnement de qualité. La plupart des intermédiaires appartiennent à la société philippine Shemberg Marketing Co, qui est devenue un organisme très influent tant aux Philippines que dans le reste de l'Asie aux travers de ses multiples activités. Elle possède, en effet, ses propres exploitations d'algues ; elle passe des contrats d'achat avec les producteurs ; elle aide par des prêts et des crédits les nouvelles installations ; elle conditionne les algues et assure la semi-extraction ; enfin, elle joue un rôle essentiel dans la régulation du marché.

Aux Philippines (et prochainement en Indonésie), une partie importante de la production est transformée sur place en carraghénane semi-raffiné, ce qui a constitué le premier échelon de valorisation au profit du pays producteur. Le deuxième échelon a consisté, dès 1985, à la mise en route de petites usines utilisant les carraghénanes pour la fabrication de sucreries (sucre d'orge, bonbons, sucettes glacées, etc...) destinées au sud-est asiatique et aux États-Unis. Le prochain échelon est actuellement en négociation : l'installation à proximité des lieux de production d'usines permettant d'extraire le carraghénane raffiné et de l'adapter à chacune des multiples utilisations existantes. Au terme de cette évolution, le pays producteur de la matière première en tirera la plus value maximale.

En contre-partie des incidences positives, on doit noter deux conséquences plutôt négatives de la culture des *Eucheuma*. La première réside dans le fait que la perspective d'un substantiel revenu a attiré, dans les zones où elle s'exerce et dans les zones où elle est possible, une multitude de candidats cultivateurs et d'ouvriers en quête de travail. Aussi, là où habitaient 700 personnes en équilibre avec l'environnement, on en compte maintenant 10 à 12 fois plus, vivant dans des conditions précaires car l'évolution des structures ne se fait pas aussi vite que la concentration démographique. La seconde concerne le recours aux enfants pour le bouturage et la récolte, conséquence considérée par certains comme une atteinte à la dignité humaine.

PERSPECTIVES

L'extension prise par la culture des *Eucheuma* aux Philippines et son impact largement positif sur le plan économique et social incitent d'autres pays du tiers monde, possédant des conditions hydrologiques convenables et une main-d'œuvre disponible, à se tourner vers ce type d'activité, quitte à importer, s'ils n'en disposent pas naturellement, les boutures de départ. La production mondiale de carraghénophytes voisine 640 000 t pour des besoins supérieurs à 860 000 t. La demande en carraghénophytes est en progression de 4 à 5 % par an ; il y a donc de la place pour de nouveaux pays producteurs.

L'expérience philippine permet de tirer deux réflexions fort instructives, l'une à l'attention de ces pays là, l'autre à l'attention des organismes mondiaux d'aide au développement. La première concerne le système de production le plus actif : il est clair que c'est celui constitué par la petite entreprise libre, propriété commune de

quelques participants dans laquelle chacun, étant intéressé au résultat, apporte le maximum d'efforts et de soins. Le monopole d'Etat ou les fermes étatisées ne conduisent qu'à une production coûteuse, de qualité médiocre et, de ce fait, peu compétitive, c'est-à-dire à l'échec à court terme. La deuxième réflexion s'adresse à certains experts, qui, considérant cette culture de carraghénophytes comme une exploitation déguisée des pays « pauvres » par les pays « riches », lui refusent les soutiens qu'elle serait en droit d'espérer. Les Philippines et l'Indonésie apportent la preuve que l'impact de cette activité est loin d'être négligeable.

Certes, dans un premier temps, tant que le pays producteur ne dispose que de peu d'algues, il a le recours de les vendre à l'exportation ; mais si, par la suite, à la faveur des bénéfiques, il accroît sa production, il arrivera à un niveau où celle-ci sera suffisante pour justifier l'installation de ses propres usines de traitement à proximité des cultures. Aussi, est-il souhaitable que les organismes d'aides au développement encouragent et favorisent ce type de culture, tout en surveillant l'évolution du marché avec beaucoup d'attention de façon à éviter que la production ne dépasse la demande. L'avenir dans ce domaine est en effet difficile à prévoir. A l'analyse de certains indices, on serait poussé à penser que l'évolution se fera à la fois sur plusieurs plans, bathymétrique, géographique, social et génétique.

* Sur le plan des espaces

La culture des *Eucheuma tendra*, selon Neish (1988), à s'établir dans la zone intertidale, pratique qui se manifeste déjà largement en Indonésie. Les champs seront construits au milieu d'étangs artificiels créés à l'aide de palissades de bambous et de remblais de galets retenant l'eau de mer au moment du reflux. Les raisons de cette extension à la zone exondable sont l'insuffisance de la place disponible, la possibilité de travailler plus aisément que dans les espaces constamment immergés, la rareté des herbivores marins qui hésitent à s'approcher de la rive.

* Sur le plan géographique

Il est fort probable que des centres de production apparaîtront en dehors de la sphère asiatique. Des essais ont eu lieu à Djibouti, au Mozambique, à Mayotte, aux Fidji, à Hawaï, aux îles Maldives, en Polynésie et à Madagascar. Dans certains de ces points, les résultats ont été très encourageants, parfois même exceptionnels. S'il n'y a pas eu pour l'instant de suite, il faut en chercher les raisons dans le désintéressement des autorités locales et dans la vétusté des infrastructures (difficultés de communications, absence de courrier, de téléphone, de matériel élémentaire) qui a rebuté les entrepreneurs. Mais, depuis la prise de conscience du succès philippin, le comportement des uns et des autres est en train de changer.

* Sur le plan social

Les cultivateurs des Sulu ont pris conscience lors de la chute des cours en 1981 et lors de détérioration par le «ice-ice» en 1983, qu'il y avait intérêt à conduire plusieurs activités simultanément : la culture des *Eucheuma*, la pêche d'espèces sauvages, l'élevage dans des mares artificielles de poissons nourris à l'*Eucheuma*.

Ces trois activités amèneront un revenu plus élevé. Lorsque l'une d'elles posera problème, les deux autres serviront de recours. Ainsi, en cas de mévente des *Eucheuma* ou de marché peu propice, le fermier pourra sans crainte attendre de meilleures conditions, alors que jusqu'ici, pris à la gorge, il était obligé de vendre à bas prix. Des expériences ont lieu pour associer à la culture des *Eucheuma* celle d'une autre algue donnant un carraghénane de type lambda : il s'agit de *Gigartina* sp. Ainsi, la ferme devrait devenir une entreprise où polyculture (*Eucheuma-Gigartina*), pêche et pisciculture seront harmonieusement associés.

* Sur le plan génétique

Le croisement entre plus de 23 variétés d'*Eucheuma cottonii* a permis d'arriver à l'espèce performante *E. alvarezii* ; mais, les tentatives avec *E. denticulatum* se sont soldées par un échec. Les modifications découlant d'études génétiques ne sont pas envisageables actuellement. Le cycle de reproduction des *Eucheuma* comporte encore beaucoup trop de taches d'ombre. On ne sait si les gamétophytes mâles existent vraiment. On ne comprend pas pourquoi à partir d'éléments reproducteurs émis par sporophytes, on obtient encore des sporophytes au lieu de gamétophytes (Braud *et al.*, 1976). On constate sans pouvoir avancer une explication que les plants en culture sont pour la plupart stériles aux Philippines alors qu'à Djibouti ils restent fertiles toute l'année. Certains soupçonnent l'émission de conidies chez *E. denticulatum* ; d'autres comme Doty (1988) l'existence de formes de résistance chez *E. alvarezii*. Dans certaines populations, les sporophytes dominant (99 %) par rapport aux gamétophytes (1 %) ; dans d'autres, le rapport est inverse. En fait, les chercheurs n'ont pas prêté attention à ces phénomènes sans doute parce qu'il n'existe pas beaucoup de motivations pour modifier une technique de culture simple, efficace, utilisant beaucoup de main-d'œuvre, précisément dans les pays où celle-ci est nombreuse et peu coûteuse (moins de 600 F/mois).

Dans les contrées à main-d'œuvre chère, la culture des *Eucheuma* ne sera jamais économiquement viable même s'il y a des surfaces propices et si l'espèce est déjà présente dans la nature. Par exemple, aux Antilles, avec un salaire moyen de 4 000 F, il faudrait que la croissance d'*E. denticulatum* soit 15 fois supérieure à celle notée aux Philippines pour espérer pouvoir vendre la production sur le marché mondial : or, elle n'est que de 2 %. Rien ne permet de penser, que, même si on parvenait à remplacer le bouturage par un ensemencement au moyen de spores, de zygotes ou de conidies, on modifierait cette situation. En effet, à partir d'une bouture, on obtient un plan récoltable en un peu plus d'un mois ; à partir d'une cellule, il faudrait 6

à 7 mois au moins. Le seul espoir serait de parvenir à automatiser l'ensemencement. Il semble qu'on en soit loin.

Mais, dans ce domaine de la culture algale en pleine mutation, où tout est en perpétuel bouillonnement, où une technique non rentable aujourd'hui peut demain le devenir suite à la découverte d'un nouveau matériau, de l'isolement d'une nouvelle souche ou de l'identification d'un nouveau procédé, il faut rester très prudent et humble dans les prévisions à long et même moyen terme. Qui aurait prévu en 1965 l'essor qu'a pris la culture des *Eucheuma* ainsi que son influence dans la zone du sud-est asiatique et sur le marché mondial des algues ?

CHAPITRE VI

LA CULTURE INFORMATISÉE DE *CHONDRUS CRISPUS* (L.) STACKHOUSE

L'algue *C. crispus* Stackhouse est à l'origine de l'industrie des carraghénanes. Apparue vers 1935 aux Etats-Unis, celle-ci se structura surtout au cours de la seconde guerre mondiale lorsque les phycocolloïdes japonais commencèrent à manquer.

C. crispus et l'espèce « compagne » *Mastocarpus stellatus* (= *Gigartina stellata*), constituèrent la presque totalité de l'approvisionnement des usines jusqu'en 1960, période à laquelle on identifia d'autres carraghénophytes et où on commença à cultiver deux d'entre eux, *Eucheuma denticulatum* et *Eucheuma cottonii*, dans le Sud-est asiatique. Cette nouvelle source présente deux avantages manifestes. En raison du faible coût de la main d'œuvre dans cette région, les *Eucheuma* reviennent à un prix extrêmement bas. De plus, chaque espèce ne contient qu'un seul carraghénane, ce qui évite les traitements nécessaires pour séparer chaque type lorsque l'espèce en contient plusieurs, comme c'est le cas de *C. crispus*.

En Occident, le prix de *C. crispus* dut, pour rester acceptable, s'aligner sur celui des *Eucheuma* ; la cueillette, déjà épisodique et difficile, devint peu rentable. L'activité disparut dans un grand nombre de pays ; la récolte française baissa de 2 500 t (poids sec) en 1971 à 950 t en 1990. Celle du Canada de 12 000 t à 6 000 t. De même, l'Espagne et le Portugal ont eu beaucoup de mal à maintenir leur exploitation. Conséquence de ces deux tendances, *C. crispus* ne représente plus en 1990 que 10 % de la matière végétale utilisée par l'industrie française et moins de 2 % de l'approvisionnement des concurrents américains et danois.

Paradoxalement, c'est cette situation qui a motivé l'effort vers la culture de cette espèce. Les usines de transformation se sont rendues compte qu'elles étaient devenues si tributaires des importations de l'Extrême-Orient que leur avenir s'en trouvait fragilisé ; elles dépendent pratiquement, en effet, d'une seule source d'approvisionnement éloignée et incertaine. Les pays producteurs, conscients de leur force économique, en profitent pour imposer leurs prix et pour poser des conditions de plus en plus contraignantes jusqu'à exiger l'extraction et le conditionnement sur place des carraghénanes. On comprend le souhait des industriels européens et américains de disposer d'un approvisionnement de rechange et de sécurité. Dès lors, l'objectif a consisté à obtenir en Occident une culture de carraghénophytes à un prix de revient comparable à celui de la production du Sud-Est asiatique malgré la différence consi-

dérable dans le coût de la main-d'œuvre. Nous analysons comment la recherche a pu y parvenir.

Trois éléments fondamentaux sont entrés en ligne de compte.

- Le choix de *C. crispus* motivé par les caractéristiques biologiques de cette algue, la découverte de variétés à forte croissance fournissant un seul type de carraghénane et la possibilité d'obtenir du lambda carraghénane, rare par ailleurs, alors que *C. crispus* en renferme une teneur appréciable.
- La mise au point d'une technique de production en bassin capable d'atteindre, grâce à l'utilisation judicieuse d'engrais, des paramètres hydroclimatiques et des potentialités de l'algue, des rendements comparables à ceux de l'agriculture la plus performante.
- L'automatisation de la plupart des opérations au moyen de l'ordinateur réduisant considérablement le poste « main-d'œuvre ».

Contrairement à ce que nous craignons au départ, il n'y a pas eu de difficulté pour regrouper les informations considérées par certains comme confidentielles. Bizarrement, les renseignements concernant le procédé utilisé par telle ou telle entreprise ont été obtenus chez les concurrents et réciproquement. Le fait qu'il n'y a donc pas apparemment de domaine « top secret » nous permettra un examen aussi exhaustif que possible de cette nouvelle phyco-culture informatisée, qui, bien qu'à peine sortie du domaine expérimental, donne déjà, appliquée à échelle industrielle, des résultats remarquables dépassant les espérances. Les capacités biologiques et biochimiques de l'algue *C. crispus* n'y sont évidemment pas étrangères. Néanmoins, la technique pourrait être applicable à d'autres espèces, moyennant quelques adaptations. C'est en cela aussi qu'elle est intéressante à analyser.

ESPÈCE *CHONDRUS CRISPUS* (L.) STACKHOUSE

POSITION SYSTÉMATIQUE

C. crispus (L.) Stackhouse est une algue appartenant à l'embranchement des Rhodophytes et à la classe des Rhodophycées, étant donné la présence dans ses cellules, associées à la chlorophylle a (Wurmsen et Ducleaux, 1921), des deux pigments caractéristiques du groupe, la phycoérythrine (rouge) et la phycocyanine (bleue) avec une forte dominance de la phycoérythrine. La teneur en biliprotéines varie selon l'exposition à la lumière et la richesse en azote du milieu. On note aussi la présence de caroténoïdes (0,01 à 0,69 mg g⁻¹) et des carotènes α et β isolés par Larsen et Haug (1956). Les éléments reproducteurs n'ont pas de flagelles.

L'aspect parenchymateux du thalle, la présence de nombreux plastes discoïdes et d'amidon extraplastidial (dit « floridéen »), l'existence de nombreux plasmodesmes établissant les liaisons entre les cellules, permettent de situer l'algue dans la sous-classe

de Floridées. Elle appartient sans aucun doute à l'ordre des Gigartinales car la reproduction sexuée fait intervenir un rameau carpogonal à trois cellules, des cellules auxiliaires et des cystocarpes possédant des filaments nutritifs. Elle fait partie de la famille des Gigartinacées (Dixon et Irvine, 1977) par la présence d'un procarpe, (rameau carpogonal portant la cellule auxiliaire). Stackhouse (1809) créa le genre *Chondrus* pour y classer les espèces

- dont le cystocarpe contient un mélange indistinct de filaments médullaires et gonimoblastiques d'où se différencient les carpospores,
- dont le cystocarpe est inclus dans la fronde et ne possède pas d'ostiole spécialisée,
- dont les tétraspoires cruciées, produites à partir des filaments médullaires de la partie haute des frondes, sont groupées en sores.

On y range sept espèces (Mikami, 1965), dont six dans le Pacifique et une dans l'Atlantique : *C. crispus*.

MORPHOLOGIE DE L'ALGUE

Le thalle de *C. crispus* est constitué de deux parties (Figure 71).

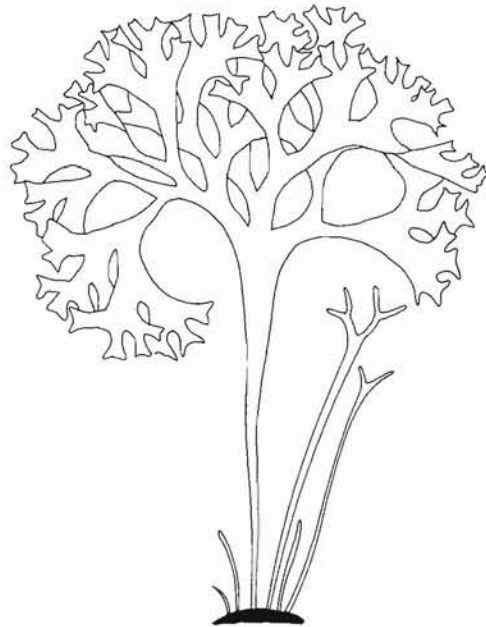


Figure 71 – Thalle de *C. crispus* avec son disque basal, une fronde adulte et ses frondes naissantes. La taille de la grande fronde se situe autour de 18-20 cm en moyenne. Un disque peut porter jusqu'à 100 frondes.

La base, plaquée contre le support, a été considérée souvent comme un simple appareil de fixation. Elle joue certes le rôle de crampon par sa face inférieure ; mais, elle continue à croître sur son pourtour jusqu'à former un disque pouvant atteindre 2 cm de diamètre (Kopp et Pérez, 1979) ; en outre, par sa face supérieure, elle donne naissance successivement à de nouvelles lames dressées. Kopp (1975) montre qu'un disque amputé se reconstitue et que le fragment sectionné est capable de régénérer un nouveau disque. Il s'agit donc bien d'un système (on ne peut parler d'organe dans le cas d'une algue) parfaitement actif.

Une partie érigée qui est formée par un bouquet de frondes à des stades différents de développement, depuis le bouton original qui se différencie du disque basal jusqu'à des lames largement étendues et divisées selon des dichotomies régulières espacées de 2 à 15 mm. On a pu compter jusqu'à 16 dichotomies (Pringle *et al.*, 1987). Les lames conservent, même lorsqu'elles sont émergées, un aspect frisé (d'où le nom spécifique de *crispus*) et un port dressé.

Taylor (1971), Prince (1971) s'accordent pour y reconnaître quatre cohortes évolutives représentées sur la figure 72. Mais, il s'agit là d'une classification subjective variant selon la période et le lieu ; tout au plus, peut-on dire, en se basant sur des études par histogrammes (Taylor et Chen, 1973 ; Kopp, 1975), que le nombre de lames décroît de la cohorte I vers la cohorte IV avec un faible pourcentage pour la dernière, car beaucoup de frondes sont arrachées, broutées ou brisées avant d'atteindre ce stade ultime, laissant sur le disque une cicatrice qui va s'estomper progressivement.

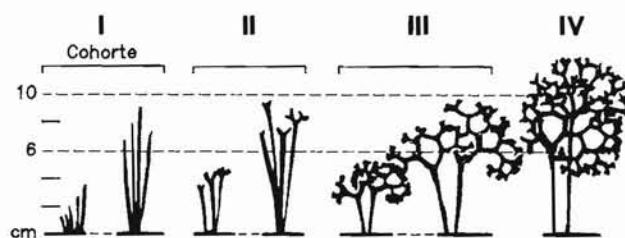


Figure 72 – Représentation des cohortes reconnues par Taylor (1959, 1971, 1972) dans une population de *C. crispus* au Canada.

Il s'agit d'une classification subjective qui peut varier selon le degré d'exposition du peuplement.

Lamouroux (1805) avait envisagé pour cette gigartinacée le nom de « *Fucus polymorphus* ». Si la dénomination « *Fucus* » était peu fondée, le mot « *polymorphus* » mettrait mieux en évidence que le qualificatif « *crispus* » le polymorphisme de cette espèce. Ce dernier est en effet tel que Stackhouse hésita entre le mot « *Chondrus* » et celui de « *Polymorpha* », que Turner (1802) et Newton (1931) crurent y distinguer neuf variétés, Lamouroux (1813) trente cinq, Lyngbye (1819) au moins sept, Rosenvinge (1931) dix, Thomas (1938) vingt-deux. On constate assez souvent que les plants fixés dans des zones battues par la houle ou tourmentées par les courants présentent des lames réduites à des axes arrondis (1 à 2 mm de diamètre) et courts

(8 à 10 cm) alors que les thalles localisés dans des lieux abrités offrent des lames étalées (jusqu'à 6 cm de largeur) et longues (22 à 25 cm). En outre, il semble que les plants deviennent plus grands et plus robustes lorsque on se rapproche de la limite des plus basses mers. Newton *et al.* (1957) ont tenté de savoir si la morphogénèse était une conséquence directe de l'environnement ou si elle était liée à la position bathymétrique sur le littoral. En fait, leurs études sur la côte du Pays de Galles les amènent à conclure qu'aucune des formes décrites n'a valeur de variété et qu'entre les plants à frondes très larges et ceux à frondes très étroites, on peut trouver toute une série d'intermédiaires souvent réunis dans une même population. Floc'h (1968) a voulu vérifier cette hypothèse en transplantant des thalles de la limite des marées basses vers des niveaux plus élevés et réciproquement. Après 7 mois, il n'observe pas de modification de morphologie aussi bien sur les axes principaux que sur les repousses. Il hésite entre deux conclusions : ou l'adaptation de la morphologie au milieu s'effectue très lentement dans le temps et est imperceptible, ou bien il existe des formes stables qui se perpétuent de génération en génération quel que soit le lieu où elles vivent.

Lüning *et al.* (1987) se demande si l'influence du biotope ne détermine pas l'aspect définitif et irréversible dès les premières divisions de la spore ou de la carpospore. Kopp (*com. pers.*, 1982) soutient cette dernière hypothèse car en prélevant des spores de plants à lame étroite (2 mm) dans la zone infralittorale et en les faisant germer dans une mare supralittorale, il a obtenu des lames plus larges (8 mm). Par contre, Chen et Taylor (1980a) démontrent expérimentalement au laboratoire l'existence de lignées dont la grande différence en ce qui concerne la morphologie se retrouve également en ce qui concerne le port, les capacités de croissance, la puissance de reproduction, la résistance aux pathologies et aux épiphytes, les caractéristiques biochimiques. La plupart des auteurs admettent actuellement que la polymorphie de *C. crispus* est liée, d'une part, au fait que, de génération en génération, certains thalles adaptent plus ou moins vite leur aspect aux modifications du biotope, et, d'autre part, à l'existence de variétés stables créées sans doute par des modifications génétiques telles que celles que l'on parvient à provoquer aujourd'hui en intervenant sur le cycle de reproduction.

L'identification de lignées à hautes performances et les améliorations génétiques induites ont été deux points fondamentaux qui ont permis la réalisation de la culture. Certains généticiens se demandent cependant si on ne grouperait pas sous le nom *C. crispus* des espèces différentes puisque Magne (1964) indique pour les thalles européens un nombre chromosomique n égal à 30 alors que Hanic (1973) en compte de 32 à 35 pour ceux de l'île du Prince-Edouard.

La couleur des lames varie en général du rouge sombre au violet en automne et hiver avec des beaux reflets irridescents ; elle peut tourner au vert-jaune et même au blanc en été lorsque le milieu présente une déficience en azote (Neish et Fox, 1971) ou que l'intensité lumineuse est excessive. Mac Farlane (1956) a suivi pendant plusieurs années, à l'île du Prince-Edouard, des peuplements vivant en eau peu profonde, verdis (presque blanchis) par une trop forte intensité lumineuse. A l'opposé, dans les eaux très froides du golfe du Saint-Laurent ou à l'obscurité sous d'autres algues, les thalles de *Chondrus* peuvent être presque noirs.

ANATOMIE

Le disque basal ressemble à un coussin, épais au centre (10 à 13 couches de cellules), plus fin à mesure que l'on va vers la bordure (4 strates). La structure interne est ferme et composée de cellules plus ou moins cubiques en rangées verticales. Vers la partie supérieure, elles deviennent plus régulières. C'est à partir de certaines d'entre elles que se développent les lames érigées cartilagineuses (Darbishire, 1902). La structure de ces dernières est pluriaxiale comme le schématisent les figures 73 et 74. Chaque axe central est formé d'une file de cellules plurinucléées, incolores, aux parois épaisses et mucilagineuses, de 7 à 16 μm de diamètre et 80 μm de longueur ; il se termine par une « initiale » qui assure la croissance verticale. L'ensemble de ces axes constitue la médulla.

A partir de chaque axe unisériel naissent des ramifications latérales se divisant dichotomiquement. Elles forment le cortex interne : leurs cellules sont de taille irrégulière, remplies de grains d'amidon floridéen servant de réserve, reliées entre elles par des plasmodesmes (Fritsch, 1945).

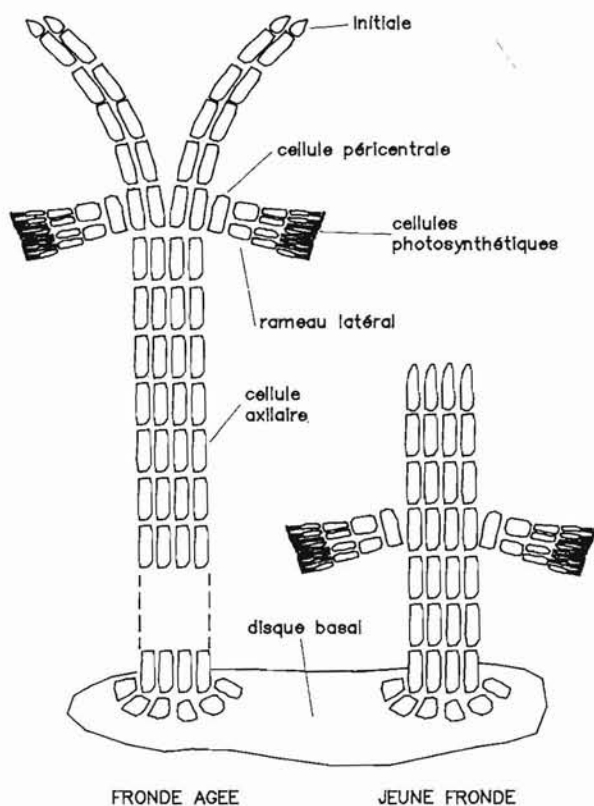


Figure 73 – Schéma de la structure pluriaxiale des frondes de *C. crispus* naissant à partir du disque basal.

Chaque file de cellules axillaires se termine par une initiale assurant la croissance par division basipède.

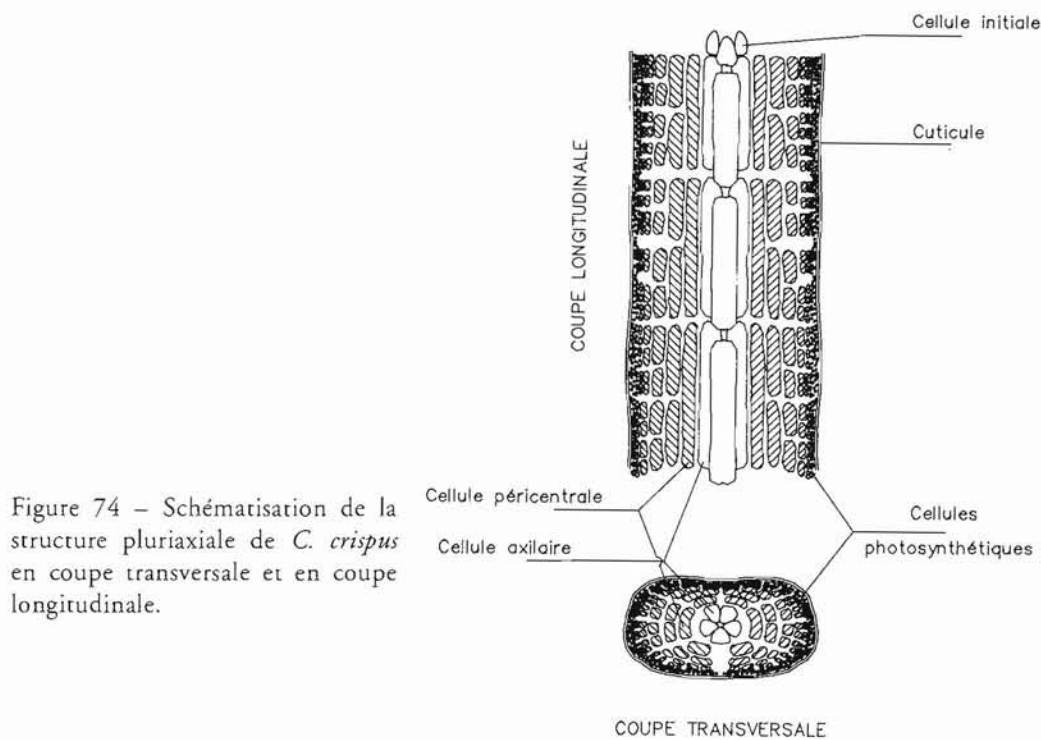


Figure 74 – Schématisation de la structure pluriaxiale de *C. crispus* en coupe transversale et en coupe longitudinale.

Vers l'extérieur, les divisions dichotomiques plus nombreuses conduisent à la formation de cellules allongées, de petite taille ($6-8 \times 4-5 \mu\text{m}$), très pigmentées : elles forment le cortex externe et représentent la zone photosynthétique. Celle-ci est recouverte par une épaisse cuticule qui se craquelle et même se détache quand l'algue croît rapidement. La cuticule se compose d'une trame protéinique dans laquelle on a identifié un fort pourcentage de N-proline (16,3 %) et 17 autres acides aminés (arginine et cystéine). Les résultats de Russell-Wells (1922) sur la présence de 2,2 % de cellulose sont revus à la baisse par Young *et al.* (1946) qui n'en trouve que 0,44 %. Le sommet des lames dressées porte des poils hyalins qui, partant du cortex, perforent la cuticule (Rosenvinge, 1931 ; Prince, 1971). On retrouve cette structure dans tous les plants, quel que soit leur rôle dans le cycle de reproduction (gamétophytes ou tétrasporophytes).

AIRE DE DISTRIBUTION

Distribution géographique

L'espèce *C. crispus* n'est présente que sur les rivages de l'Atlantique nord (Figure 75). Certes, Mikami (1965) considère que le *Chondrus ocellatus* Holmes f.

crispus décrit dans le Pacifique correspond *stricto sensu* à *C. crispus* ; mais, la médulla, constituée chez l'espèce nipponne de groupes de cellules et de filaments est uniquement filamenteuse chez l'espèce atlantique.

C. crispus vit fixé sur les rochers ou les substrats solides, très rarement dans le sable, cela a été signalé par Humms (1948) et Floc'h (1968) depuis le Labrador jusqu'au cap Hatteras en Caroline du Nord le long du continent américain (entre le 40° et le 60° de latitude nord), et de la Norvège (cap Nord) à la frontière septentrionale de la Mauritanie (du 34° au 71° de latitude nord).

Les peuplements les plus luxuriants qui, pour cette raison, font l'objet d'une exploitation commerciale, s'étendent sur les côtes de la Nouvelle-Ecosse, de l'île du Prince-Edouard, du Maine et du Massachusetts pour ce qui concerne l'Atlantique ouest, le long des rivages de la France (de Cherbourg à l'île de Noirmoutier), de l'Espagne (côtes de Galice) et du Portugal (Laxe-Muros, 1990) pour l'Atlantique est.

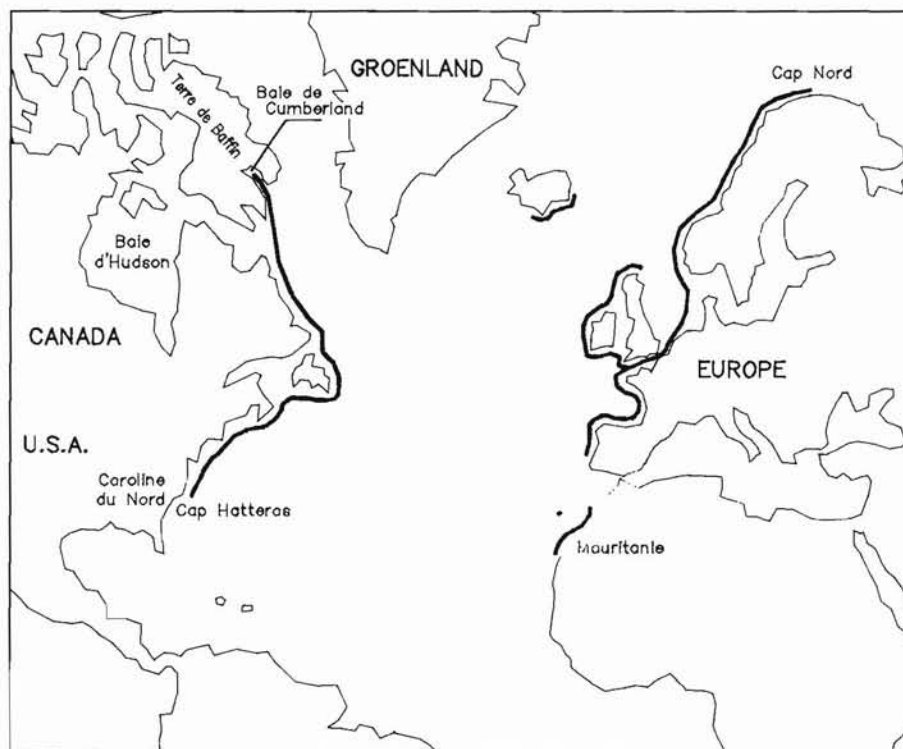


Figure 75 – Aire de répartition de *Chondrus crispus* sur les côtes atlantiques européennes et nord-américaines.

Répartition bathymétrique

Les champs les plus denses se situent dans une strate comprise entre le niveau +1 m et -1 m par rapport à la limite des plus basses mers (Mac Farlane, 1952,

1966, 1968), c'est-à-dire dans les ceintures de *Fucus serratus* et de *Laminaria digitata* (Figure 76). Mais, on peut le trouver beaucoup plus haut (jusqu'au niveau d'Asco-

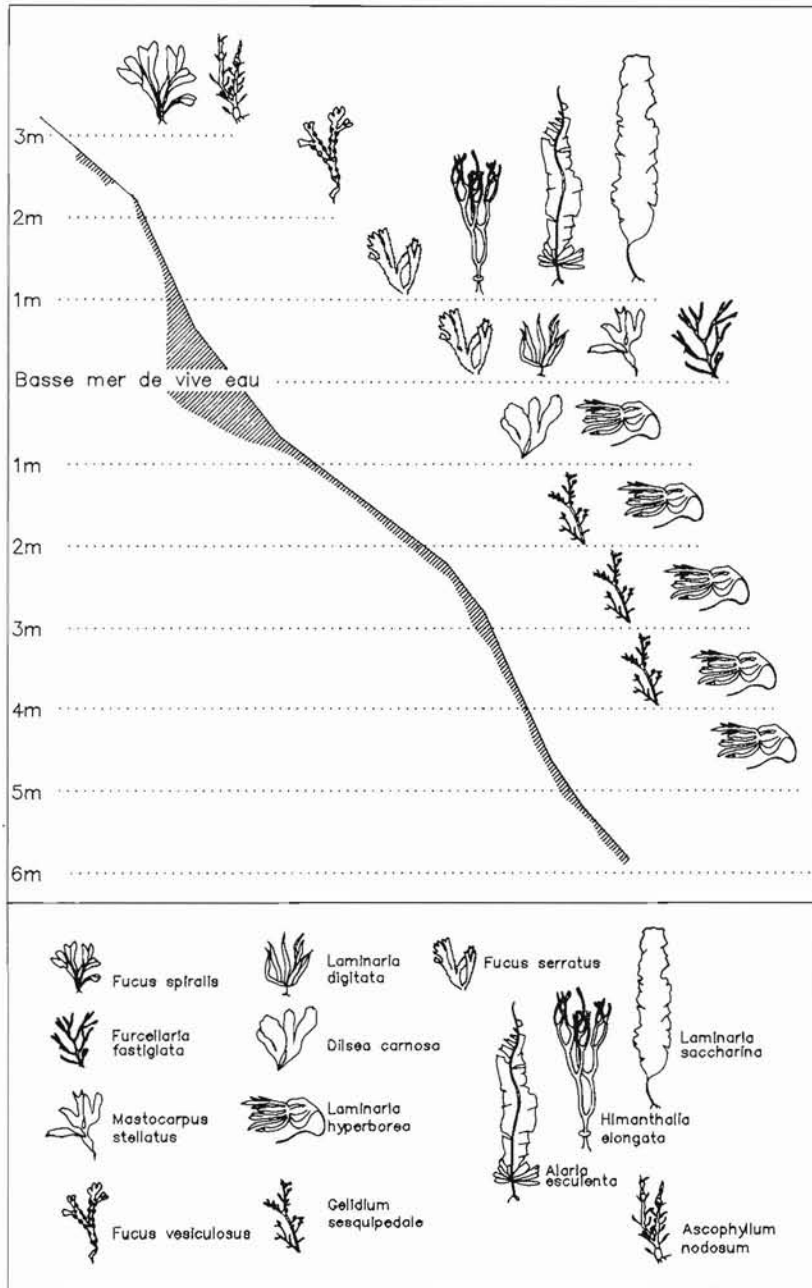


Figure 76 – Position bathymétrique de *C. crispus*.

La largeur de la zone hachurée est d'autant plus importante que la densité du peuplement est plus élevée. On a indiqué les différentes espèces compagnes ou compétitives rencontrées à chaque niveau.

phyllum nodosum), notamment dans les zones battues où les embruns maintiennent une humidité élevée et dans les flaques supralittorales, ou nettement plus bas (dans la ceinture de *Laminaria hyperborea*), puisque il constitue d'importants peuplements sur des fonds de -10 m en Nouvelle-Ecosse (Pringle *et al.*, 1983). Sur les côtes de Bretagne, Folcher (1973, *com. pers.*) a observé des plants à -15 m de la surface lors de prospections en sous-marin de poche.

La répartition de l'algue dépend de nombreux facteurs.

– *La transparence de l'eau*,

– *La vitesse du courant*: selon Conover (1968), la densité optimale est obtenue dans un courant de 2,2 nœuds. Par contre, l'espèce ne supporte pas les eaux stagnantes ou se déplaçant à moins de 0,3 nœuds, car les composés organiques qu'elle exsude ($4,4 \text{ mgh}^{-1}$ pour 100 g d'algue) ne peuvent être dispersés et, englobant le thalle, ont un effet auto inhibiteur sur son métabolisme (Sieburth, 1969).

– *La présence d'un substrat solide*: les rochers de calcaire, de granite, d'ardoise, de grès, de gneiss, de basalte, conviennent parfaitement lorsqu'ils sont assez lourds pour ne pas être roulés par les tempêtes. La fixation paraît plus solide sur le granite (Mac Farlane, 1968). *C. crispus* se développe également sur les surfaces recouvertes de *Lithothamnium*, quelquefois sur les coquilles de mollusques, rarement en épiphytes sur les autres algues ;

– *La compétition interspécifique*, notamment avec *Alaria esculenta* (Femino et Mathieson, 1974), *Phyllophora membranifolia* (Mann, 1972), *Fucus* sp. et *Laminaria saccharina* (Prince, 1971).

– *L'action des prédateurs*: Mann (1977), Pringle *et al.* (1983) signalent la disparition de champs causée par la prolifération d'oursins de l'espèce *Strongylocentrotus droebachiensis*. Mais, beaucoup d'autres animaux peuvent agir de même, des gastéropodes, des crustacés, des amphipodes, des nématodes, des crabes, des étoiles de mer (Lilly, 1968). La présence de *Mytilus edulis* et notamment la culture des moules sur bouchots provoque le dépôt de sédiment fin qui entraîne la disparition de l'algue en réduisant la lumière et en empêchant la fixation des spores sur les substrats.

– *La présence de la glace*: *C. crispus* a beaucoup de difficultés pour s'implanter dans des zones intertidales qui se recouvrent de glace lors des marées basses ; c'est le cas dans le Northumberland et le golfe du Saint-Laurent. Les quelques plants qui survivent à la limite des plus basses mers sont très courts. L'influence inhibitrice de la glace résulterait du fait (Ring, 1970) qu'elle réduit la salinité en fondant ; l'hypothèse paraît surprenante car de nombreux auteurs ont constaté que l'algue est encore abondante dans des zones où la salinité est basse.

– *La présence de champignons et de bactéries* qui affectent la survie de *C. crispus*: Ring (1970) signale un phycomycète, appartenant sans doute au genre *Anisolpidium*, parasitant les carpospores ainsi qu'un ascomycète *Didymosphaeria danica* détruisant les cystocarpes et les sores (Prince, 1971). Rosenvinge (1931) décrit un pyromycète, *Leptosphaeria chondrii* toujours abondant dans les thalles de *C. crispus* dégradés. Prince (1971) signale des galles dues à des bactéries.

L'étendue de l'aire de répartition et la distribution bathymétrique révèlent les exceptionnelles capacités de tolérance de l'espèce. L'algue est particulièrement euritherme. En effet, elle accepte les hivers froids du Labrador et de l'Islande où elle

vit une partie de l'année sous la glace, et même dans la glace, aux îles de la Madeleine ; mais, elle supporte aussi les chaleurs du Portugal. Taniguti (1972) la classe parmi les plantes des « zones sub-arctiques et tempérées chaudes ». Elle est également euryhaline puisqu'elle se comporte aussi bien dans les eaux d'estuaires à salinité pouvant descendre jusqu'à 12 ‰ que dans celles de l'île Madère (38 ‰).

BIOLOGIE DE *C. CRISPUS*

Etant donné la grande importance des champs de *C. crispus* sur le plan économique et la nécessité d'en gérer au mieux l'exploitation, l'espèce a été très étudiée sur les deux rives de l'Atlantique par de nombreux auteurs tels que Mac Farlane (1968), Lilly (1968), Ring (1970), Prince (1971), Taylor (1972, 1973), Chen (1973), Mathieson et Burns (1975), Pybus (1977), Craigie *et al.* (1978), Kopp (1975), Sharp *et al.* (1986), Pringle (1976, 1977, 1980, 1985, 1986). Les peuplements analysés se situent dans des lieux très divers (New Hampshire, Nouvelle-Écosse, Labrador, Islande, Pays de Galles, Danemark, Helgoland, Bretagne, île de Noirmoutier), parfois à la limite de l'aire de distribution ; ils baignent donc dans des conditions hydrobiologiques forts différentes, ce qui explique les variations, parfois importantes, observées dans les réactions de l'algue.

Cycle de reproduction

C. crispus est une espèce sexuée, dioïque, dont le cycle de reproduction paraît conforme à celui de la plupart des Floridées (Kylin, 1917) et peut être dit trigénétique. Chen et Mac Lachlan (1971), Guiry (1981) sont parvenus à reconstituer ce cycle en totalité au laboratoire (Figure 77).

On y reconnaît trois « générations » : les gamétophytes mâle et femelle, le carposporophyte parasite du gamétophyte femelle, le tétrasporophyte.

Il présente deux phases chromosomiques en alternance : l'une formée par le gamétophyte à stock haploïde ($n = 15$ selon Magne, 1964), l'autre, diploïde, représentée par le carposporophyte et le tétrasporophyte. Il est donc haplodiplobiontique, la méiose ayant lieu à la formation des tétraspores. Quelle que soit la génération gamétophytique ou sporophytique, les thalles sont morphologiquement identiques.

Tétrasporophyte. Chen et Mac Lachlan (1971), Kopp (1975) affirment reconnaître les tétrasporophytes, même immatures, à leurs lames dressées plus étroites et plus fines que celles des gamétophytes. Pour un œil peu exercé, cela est plus difficile étant donné le polymorphisme de l'espèce. Lorsque le tétrasporophyte approche de la maturité, des cellules au voisinage de la médulla (généralement des « péricentrales ») se renflent, puis, ayant accumulé des réserves glucidiques (amidon) et accru leur teneur en pigments, subissent la réduction chromatique et donnent un tétrasporocyste crucié (cloisons perpendiculaires). Celui-ci libère quatre spores de forme

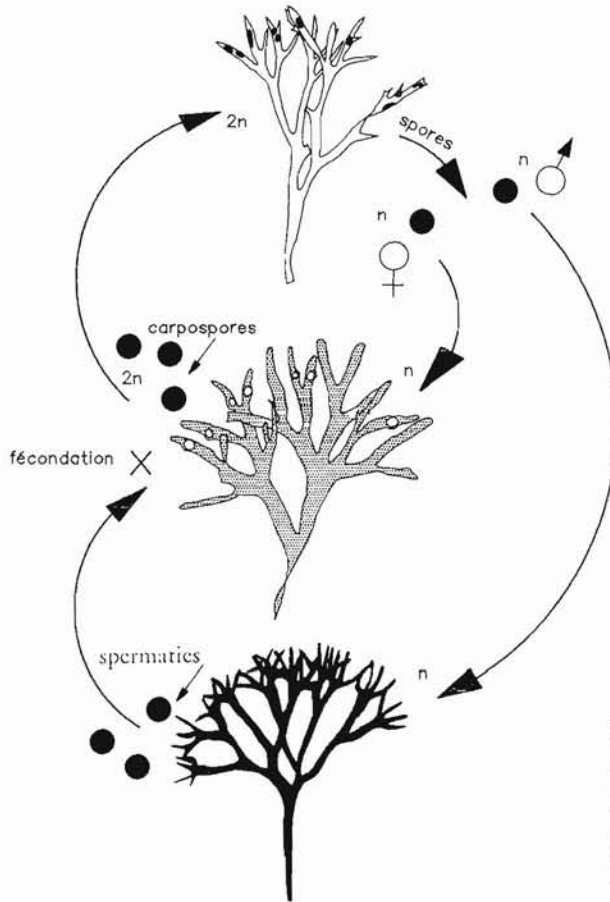


Figure 77 – Cycle de reproduction sexuée de *C. crispus*.

Les thalles mâles, femelles, sporophytiques sont identiques quant à leur morphologie. Selon les conditions, la durée du cycle peut varier de 4 à 21 mois.

ovoïde mesurant de 7 à 10 μm de longueur et 4 à 5 μm de largeur (Figure 78, gauche). Sous l'influence de pressions internes, les tétrades migrent vers la zone corticale et se groupent sous la cuticule, constituant des taches sombres de 5 à 6 mm de diamètre, visibles à la surface du thalle : les sores (Darbishire, 1902 ; Kylin, 1956). Les tétraspores sont émises par rupture de la paroi du tétrasporocyste et de la cuticule tandis que de nouvelles sont en formation autour de la medulla ; le processus peut se poursuivre pendant plusieurs mois (Rosenvinge, 1931). La spore, démunie de flagelle, tombe sur le support par gravité et s'y colle grâce à sa paroi mucilagineuse. Elle germe et donne naissance à un individu identique à celui dont elle provient mais à n chromosomes : le gamétophyte.

Gamétophytes. En cultures expérimentales, Chen et MacLachlan (1971) constatent qu'il y a de légères différences d'aspect entre le gamétophyte mâle et le gamétophyte femelle, le premier étant moins ramifié et présentant des extrémités subcylindriques. Cette distinction est beaucoup plus difficile dans la nature lorsque les gamétophytes femelles sont immatures.

Le gamétophyte mâle – Les gamétophytes mâles sont difficiles à repérer dans les peuplements. Kopp (1975) se demande même si, à mesure qu'on se rapproche des limites de l'aire de répartition, ils ne seraient pas absents ou stériles. Pour Mac Farlane (1972), la fertilité apparaît sous forme de taches claires près des apex. Celles-ci traduisent le fait que certaines cellules corticales des couches les plus externes ont perdu leurs plastes et se sont transformées en cellules-mères. Ces dernières éclatent et libèrent chacune dans le milieu marin un gamète mâle ou spermatie. Parfois (Grubb, 1925), elles se divisent avant d'éclater et libèrent 2 spermaties. Le gamète mâle est une cellule de forme ellipsoïde, de 7 à 10 μm de longueur et 4 à 5 μm de largeur, sans plaste et sans flagelle (Figure 78, droite).

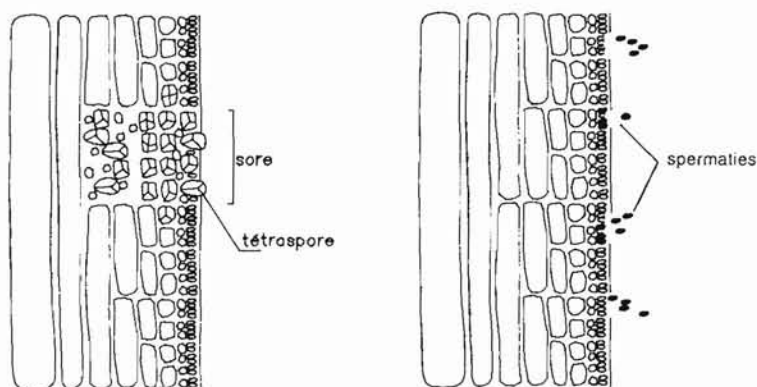


Figure 78 – Formation et émission des tétraspores cruciés dans le sore d'un sporocyste.
La formation et l'émission des spermaties chez le gamétophyte mâle.

Le gamétophyte femelle – Le thalle femelle se reconnaît aisément dans la nature lorsqu'il est fertile, aux renflements semi-hémisphériques qu'il porte sur une des faces des lames au niveau des deux ou trois dernières dichotomies (Figure 79). Les travaux de Schmitz (1883), Darbishire (1902), Kylin (1923), Rosenvinge (1931), Chen et Mac Lachlan (1971), Kopp (1975) permettent de comprendre comment se constitue le carposporophyte. A partir d'une cellule péricentrale, se différencie une ramification particulière, la ramification carpogoniale, formée de quatre cellules dont une grosse cellule basale uninuclée et riche en amidon qui servira de cellule « auxiliaire », une cellule terminale allongée, pointant vers l'extérieur par un prolongement faisant saillie (c'est le carpogone ou gamète femelle, dont la partie terminale est effilée pour former le trichogyne) et deux cellules compagnes plurinuclées. La proximité du carpogone et de la cellule auxiliaire fait de ce rameau un procarpe.

Fécondation et formation du carposporophyte. Au hasard de ses déplacements, la spermatie vient se fixer sur le trichogyne ; son noyau migre progressivement le long de celui-ci jusqu'à que ses chromosomes se mêlent à ceux du carpogone pour former

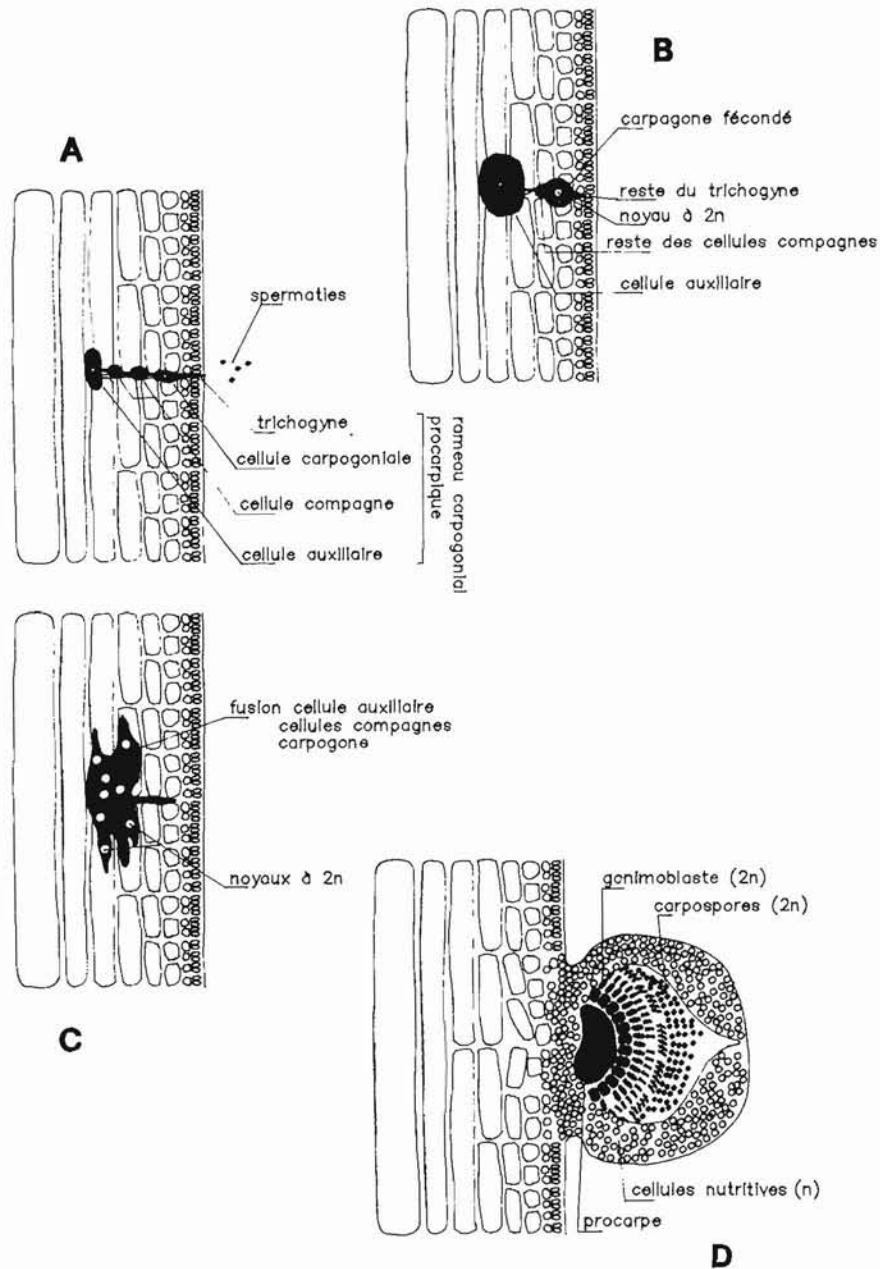


Figure 79 – Evolution du carpogone après fécondation.

Le zygote grossit et englobe les cellules compagnes et la cellule auxillaire à la base du rameau carpogonial (A, B, C.). L'ensemble évolue en un cystocarpe (D) faisant relief à la surface du thalle.

un complexe à $2n$ chromosomes : le zygote. Le zygote grossit, absorbe les cellules compagnes, puis se fond à la cellule auxiliaire dont le noyau originel à n chromosomes s'estompe tandis que le nouveau noyau à $2n$ chromosomes se multiplie. Ce coenocyte ainsi formé se lie par des plasmodesmes aux cellules végétatives environnantes qui se multiplient pour constituer tout autour un tissu nourricier et protecteur. A ce stade, se développent des filaments gonimoblastiques dont les cellules ont chacune un noyau à $2n$ chromosomes : ils constituent le carposporophyte. L'ensemble « cellules nourricières, filaments gonimoblastiques » forment le cystocarpe, visible sous l'aspect d'une pustule semihémisphérique et légèrement proéminente sur la lame. Prince (1971) a compté jusqu'à 80 cystocarpes par fronde. Les filaments gonimoblastiques se désarticulent en cellules uninuclées à $2n$ chromosomes : les carpospores, qui sont émises par rupture de la paroi convexe du cystocarpe. Les carpospores libérées germent en donnant naissance chacune à un sporophyte dont le développement est identique à celui des gamétophytes.

Après la libération des spores et des carpospores, les extrémités des lames pâlisent et se désagrègent, ce qui se traduit par une baisse sensible de biomasse. Dans le cas de culture visant la production de tissus, on aura donc tout intérêt à utiliser des plants en permanence stériles.

Durée du cycle et maturité. Mac Farlane (1968) qui a cultivé des spores au laboratoire, a compté 72 jours pour obtenir le premier axe dressé et 11 mois pour aboutir à la première dichotomie. Chen et Mac Lachlan (1971) montrent, que, selon le milieu enrichi utilisé, pour aboutir de la carpospore au tétrasporophyte fertile émettant des spores, il faut de 3 à 21 mois ; de la spore au carposporophyte libérant les carpospores de 4 à 21 mois sont nécessaires.

En Nouvelle-Ecosse, les thalles sauvages ne commencent à porter des cystocarpes que 4 à 5 ans après la germination de la spore (Mac Farlane, 1968). Au Danemark, Rosenvinge (1931) estime ce délai à 2 ans ; à Noirmoutier (France), Kopp (1975) trouve 18 mois pour les thalles des flaques supralittorales et 25 mois pour les plants situés au niveau de *Laminaria hyperborea*. Il semble que l'apparition de la maturité dépende des conditions extérieures car les délais notés par les différents auteurs varient selon les lieux géographiques et la position bathymétrique de l'algue. On ne dispose pas d'informations concernant la longévité des spores et des carpospores autant *in situ* qu'*in vivo*. D'après Kopp *et al.* (1979), dans la nature, le cycle reproducteur exige pour se réaliser totalement un délai minimum de 3 à 4 ans. C'est la conclusion à laquelle on aboutit en additionnant les durées, citées dans la bibliographie, des différentes parties du cycle, y compris les périodes de dormance des éléments reproducteurs.

Périodes de fertilité. C'est là un autre point sur lequel les chercheurs sont en discordance, ce qui prouve que les périodes de fertilité sont également tributaires des conditions hydroclimatiques et différent selon les lieux. A l'île de Man (Grande-Bretagne), les tétraspores, les cystocarpes et les spermatocystes sont présents en hiver (Knight et Parke, 1950). Au Danemark (Rosenvinge, 1931), de mars à octobre ; en

Norvège, durant août (Jaasund, 1965). Kopp (1975) rencontre sur la zone intertidale des côtes bretonnes des individus femelles et des sporophytes fertiles tout au long de l'année ; mais le pourcentage est surtout élevé à la fin de l'été pour les premiers, au printemps pour les seconds ; le minimum de fertilité est observé en août (Figure 80). Chen et Mac Lachlan (1971) constatent également en Nouvelle-Ecosse la présence de spores en hiver et au printemps, les cystocarpes en été et automne, ce qui leur paraît conforme aux résultats expérimentaux montrant que la sporogénèse est favorisée par la baisse de température. Tveter-Gallagher *et al.* (1980) remarquent que la présence d'éléments reproducteurs (Figure 80) dépend également de la position de l'algue sur le littoral : pour les cystocarpes, par exemple, le pourcentage maximal de plants fertiles est atteint à la fin de l'hiver à l'étage subtidal, en juillet-août à la limite des basses mers.

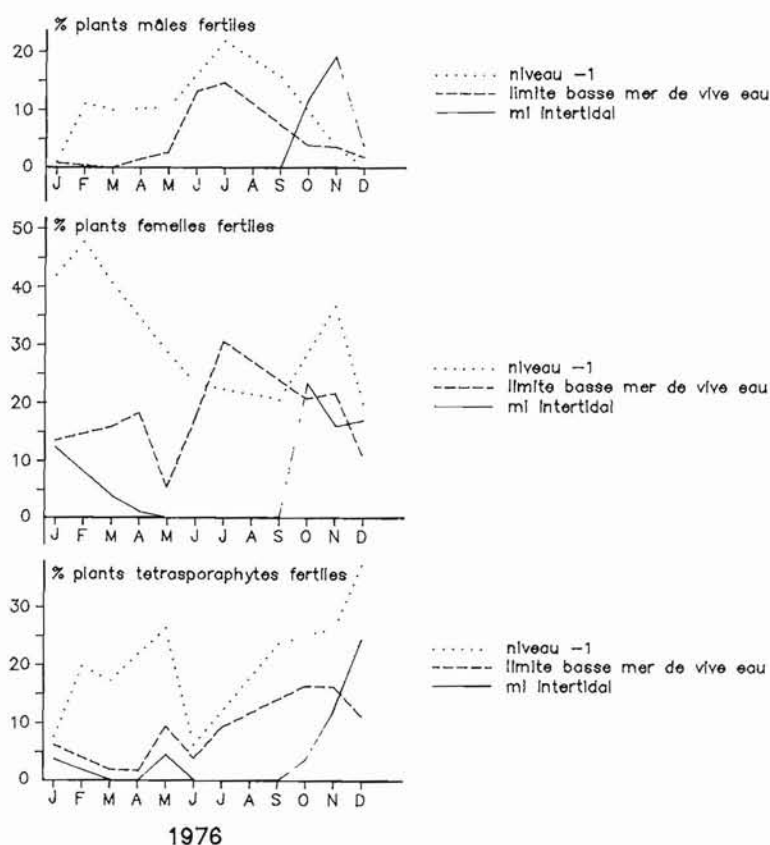


Figure 80 – Composition de la population en plants fertiles selon le niveau bathymétrique et la période de l'année.

Cette répartition n'est pas identique d'un lieu à l'autre : elle peut varier avec l'exposition aux vagues (d'après Tveter-Gallagher *et al.*, 1980, sur une population du New Hampshire).

D'après Bhattacharya (1985), sur une population intertidale dans les Provinces Maritimes du Canada, la quantité de carpospores émises par mois et par m² se situe entre 1.10^{10} et $8,7.10^9$; pour les tétraspores, elle est environ de $10,4.10^9$. Sur toute l'année, le nombre de carpospores produites serait presque cinq fois supérieur à celui des tétraspores.

Sex-ratio. Cette différence de productivité en tétraspores et carpospores se répercute sur la proportion de thalles gamétophytiques et de thalles sporophytiques. Craigie et Pringle (1978) remarquent qu'en Nouvelle-Ecosse les tétrasporophytes constituent entre 22,2 et 31,2 % de la population sauf à Toney River où la proportion est de 51,4 %. En outre, ils calculent qu'il y a significativement plus de tétrasporophytes à la périphérie qu'au centre des peuplements. Dans un lieu voisin, Bhattacharya (1985) trouve seulement 6 à 10 % de tétrasporophytes. Sur le rivage vendéen, Kopp (1975) obtient 32 % de tétrasporophytes au niveau des plus basses mers. D'après Mathieson et Burns (1975), qui observent en Nouvelle-Angleterre plus de sporophytes que de carposporophytes, la proportion entre les deux types de plants serait en relation avec l'exposition à la houle et avec le niveau bathymétrique (Figure 81).

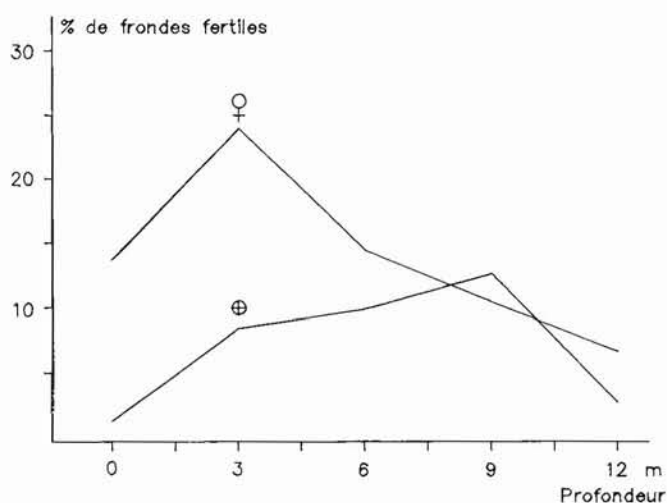


Figure 81 – Evolution des pourcentages de lames femelles et sporophytiques fertiles selon la profondeur.

Le test a été réalisé en avril sur un peuplement du New Hampshire (U.S.A.) (d'après Mathieson et Burns, 1975).

Conformément à la méiose, la proportion de gamétophytes mâles et femelles dans la population devrait être à peu près identique. Or, Kopp (1975), évalue, par des marquages suivis pendant 2 ans (Figure 82), le pourcentage de thalles femelles (56 %) et de thalles tétrasporophytiques (32 %) ; il en déduit que la proportion de plants mâles atteint à peine 12 %. En fait, n'ayant pas pu observer de spermatocystes

ni de spermaties malgré les nombreuses coupes transversales dans ces thalles, il en vient à douter, comme avant lui Mathieson et Prince (1973), Marshall *et al.* (1949), Cottler (1971), de l'existence de ces éléments et fait remarquer que la fécondation du carpogone par la spermatie est logiquement supposée mais n'a en fait jamais été vue.

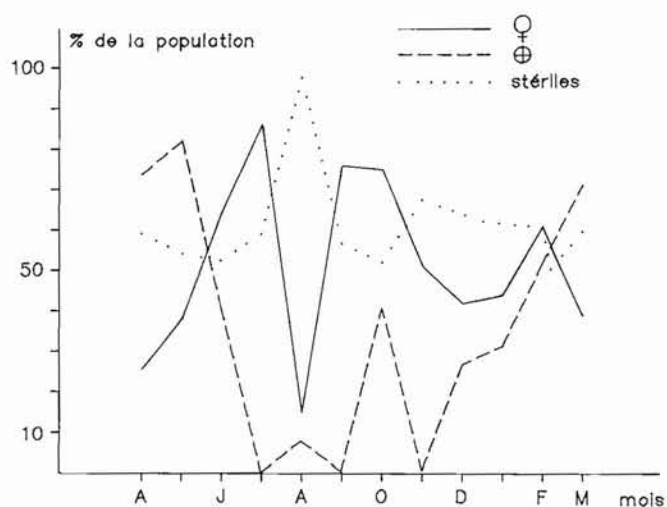


Figure 82 - Variation de la structure de la population de *C. crispus* au cours de l'année sur l'île de Noirmoutier (France).

On considère les plants sporophytiques et gamétophytiques fertiles ainsi que les pieds stériles (d'après Kopp *et al.*, 1975).

En 1971, Chen et Mac Lachlan observent qu'en culture au laboratoire il n'y a pas développement de cystocarpe sur les gamétophytes femelles tant que des plants mâles émettant des spermaties ne sont pas présents. Cependant, en 1977, Chen décrit des cystocarpes se développant sans la présence de plants mâles et pense que l'espèce est en mesure d'assurer sa reproduction par apomixie. Ayant démontré que les carpospores ont toujours $2n$ chromosomes, Hanic (1973), qui n'est pas convaincu de l'existence des spermaties, n'écarte pas la possibilité de « spores » obtenues sans méiose comme chez *Iridaea cordata* ou *I. cornucopiae* (Kim, 1976) et, par conséquent, de l'existence de gamétophytes femelles à $2n$ chromosomes, conduisant sans qu'il y ait eu fécondation, à des carpospores à $2n$ chromosomes. On n'a pas de confirmation de cette hypothèse dans la nature.

Certains auteurs pensent que la réalité de la sexualité de *C. crispus* reste encore à établir. Le cycle de reproduction que l'on obtient au laboratoire pourrait n'être qu'un cycle de « circonstance » ou « fossile » que l'algue utilise peu actuellement. La faible quantité de pieds mâles et de spermaties, d'une part, la forte mortalité de carpospores, d'autre part, font soupçonner l'existence d'un phénomène de parthénogénèse. Ce dernier permettrait d'expliquer en outre le polymorphisme de l'espèce :

il conduirait lors du doublement ultérieur de certains des chromosomes à de nombreux génotypes dont certains, viables, seraient sélectionnés par les conditions écologiques du lieu et du moment. La polymorphie et la large tolérance de *C. crispus* pourraient découler de cette variabilité génétique. Il ne serait pas étonnant que ce problème dépasse le cas de *C. crispus* et concerne d'autres gigartinacées : on retrouve en effet un cas semblable chez les *Eucheuma* (Pérez *et al.*, 1978)

Ce débat sur le cycle de reproduction n'est pas seulement une querelle de spécialistes ; il concerne également le futur cultivateur. En effet, la réponse apportée permettra de définir, dans la perspective d'une culture, dans quelle mesure et de quelle manière on parviendra à accroître les performances des lignées naturelles autrement qu'en se fiant au hasard.

Morphogénèse

La méiospore ou la carospore (elles se comportent de la même façon) se plaque sur un support par gravité ou parce que poussée par le mouvement de l'eau. Elle germe après un temps de latence de 2 à 3 semaines et se divise de nombreuses fois pour donner un coussin hémisphérique montrant rapidement des excroissances rhizoïdales à la périphérie. Celui-ci s'épaissit en son centre par divisions synclinales et renforce sa fixation par divisions anticlinales. Après 2 à 5 semaines d'incubation, des filaments incolores naissent du milieu du disque tandis que le disque continue à s'épaissir, à augmenter le nombre des crampons par divisions anticlinales (Chen et Mac Lachlan, 1971) et à s'élargir (jusqu'à 15 à 20 mm).

Au centre de sa face convexe, se différencie, 3 à 4 mois après la germination de la spore, une grosse cellule qui, par segmentation basipète, donne naissance au premier axe de la première fronde dressée. Celle-ci est donc au début uniaxiale avant de devenir pluriaxiale. C'est d'abord une structure cylindrique qui prend, après la première dichotomie (soit vers le douzième mois), une symétrie bilatérale et s'étale comme un éventail en 4 ou 5 dichotomies se succédant à l'espace de 2 à 15 mm. La taille maximale se situe entre 20 et 24 cm (Kopp, 1975), pour un poids sec de 2,5 à 3 g. D'autres frondes s'élèvent au fur et à mesure. Certains disques proches finissent souvent par devenir coalescents et couvrent alors une surface plus large. Le nombre de frondes portées par un même disque varie selon l'âge de celui-ci, la période de l'année et l'exposition à la houle. Il est généralement plus élevé en juin-juillet ; Kopp (1975) a compté jusqu'à 35 frondes, Pringle (1977) plus de 100. Tandis que de nouvelles pousses s'élèvent à chaque période de croissance, les plus âgées se détachent.

Croissance

L'évaluation de la croissance pose un problème de méthode pour un végétal qui se développe dans plusieurs directions. Mac Farlane (1956), Taylor (1970), Prince (1971), Mathieson et Burns (1975), Kopp (1975) ont tenté d'apporter des réponses en utilisant des techniques différentes. Taylor (1959, 1970, 1971, 1973) fait appel

à l'évolution de la longueur et de la surface de la fronde dont il obtient l'empreinte sur un papier photographique. Il note à l'île du Prince-Edouard et dans la baie de Fundy un accroissement maximum de $0,01 \text{ mm}^2 \text{ mm}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à la fin du printemps et en été, un minimum en hiver ($0,002 \text{ mm}^2 \text{ mm}^{-2} \text{ j}^{-1}$). En ce qui concerne la longueur, il rapporte un allongement maximal de $0,44 \text{ mm j}^{-1}$ pour les jeunes plants et $0,2 \text{ mm j}^{-1}$ pour les formes adultes. Ces valeurs se retrouvent pour une même latitude, quel que soit le niveau bathymétrique.

Kopp (1975) se base sur l'analyse mensuelle de la relation « fréquence-taille » d'une population intertidale de *C. crispus* de l'île de Noirmoutier (pointe de l'Herbaudière), à partir de 200 frondes prises au hasard dans la récolte totale d'une surface de 5 m^2 . En étudiant sur les graphiques mensuels le déplacement des pics (chaque pic correspond à un grand nombre de frondes de même taille), il détermine le pourcentage de croissance de chaque classe d'âge. Mais, il obtient des taux journaliers généralement supérieurs à ceux révélés par les marquages qui, eux, ne tiennent compte que des plants de grande taille (exemple : 1,22 % en mai par la technique de la « fréquence-taille », 0,55 % par les marquages). Il trace, à partir de ces données, la courbe indiquant la variation au cours de l'année de la taille moyenne de la population considérée (Figure 83). Il remarque qu'il n'y a pas de différence significative selon la nature haploïde ou diploïde des plants, mais que, parmi les thalles bagués, quelques individus bénéficient de taux de croissance bien au-dessus de la moyenne (Figure 84).

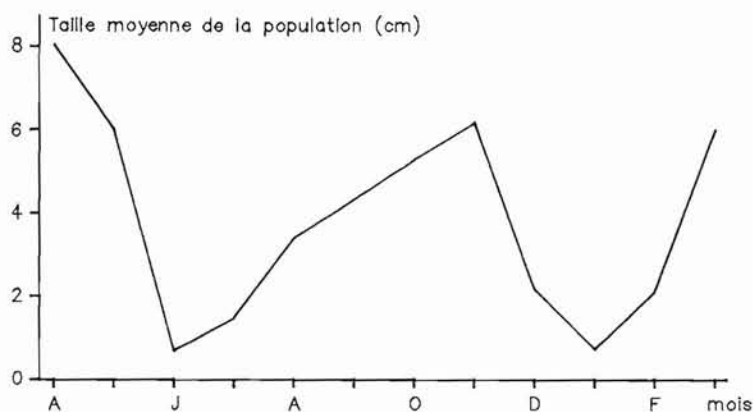


Figure 83 – Evolution de la taille moyenne de la population de *C. crispus* de l'île de Noirmoutier (France).

La baisse en décembre-janvier est due à l'apparition massive de jeunes lames et à la disparition des lames âgées arrachées par les tempêtes. (année 1973-1974, d'après Kopp).

Mathieson et Burns (1975) se sont intéressés à la variation de la biomasse (en frais) de peuplements du New Hampshire. Les valeurs les plus élevées ont été obtenues entre août et octobre ($1,1$ à $1,3 \text{ g cm}^{-2}$) et les plus faibles en hiver ($0,3$ à

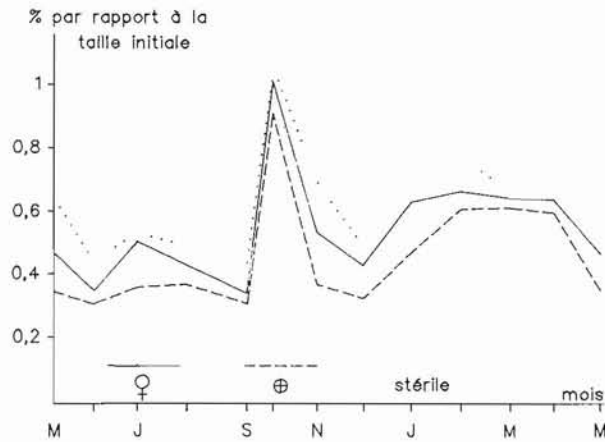


Figure 84 – Taux de croissance de *C. crispus* par rapport à la taille initiale.

L'évolution est à peu près identique quelle que soit la potentialité des plants mais la production tissulaire est plus importante chez les plants stériles. La fertilité se traduit toujours par une perte de tissu et un ralentissement de la production (d'après Kopp *et al.*, 1976).

0,6 g cm⁻²). Ces résultats sont confortés par ceux de Kopp (1975) qui observe la présence des plus grandes lames en juillet et août. En général, la biomasse est plus importante dans les lieux semi exposés que dans les zones battues où les tempêtes provoquent de nombreux arrachages ; elle est également supérieure à celle des sites proches des estuaires où les substrats durs affleurant sont moins fréquents.

La croissance des nouvelles pousses apparaissant après que le disque ait été dépouillé de toutes les frondes dressées a été suivie par Prince (1971). Elle se manifeste en même temps que chez les plants adultes à partir de février avec un taux légèrement plus élevé pour les jeunes. Le maximum est noté fin septembre-début octobre (0,31 à 0,37 mm j⁻¹), le minimum en novembre ou décembre, aussi bien sur les plants sauvages que sur ceux obtenus en laboratoire puis placés en mer. La plupart des auteurs pensent que c'est directement l'augmentation de la température, plutôt que celle de l'éclairement ou de la photopériode, qui provoque la reprise de la croissance apicale. Cette dernière atteint d'ailleurs le maximum au moment où la température est la plus élevée et suit l'évolution de celle-ci. Neish et Fox (1971) avancent, par contre, que le principal facteur influençant la croissance est l'éclairement.

Sur la frange méridionale de l'aire de répartition européenne, la période juillet-août, caractérisée par un ensoleillement élevé et une température supérieure à 23°C, peut être marquée, pour les thalles intertidaux, par un arrêt de la croissance et une décoloration des frondes. La reprise n'a lieu qu'en septembre. Kopp (1975) ne trouve pas de lien entre la croissance et la potentialité sexuelle, la période de maturité ou la stérilité. La libération des éléments reproducteurs se poursuit par une désagrégation des dichotomies qui ont été fertiles et, de ce fait, par une perte de biomasse. On remarque, de plus, que la croissance est relativement modérée en dé-

cembre alors que le milieu marin offre une forte teneur en nutriments ; ce sont, sans doute, à ce moment-là, la température et l'énergie solaire qui, étant insuffisantes, freinent le métabolisme ; par contre, en été et en automne, lorsque la température et l'éclairement ne sont plus limitants, le taux d'azote du milieu est faible. Aussi, en dépit de la croissance observée, on est conduit à penser que si, à cette période, le milieu contenait plus de sels minéraux, la croissance serait nettement supérieure. Une autre conclusion a été pressentie par Prince (1971) : le milieu étant en été pauvre en nitrates et plus riche en azote ammoniacal, *C. crispus* pourrait utiliser ce dernier comme source d'azote.

La naissance des pousses a lieu tout au long de l'année avec cependant deux périodes de recrutement maximal, l'une de juin à août, l'autre de décembre à février, succédant à deux périodes où de nombreuses lames âgées sont éliminées (Figure 85). Kopp (1975) croit y voir une relation entre les deux événements bien que les travaux de Taylor (1973) démontrent que la destruction des grandes lames n'a pas d'effet sur l'apparition des rejets, leur nombre et leur vitesse de croissance. Il ne semble

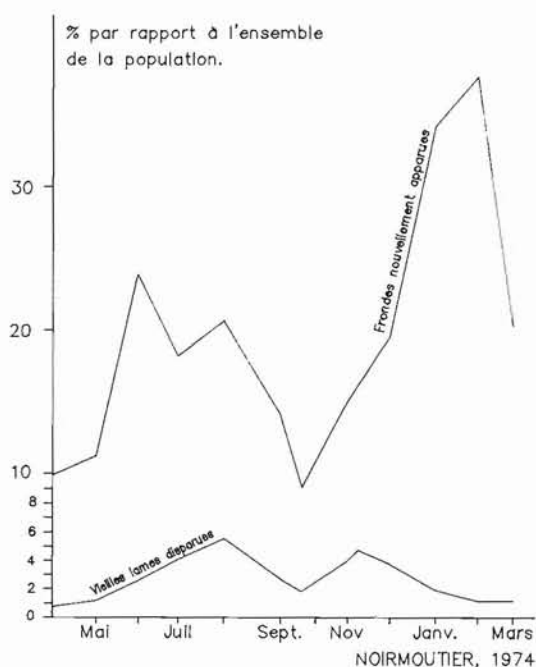


Figure 85 – Pourcentage de nouvelles lames apparaissant au cours des mois.

Le maximum de recrutement a lieu principalement en hiver et au printemps, mais on note une reprise en août et septembre (population de l'île de Noirmoutier, 1973-1974, d'après Kopp *et al.*, 1976).

y avoir, en d'autres termes, ni de phénomène d'inhibition créé par la présence des lames âgées, ni gêne dû à l'effet d'ombrage, ni apport nutritif aux nouvelles pousses par les anciennes à travers le disque. La superposition des courbes concernant l'apparition des jeunes pousses et la disparition des frondes âgées conduit à une troisième courbe qui retrace l'évolution (Figure 86) de la densité du peuplement tout au long de l'année (Kopp, 1975).

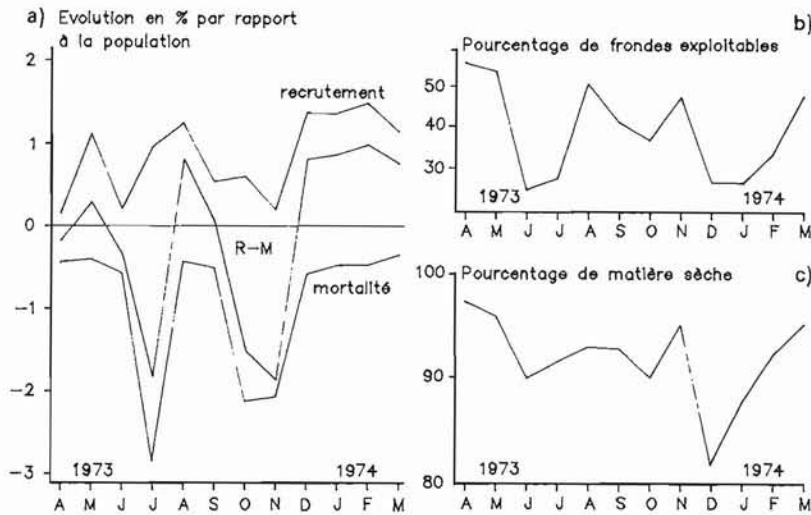


Figure 86 – a) Accroissement ou diminution en % de la population tout au long de l'année à l'île de Noirmoutier (France).

Durant les années 1973-1974, le peuplement était en régression car le recrutement a été presque toujours inférieur à la mortalité (d'après Kopp *et al.*, 1976).

b) Variation du pourcentage de frondes exploitables (plus de 10 cm de longueur) selon la période de l'année, à l'île de Noirmoutier (France) (d'après Kopp *et al.*, 1976).

c) Analyse du pourcentage de matière sèche de *C. crispus* au cours d'une année.

La variation de celui-ci explique que la flottabilité change d'un mois à l'autre, ce qui rend difficile le réglage d'une agitation par air (d'après Kopp *et al.*, 1976).

Longévité

Printz (1926), Rosenvinge (1931), Taylor (1973), Feldmann (1951) s'accordent sur le fait que le disque basal a une longévité de plusieurs années ; Marshall *et al.* (1949) pensent reconnaître sur les plus grands disques 3 générations de rhizoïdes et concluent, comme Mac Farlane (1968), à une longévité de 10 ans. La longévité des frondes est plus discutée ; elle serait de 3 à 4 ans (Rosenvinge, 1931) ; selon Taylor (1973), elle peut atteindre 4 à 6 ans dans les zones calmes et 2 à 4 ans dans les aires exposées. Pour Kopp (1975), elle dépend de la période d'apparition et varie de 7 à 14 mois sur la côte vendéenne (France). D'après son étude par histogrammes, il note une mortalité importante en août, période à laquelle l'algue prend une consistance flasque, et une deuxième plus importante en novembre, liée, selon lui, à la chute de la température et à la fréquence des tempêtes (Figure 87). Il ne semble pas qu'il y ait une influence entre les gamétophytes et les sporophytes.

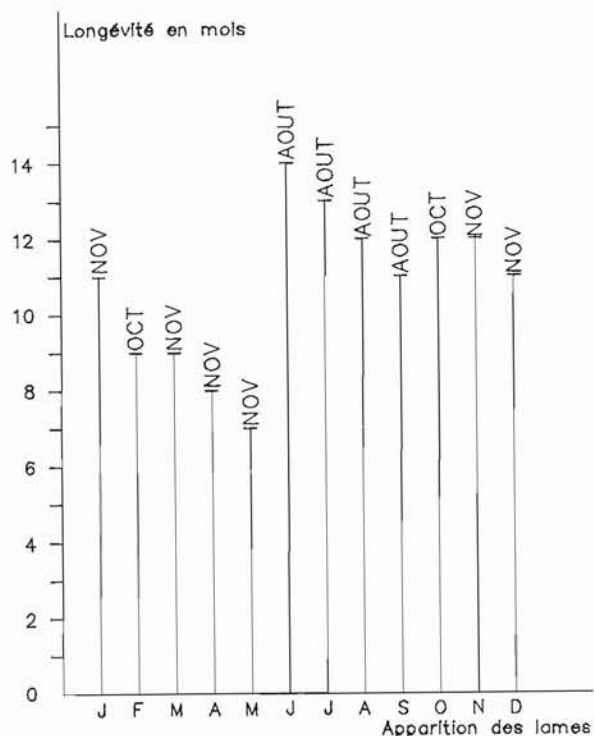


Figure 87 – Rapport entre la longévité des lames de *C. crispus* et le moment où elles apparaissent sur le disque basal.

Etude réalisée sur la population de l'île de Noirmoutier (France) (Kopp, 1975).

Les études en bassin, qui montrent que la fronde peut vivre et croître indéfiniment, conduisent à considérer qu'en fait sa longévité intrinsèque est sans limite et que la mortalité n'est due qu'à l'arrachage accidentel. Humms (1948) rapporte d'ailleurs le cas de frondes épaves partiellement enfouies dans le sable de flaques supralittorales où elles continuaient à croître.

Maturité

De la naissance de la fronde à l'apparition de la maturité, il s'écoule environ 1 an en Espagne (Seoane-Camba, 1965), 2 à 3 ans en Grande-Bretagne (Marshall *et al.*, 1949), 2 ans en Bretagne (Kopp, 1975), jusqu'à 5 ans au Canada (Mac Farlane, 1968). Chen et Taylor (1980) parviennent dans certaines conditions de culture (éclairage de $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ appliqué pendant 16 h sur 24 ; milieu : SWM3) à induire la maturité de gamétophytes ayant de 50 à 80 mm de longueur, âgés de moins d'un an (compté à partir de la germination des spores). La formation des sores demande plus de temps que la différenciation des gamétocystes.

COMPOSITION CHIMIQUE

Jusqu'à présent, *C. crispus* ne présentait d'intérêt qu'en raison de sa teneur en carraghénanes. Or, les thalles obtenus par culture sont plus larges, plus moelleux, plus tendres, plus riches en protéines que ceux récoltés dans la nature. Il serait possible donc d'envisager une utilisation d'une partie de la production comme algue alimentaire.

Teneur en carraghénane

La plupart des études sur les carraghénanes ont été réalisées en utilisant *C. crispus*, ce qui explique le nombre élevé de publications traitant des carraghénanes de cette espèce. Les premiers travaux concernant ces polysaccharides semblent devoir être attribués à Bouvier (1791) qui signale « une gélose » chez *C. crispus*. Il faudra attendre 1921 pour que Haas isole le principe actif qu'il appela « carraghenine ». Le nom de carraghénane fut attribué par Rees (1961). Dès 1936, Butler avait acquis la certitude qu'il s'agissait d'un polymère sulfaté du galactose. Rees (1963, 1969) a montré que ce carraghénane est formé de deux substances, le lambda carraghénane, soluble dans une solution de chlorure de potassium, et le kappa carraghénane qui précipite dans cette solution. On a pu établir ensuite qu'en fait les thalles récoltés dans la nature contiennent six types de carraghénanes (Rees, 1969, 1972, 1977) nommés lambda, kappa, iota, mu, nu et théta, selon leur structure chimique. Lors de l'extraction en milieu alcalin, la fraction mu se transforme en kappa, la fraction nu en iota, si bien que l'espèce ne livre à l'industrie que du kappa carraghénane et du lambda carraghénane, les autres types théta et iota étant en quantité négligeable.

Pour la structure chimique de ces galactanes, on se rapportera au chapitre concernant les carraghénanes. On notera cependant que le kappa carraghénane de *C. crispus* tend à donner un gel plus rigide que celui obtenu à partir du kappa carraghénane d'*Eucheuma cottonii* en raison d'une teneur plus élevée en 3,6 anhydro-galactopyranose (9 à 10 %). On ne peut l'utiliser avec le lait allégé en lipides car il provoque une séparation en phases avec formation de « petit lait ». Le taux de sulfate varie de 21 à 26 % dans le type kappa, de 30 à 35 % dans le type lambda ; le pourcentage d'anhydro-galactose approche 10 % pour le kappa, moins de 1 % pour le lambda (Mac Candless *et al.*, 1971).

La présence simultanée de ces deux types est à la fois un avantage et un inconvénient. Côté avantage, le mélange donne des qualités particulières de gels où le lambda atténue la rigidité du kappa. En outre, la présence de lambda carraghénane confère à *C. crispus* un intérêt tout particulier du fait que ce type est relativement rare parmi les carraghénophytes qui livrent pour la plupart du kappa ou du iota. Cependant, si l'on souhaite obtenir à partir de *C. crispus*, du kappa carraghénane pur ou du lambda carraghénane pur, il faut effectuer soit une extraction à deux niveaux de température, puisque le lambda carraghénane est soluble à froid tandis que le kappa ne se dissout qu'au-dessus de 80°C, soit une séparation après l'extraction au moyen d'une solution de chlorure de potassium.

Le fait que l'on obtienne à partir de la récolte naturelle des extraits de qualités fort différentes, en ce qui concerne notamment la force de gel, a été d'abord attribué à l'âge des populations, au lieu et à la saison de prélèvement (Rigney, 1971). Cette explication ne permet pas de comprendre les différences observées pour une même zone, au même moment. Chen *et al.* (1973), puis Mac Candless *et al.* (1974, 1975), reprenant la suggestion de Marshall *et al.* (1949) selon laquelle la force du gel pourrait être en rapport avec la nature haploïde et diploïde des thalles, démontrent, en utilisant des thalles venant de lieux très éloignés, que le gamétophyte contient principalement du kappa carraghénane (75 %) et son précurseur le mu carraghénane (5 %), et, par contre, que le sporophyte renferme une très forte proportion de lambda carraghénane (Chen *et al.*, 1973).

Les résultats restent identiques pour les algues soumises au laboratoire à diverses conditions de température, d'éclairement, de milieu nutritif, de photopériode. On ne note pas de différence entre le gamétophyte mâle et le gamétophyte femelle. Il est bien entendu impossible de tirer parti de cette propriété en traitant la récolte naturelle ; on ne peut en effet, économiquement parlant, séparer les sporophytes et les gamétophytes. Mais, on comprend aisément combien pourrait être intéressante une culture où l'on aurait la possibilité de produire au choix, tantôt des gamétophytes, tantôt des sporophytes, c'est-à-dire une matière première permettant d'extraire soit principalement de lambda carraghénane soit presque uniquement du kappa carraghénane.

Sur le rivage américain, la variation annuelle de la teneur totale en carraghénane a été suivie en Nouvelle-Ecosse dès 1936 par Butler qui observe un pic pendant les mois d'été au moment où la croissance est la plus forte. Black *et al.* (1965) constatent au New Hampshire un maximum en juillet-août et une brusque chute de septembre à novembre. Fuller et Mathieson (1972) notent, encore au Canada, que la concentration croît d'août à décembre avec un maximum à 61 % puis décline de février à juin (25 %).

En Europe, Kopp (1975) s'intéresse à l'évolution au cours de l'année du taux de kappa carraghénane et de lambda carraghénane des peuplements de l'île de Noirmoutier (France) sur des sporophytes et des gamétophytes femelles. Il constate les faits suivants.

– Pour toutes les frondes, la teneur totale (Figure 88) en carraghénanes est maximale (40 à 42 % du poids sec) en juillet et août. Le minimum a lieu en février avec 25 % pour les gamétophytes et 17 % pour les sporophytes. La fertilité se traduit par une élévation de la teneur de 4 à 5 % chez le thalle femelle, une baisse de 5 à 6 % chez le tétrasporophyte (Figure 89).

– Qu'il s'agisse d'un plant à n ou $2n$ chromosomes, la teneur en carraghénanes sera plus forte s'il se situe au niveau le plus bas de l'espace intertidal.

– Alors que Chen *et al.* (1973) trouvent en permanence une forte proportion de lambda carraghénane chez le sporophyte des côtes américaines, Kopp (1975) soutient qu'en Europe (Figure 89), durant l'été, il y a une inversion en faveur du kappa carraghénane. Pour les gamétophytes, la teneur en kappa resterait toujours très supérieure (35 à 40 % du poids sec) à la teneur en lambda (1 à 4 %) quelle que soit

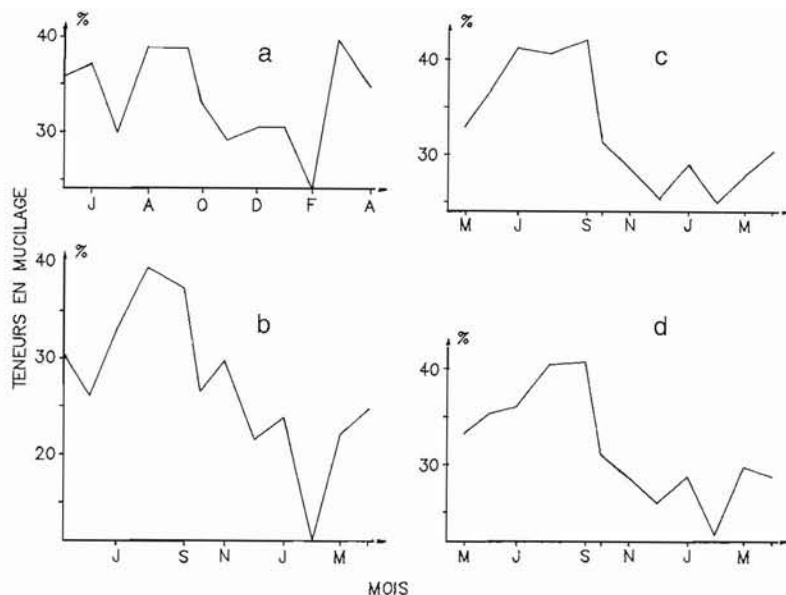


Figure 88 – Evolution de la teneur en carraghénanes chez *C. Crispus* au cours de l'année.

- a : chez les thalles femelles ;
- b : chez les sporophytes ;
- c : sur les thalles restant stériles ;
- d : sur l'ensemble de la population (d'après Kopp *et al.*, 1979).

la période de l'année, ce que confirment les travaux de Mac Candless *et al.* (1974), cités ci-dessus.

Kopp (1975) envisage l'hypothèse d'une transformation métabolique réversible kappa-lambda, ce qui est infirmé par les travaux de Tveter-Gallagher *et al.* (1980) qui ont cultivé diverses « variétés » de *C. crispus* dans un milieu contenant du soufre radioactif apporté par $\text{Na}_2^{35}\text{OSO}_3^-$. Ces auteurs tirent les informations suivantes.

– La radioactivité s'élevant lors des périodes de croissance, on peut en déduire que la synthèse des polysaccharides sulfatés s'accélère au moment de celles-ci. La détermination de la radioactivité peut donc permettre de sélectionner les plants à croissance rapide.

– la radioactivité mesurée après 24 et 48 h est plus forte (de 30 %) chez les tétra-sporophytes (plus riches en lambda) que chez les gamétophytes.

– Elle ne se cantonne pas uniquement dans la paroi cellulaire, contrairement à ce que pensaient La Claire et Dawes (1976) ; on en détecte aussi dans le cytoplasme au niveau des corps de Golgi, ce qui confirme le rôle de ces organites dans la synthèse des carraghénanes.

– Il n'y a pas réduction de la radioactivité du kappa au profit du lambda ou réciproquement. Son apparition se fait de telle manière qu'il semble que les voies de synthèse des deux galactanes sont différentes.

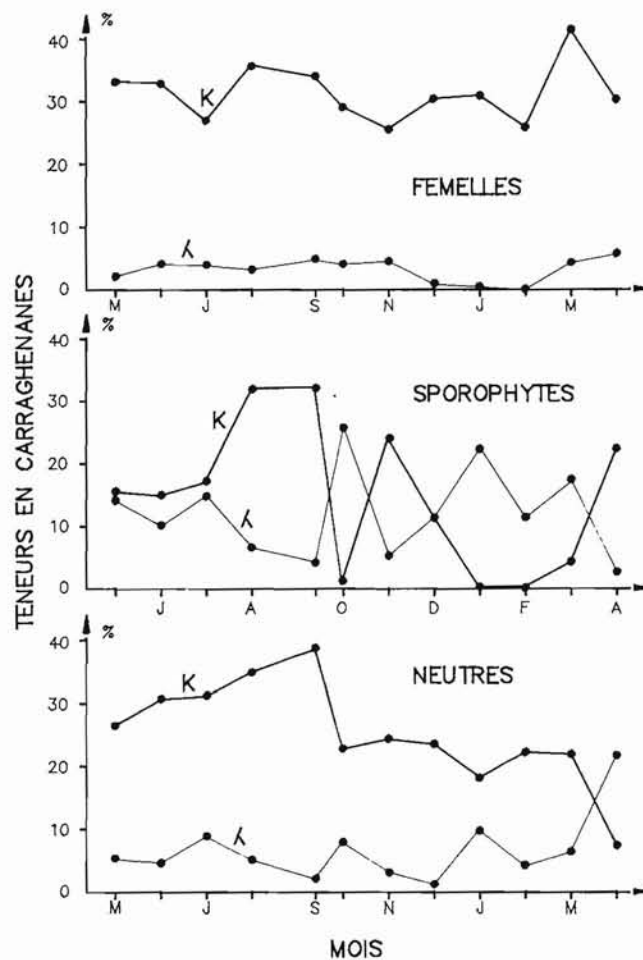


Figure 89 – Evolution de la teneur en carraghénanes kappa et lambda chez les gamétophytes femelles et les sporophytes de *C. crispus*.

Les plants désignés comme « neutres » sont ceux qui n'ont jamais été vus fertiles. il s'agit, sans doute, pour la plupart des gamétophytes mâles. Le rapport kappa-lambda chez les sporophytes diffère de celui observé classiquement où le taux de lambda domine largement, peut être parce qu'on se situe ici à la limite de l'aire de répartition.

Les études sur des plants femelles cultivés dans un milieu contenant du carbone radioactif apporté par 5 mmol l^{-1} de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (Mac Candless et Craigie, 1974) révèlent que le taux de radioactivité du kappa synthétisé est identique quelle que soit la saison, ce qui pousse à penser que la capacité de *C. crispus* à produire le kappa carraghénane est constante dans les conditions naturelles.

Les extraits obtenus à partir de la récolte naturelle (Fuller et Mathieson, 1972), sont :

- soit épaississants lorsque le taux de lambda est largement supérieur à la quantité de kappa (extraction à partir d'un lot contenant de nombreux sporophytes) ; dans ce cas, la viscosité peut aller de 31 à 2 700 mPa s⁻¹ avec cependant une plage entre 300 et 800 mPa s⁻¹ ; les hautes viscosités concernent les grandes frondes ;
- soit gélifiants lorsque la proportion de kappa est dominante (extraction à partir d'un lot riche en gamétophytes) ; la force de gel est liée au rapport kappa/lambda ; elle varie selon les échantillons de 0 à 368 g cm⁻² avec une moyenne entre 30 et 200 g cm⁻² ; les plus fortes valeurs sont obtenues avec des plants des cohortes III et IV (voir classification de Taylor et Chen, 1973).

On ne constate pas de différence de viscosité ou de force de gel selon que le plant est en période de fertilité ou de stérilité. La durée du stockage provoque une diminution de la viscosité ; mais, elle n'influe pas sur la force de gel.

De par leurs qualités propres, les carraghénanes extraits de *C. crispus* jouent le rôle de stabilisateurs des laits, à des doses de 0,025 %, souvent associés à la CMC (carboxyméthylcellulose) ou à la farine de graine de guar. Au-dessus de 0,15 %, on obtient des gels qui ont la consistance des flans ordinaires.

Composition chimique générale

La plupart des études s'étant focalisées sur les carraghénanes, on trouve relativement peu d'informations concernant la composition chimique générale de *C. crispus*. Selon Young et Smith (1958), l'algue contiendrait 17 % de protides ; en fait, il y a une variation annuelle importante signalée par Mac Farlane (1968) et Munda (1977) entre la période hiver-printemps (21 % correspondant à 3,4 % d'azote), et la période été-automne (10 % correspondant à 1,6 % d'azote). Ce pourcentage de protides comprend 50 % de protéines dont de l'albumine et de la globuline, 25 % de peptides, 18 % d'acides aminés libres dont l'acide aspartique et la gigartinine qui semble être spécifique du genre, 7 % d'acides nucléiques. Pour Chapman (1980), le taux de protides ne dépasse pas 7 %. Braud et Pérez (1976, non publié) mettent en évidence qu'en fait, les taux d'azote et de protides dépendent de la teneur en nitrates et en ammonium du milieu.

Munda (1977) évalue la teneur en matière sèche à 16,10 % et la teneur en cendres à 27,9 %. En fait, le rapport poids sec/poids frais se modifie avec les saisons entre 1/10 et 1/5, ce qui provoque une différence dans la densité de l'algue par rapport à l'eau, c'est-à-dire une différence de flottabilité qui pose problème dans le cadre de la culture avec agitation par air. La teneur en glucides atteint 65 % dont en moyenne 40 % de carraghénanes, le reste étant constitué par des hémicelluloses, de la cellulose et du mannitol. La teneur en minéraux varie de 12 à 21 %, parmi lesquels Na⁺ : 3,58 %, Ca⁺⁺ : 1,33 % et K⁺ : 3,38 % (Young *et al.*, 1958).

Le tableau 21 donne les valeurs correspondant aux oligoéléments qui ont été analysés par Young *et al.* (1958) et par le CEVA (Centre d'études et de valorisation des algues, à Pleubian, France) en 1987 ; tous les chiffres sont inférieurs aux doses légales acceptables pour l'alimentation humaine. Les vitamines sont celles rencontrées classiquement chez les algues rouges. On note (Tableau 22) cependant (Larsen et

Tableau 21 – Teneur en minéraux chez *Chondrus crispus* avec les limites légales en alimentation humaine.

Elément	Young ppm	CEVA ppm	Limite ppm
F	8,3		
Mn	6		
Mg	0,013		
Ni	1,3-2	1,83	15
Co	0,39		
Fe	3-8,4		
Cu	20		
Mo	0,56		
Cd	0,53	0,53	1
Sr	131		
Hg		0,043	0,1
Pb		2,23	10
Se	0,07		
Sb	0,05		
Sn		0,34	5
Zn	97,6		100
Bo	5,6		
As tot.	5-15	15,93	
As min.		0,34	3
Na	35800		
Ca	13200		
K	33800		
Cl	31500		
I	310-360	270	6000

Tableau 22 – Teneur en vitamines chez *Chondrus crispus*.

Vitamine	teneur en $\mu\text{g g}^{-1}$ MS
Riboflavine	150
Acide folique	0,5-9,5
Acide nicotinique	13-13,8
Acide pantothénique	1,2-150
Biotine	0,0037
B ₁₂	0,31 - 0,4

Haug, 1956 ; Buggeln et Craigie, 1973) un pourcentage élevé de carotène (93 à 167 mg pour 1000 g de poids sec).

On remarque, dans la perspective d'utilisation alimentaire, que, contrairement aux algues brunes qui se dégradent rapidement après la récolte si elles ne sont pas traitées, *C. crispus* peut être conservé frais, sans détérioration, pendant 4 à 5 jours.

RÉCOLTE SUR LES PEUPELEMENTS NATURELS

Le procédé de récolte est différent selon que l'on s'adresse à des peuplements situés dans la zone intertidale ou infralittorale et selon que le substrat est plat ou accidenté.

EN EUROPE

Depuis 1905, le prélèvement s'effectue à la main au moment des marées basses de vives eaux. L'article 14 de l'arrêté du 8 août 1990 sur la réglementation de la récolte des végétaux marins en fixe en France les modalités. La cueillette ne peut « commencer que deux jours avant le plus grand flot du cycle des marées précédant le 1 mai et doit se terminer deux jours après le plus grand flot du second cycle de marées suivant le 1^{er} novembre ». En fait, pour des raisons climatiques, l'activité s'arrête généralement à la mi-octobre ; elle s'étend donc en moyenne sur 40 à 50 jours effectifs. « Elle est réservée aux habitants des communes riveraines. Toutefois, à partir du 1 août et jusqu'à la clôture, elle est rendue libre pour tous les ramasseurs. Les zones inaccessibles à pied sec ne peuvent être exploitées que par des « Inscrits Maritimes » (personnes reconnues comme marins et payant un droit). Le prélèvement à la main présente l'avantage de n'affecter pratiquement que les grandes frondes sans léser les disques basaux et les pousses. Par contre, il a l'inconvénient de ne donner que des rendements médiocres (120 kg par jour et par personne). Il ne modifie pas la vitalité des champs et la ressource reste abondante. Seuls les peuplements du Cotentin semblent en régression à la suite du développement local de la mytiliculture dont les bouchots freinent les courants côtiers et provoquent le dépôt sur les substrats d'un sédiment fin empêchant les spores et les carpospores de se fixer (Figure 90).

On assiste depuis 1971 à une diminution de la récolte (Arzel, 1989) qui est passée de 2000 t (poids sec) en 1971 à 950 t en 1990. Cette évolution est liée au fait que ce type d'activité épisodique, peu rentable, difficile et fatigante, intéresse de moins en moins de monde malgré des besoins importants et une ressource abondante. Pour essayer d'inverser la tendance, les industriels ont fait en sorte qu'il n'y ait plus à sécher les algues sur le rivage pour pouvoir les vendre à l'usine. La récolte fraîche est regroupée en sacs de 25 à 30 kg qui sont directement amenés à l'usine par un service de ramassage car l'extraction est désormais réalisée sur l'algue humide.

En Espagne et au Portugal, quelques collectes sont effectuées en plongées sous marines ; mais, elles ne concernent que des tonnages relativement faibles. Un outil manuel individuel est actuellement à l'essai en Galice ; il ne semble pas, pour l'instant, répondre aux espérances qu'il a suscitées. On observe dans ces pays le même désintérêt croissant qu'en France. Seule une augmentation substantielle du prix de la matière première pourrait motiver de la main-d'œuvre. Mais, le kilogramme de *C. crispus* frais égoutté était payé en 1991 aux récoltants : 1,20 F le kilogramme frais égoutté ou 4,22 F « rouge » à 20 % d'humidité, soit déjà 10 % au-dessus du

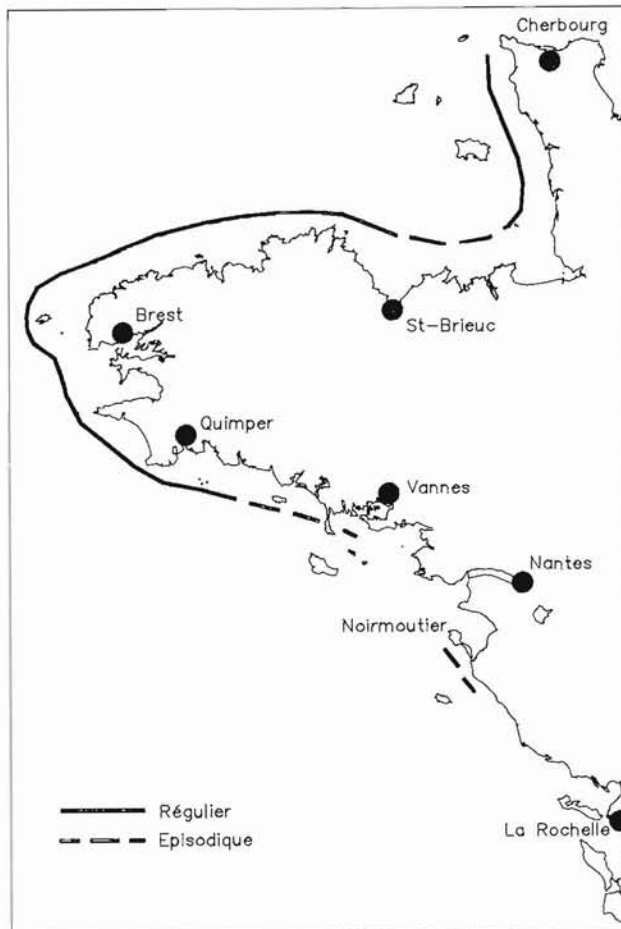


Figure 90 – Principales zones de récolte de *Chondrus crispus* sur les côtes françaises.

Quelques collectes ont lieu quelquefois sur les rivages de la Vendée mais la quantité reste inférieure à 60 t. Les peuplements situés le long du Cotentin sont en régression sans doute à la suite du développement de la mytiliculture sur bouchots.

prix des carraghénophytes importés des pays du Sud-Est asiatique qui cultivent les *Eucheuma* (Philippines, Indonésie). Ainsi, une augmentation qui redonnerait un intérêt à la cueillette risquerait du même coup d'être suicidaire pour l'industrie européenne des carraghénanes.

EXPLOITATION SUR LES CÔTES AMÉRICAINES

Les peuplements nord-américains atlantiques offrent des conditions topographiques et climatiques différentes selon les lieux (Figure 91). Les outils de récolte se sont adaptés aux diverses situations. La description de ceux-ci, le mode d'utilisation, l'efficacité, l'impact sur les champs ont été donnés par Pringle *et al.* (1976,

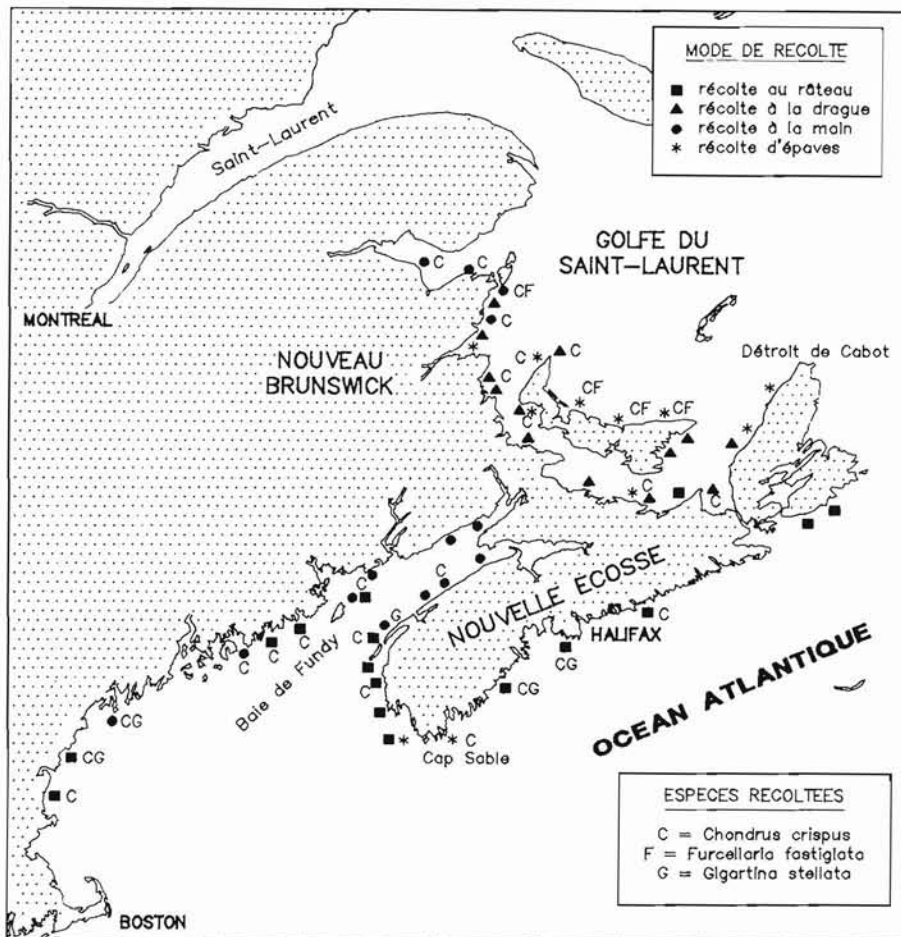


Figure 91 – Exploitation des peuplements de *C. crispus* sur les côtes nord-américaines de l'Atlantique. Elle conduit à une récolte de 6 200 t (poids sec).

1979, 1981, 1983, 1986, 1987) qui, par leurs travaux, ont contribué à améliorer la gestion de cette activité.

On distingue deux types de récolte, celle des frondes épaves qui sont arrachées en grand nombre par les éléments dans les peuplements exposés aux vents violents et aux fortes vagues, celle des algues fixées que l'on « moissonne » à partir de bateaux au moyen de râteaux ou de dragues.

Collecte des épaves

Les vastes et luxuriants peuplements du nord-ouest, nord et nord-est de l'île du Prince-Edouard sont balayés épisodiquement par une houle puissante que soulè-

vent des vents persistants. Les grandes frondes (celles des classes III et IV) sont arrachées et entraînées vers le rivage. De même, lors de la fonte des glaces, les plaques libérées dérivent vers le littoral, poussées vers la laisse de haute-mer par le flux, ramenées vers la limite des basses mers par le reflux. Au cours de ces va-et-vient incessants, elles frottent sur le substrat et brisent beaucoup de plants que la mer montante accumule sur la côte. Lorsque la marée laisse les épaves au sec, de nombreux camions et tracteurs viennent les récupérer et les amènent vers l'arrière où on les étend sur la dune pour un premier séchage et nettoyage. Ce sont généralement les femmes et les enfants qui se chargent d'éliminer tout ce qui n'est pas *C. crispus*. Les arrivées d'épaves deviennent importantes après juillet. Les quantités dépendent de la direction et de la force du vent qui augmente à l'approche de l'automne. Les tonnages disponibles après les tempêtes sont parfois considérables. Mac Farlane (1968) rappelle qu'en 1967, durant les trois premiers jours de septembre, les accumulations formaient de tels monticules que, malgré les efforts soutenus de nombreux ramasseurs, marins, pêcheurs, agriculteurs, étudiants, professeurs, militaires et l'usage d'outils performants, il fut impossible d'en venir à bout.

Toutes les frondes libres ne viennent pas au sec ; certaines restent au voisinage de la limite des eaux, ballottées par le ressac. Les ramasseurs vont les y chercher. Les uns, équipés de grenouillères (veste-cuissardes), travaillent à l'épuisette ou tirent derrière eux dans les flots une sorte d'entonnoir horizontal en grillage dans lequel viennent s'accumuler les lames flottantes. D'autres préfèrent laisser ce rôle tracteur à un cheval qu'ils dirigent de la rive à l'aide de longues rênes.

Cueillette des algues fixées

Pour collecter le *C. crispus* cramponné au substrat, les goémoniers utilisent des embarcations. Suivant la méthode de prélèvement, ils se classent en deux catégories, les « râteleurs » et les « dragueurs ».

« *Les râteleurs* ». Les « râteleurs » existent depuis 1950 (Figure 92), principalement dans le sud-ouest de la Nouvelle-Ecosse ; ils disposent chacun d'une petite barque de 4 à 5 m de longueur, propulsée le plus souvent par un moteur hors-bord de 20 à 30 CV. On peut encore trouver de vieux ramasseurs travaillant à la rame ; mais, ceci est de plus en plus rare. L'outil d'arrachage est un râteau en fer fixé à l'extrémité d'un long manche en bois de 4 à 5 m de longueur. Le râteau se compose de dents acérées, droites ou légèrement incurvées, de 5 cm de hauteur, 0,5 cm² de section, espacées de 5 mm. Il est relativement lourd (6 à 8 kg) et exerce donc une force importante sur le fond qu'il laboure, cassant les frondes ou arrachant les thalles lorsque le goémonier le tire à lui.

A partir du 7 juin et jusqu'en octobre, la collecte débute 2 h avant la marée basse et se termine en principe 2 h après. La barque navigue de la limite de l'eau (selon son tirant) jusqu'à des fonds de 2 à 3 m. Le climat et la marée dictent la stratégie à suivre : les jours de temps calme, on s'efforce de travailler dans les champs exposés de façon à se réserver les côtes plus abritées pour les périodes tourmentées.

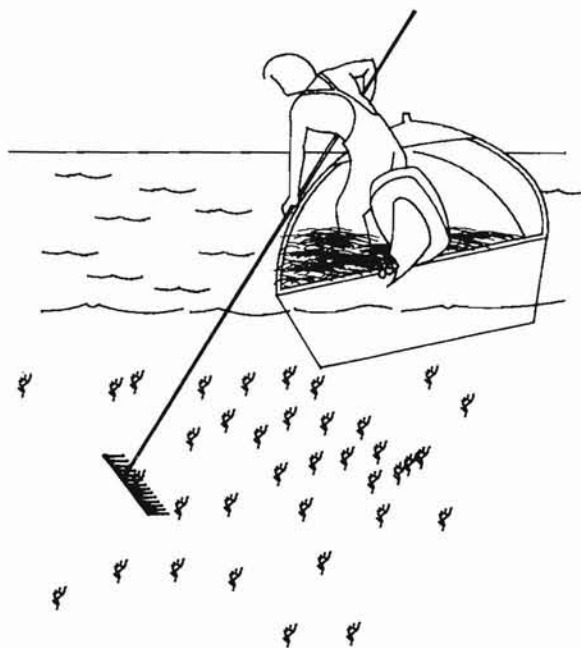


Figure 92 – Râtelier au travail au Canada.

La récolte a lieu au moment où la mer, se retirant, découvre les peuplements de *C. crispus*. Elle dépend donc du jeu des marées.

Les zones profondes des peuplements ne sont accessibles que pendant de courts moments lors des plus fortes marées basses. Les « râteliers » les plus performants arrivent à collecter 630 à 645 kg j⁻¹ ; la moyenne est approximativement de 437 kg durant les 3 à 5 semaines qui suivent l'ouverture de la saison. Lors du deuxième passage sur les mêmes surfaces, les rendements sont inférieurs du tiers et diminuent encore par la suite lors du troisième et quatrième passage. Le nombre de récoltants (2 300 à 5 000 avec les « temporaires ») est en baisse de 15 % depuis 1980 et les livraisons de 40 %. Ce type de récolte fournit cependant plus de 75 % de la production totale.

« *Les dragueurs* ». Dans le sud du golfe du Saint-Laurent, les goémoniers « dragueurs » travaillent avec des bateaux (environ 200) de 10 à 20 m de longueur, tirant une ou plusieurs dragues (Figure 93). La drague classique pèse environ 25 kg, mesure 1 m d'envergure et 0,9 m de profondeur, comporte 42 dents de 12,5 cm de longueur et 2 cm de section espacées de 6,5 cm. La majeure partie (75 %) de ces embarcations sont en fait des « polyvalentes » : elles servent, selon la saison, aussi bien à la pêche (homards, poissons, mollusques) qu'à la récolte de *C. crispus*.

Là encore, on reconnaît deux catégories : les bateaux à monte-trappe et les bateaux à treuil.

– *Les bateaux à monte-trappe* sont en général de plus petite taille (10 à 14 m). Plusieurs dragues (4 à 6) disposées en parallèle du même côté du bateau, l'une à la suite de l'autre, sont reliées chacune par un cordage à une poulie. Les 4 à 6 poulies

LES DRAGUEURS

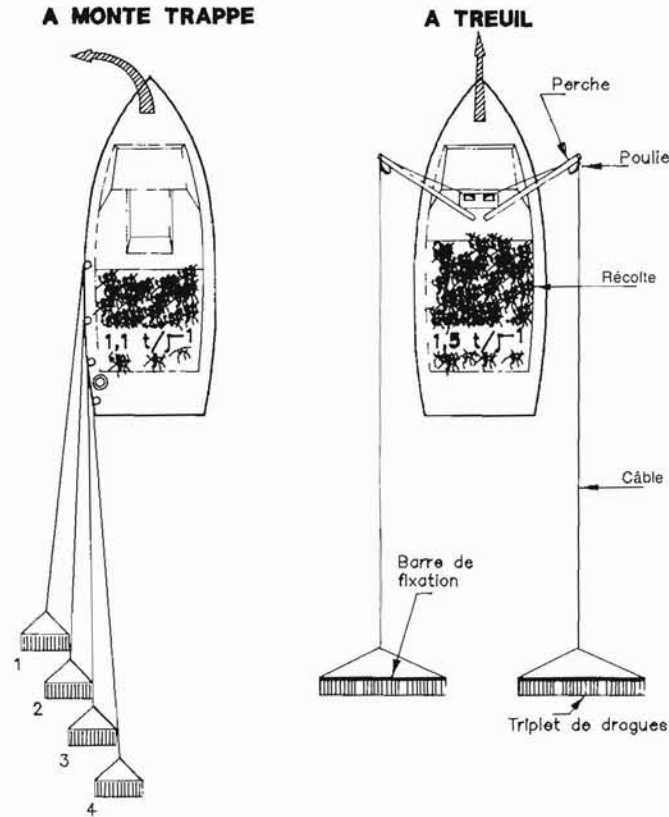


Figure 93 – Bateaux de récolte dits « dragueurs » avec le type « à monte-trappe » et le type « à treuil ».

Malgré des rendements supérieurs aux « râteleurs », les « dragueurs » ne représentent pour l'instant qu'une petite part de la récolte.

sont sur le même bord. Tandis que le pilote dirige le bateau en décrivant des cercles, le ou les assistants (au maximum 2) relèvent les dragues l'une après l'autre en les faisant passer par la trappe normalement destinée à récupérer les casiers à crustacés. Le rendement horaire peut atteindre 150 kg h^{-1} soit $1,100 \text{ t j}^{-1}$ (poids frais).

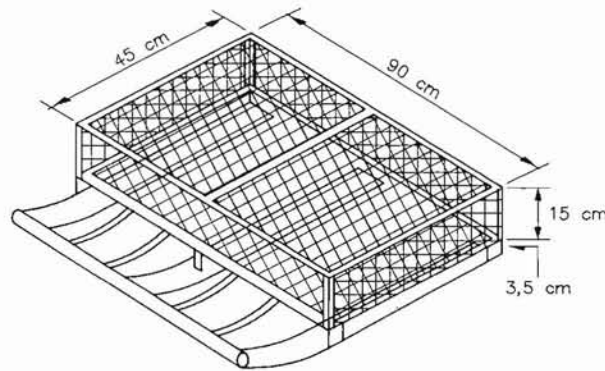
– *Les bateaux à treuil* mesurent plus de 14 m et récoltent par l'arrière en filant en ligne droite. De part et d'autre du mât central sont disposées deux perches à 45° , portant chacune une poulie à leur sommet. Un câble relié à un treuil passe sur la poulie et tire une barre en métal sur laquelle sont fixées côte à côte 3 dragues. Chaque bateau dispose de deux lignes de ce type. Le pilote dirige en même temps l'embarcation et le fonctionnement des dragues. Tandis que le premier triplet de dragues parcourt le substrat, l'autre est sur le pont où le matelot s'affaire à décrocher les frondes des entredents en frappant un coup d'un côté, un coup de l'autre, avec

un long tranchoir. Les rendements sont supérieurs à ceux des bateaux à trappe : 210 kg h^{-1} soit $1,500 \text{ t j}^{-1}$ (poids frais).

Dans le cas du dragage, un pourcentage important de frondes arrachées ne se coincent pas entre les dents métalliques et partent en épaves. Certaines sont par la suite récupérées sur le rivage, mais beaucoup sont perdues dans les courants qui les amènent vers le large. C'est la raison qui a conduit à installer à l'arrière de la drague une sorte de panier destiné à récupérer les lames « perdues » (Figure 94). Après une longue polémique à laquelle les travaux de Pringle (1981) ont permis de mettre un terme, ce type d'outil a été interdit car les homards vivant dans les peuplements de *C. crispus* étaient aussi pris dans le panier et écrasés par les rocs qui y pénétraient également, ce qui risquait d'affaiblir le recrutement des crustacés.

Figure 94 – La drague interdite.

Elle permet de collecter les frondes épaves mais elle provoque de graves destructions sur le stock de crustacés. Après des essais peu convaincants de dragues moins agressives, ce procédé a été mis hors-la-loi.



Tonnage récolté

La courbe de la figure 95 permet de suivre l'évolution du tonnage total récolté par an depuis 1961. Les chiffres utilisés pour la construire sont des valeurs corrigées. Les statistiques des Provinces Maritimes du Canada prennent à la fois en compte *C. crispus* et *Furcellaria lumbricolis* qui sont mêlés dans les accumulations d'épaves et qu'il est impossible de séparer. On sait que ces mélanges concernent principalement les rivages septentrionaux de l'île du Prince-Edouard et que *Furcellaria* représente environ 13 % de la collecte, ce qui permet d'effectuer les rectifications. La courbe fait apparaître clairement l'existence de trois périodes (Pringle, 1986).

- Jusqu'en 1966, la production a augmenté progressivement.
- De 1969 à 1974, les récoltes furent exceptionnelles, sauf en 1972 marquée par un très mauvais temps.

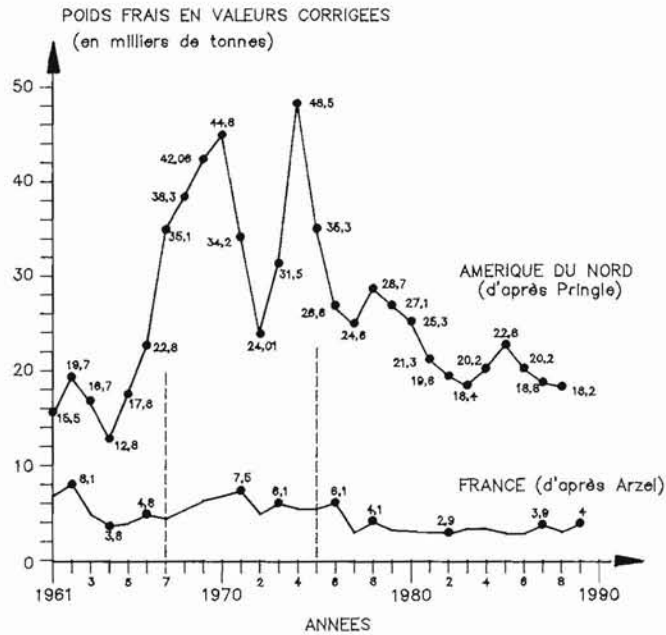


Figure 95 – Evolution des tonnages récoltés de *C. crispus*, en Amérique du Nord (d'après Pringle, 1986), et en France (d'après Arzel, 1989).

On note une nette diminution de 1975 à nos jours avec une stabilisation depuis 5 ans.

– A partir de 1975, le tonnage collecté n'a cessé de diminuer si bien qu'il représente aujourd'hui moins de la moitié de la valeur atteinte en 1974, ce qui, à première vue, pourrait être un inquiétant indice d'une surexploitation entraînant la régression des peuplements. Cette situation a incité les chercheurs et la profession toute entière à une analyse profonde du phénomène.

LES CAUSES DE LA DIMINUTION DU TONNAGE

De nombreux paramètres biologiques, climatiques, historiques, pathologiques, humains, économiques ont été examinés pour déterminer dans quelle mesure ils sont responsables de cette évolution.

Régénération des peuplements

Malgré plus de 50 ans de récolte, les peuplements de *C. crispus* continuent à former le plus souvent une « pelouse » dense et homogène sur les rochers. Certes,

la densité des champs varie considérablement selon la saison et selon les lieux. Kopp (1975), qui a suivi tout au long de l'année la biomasse à l'île de Noirmoutier, note un pic en mars et avril ($1\,585\text{ g m}^{-2}$) puis un second pic en octobre ($1\,016\text{ g m}^{-2}$). Le minimum a lieu en juillet. Les disques portent des frondes d'âge et de taille différents. La main ou l'outil ne parvient à saisir que deux tiers des lames de plus de 9 cm. Au Canada, à l'île du Prince-Edouard, Taylor (1971) indique une biomasse plus élevée qu'en Europe : entre $2\,130$ et $2\,500\text{ gm}^{-2}$. Michalek (1978) rapporte des valeurs exceptionnelles de 5 à 12 kg m^{-2} dans des aires non exploitées de la baie de Fundy. Mathieson et Burns (1975) montrent qu'un peuplement soumis en été à une récolte de deux tiers des lames adultes redevient en 6 mois identique au témoin (non sollicité) pour ce qui concerne la densité, en 9 mois pour la biomasse. Lorsque la même expérience est réalisée en hiver, la durée est double.

Les surfaces où un prélèvement de toutes les frondes a été soigneusement effectué sans détérioration des disques retrouvent la flore initiale au bout d'un an si l'expérience a lieu en été, deux ans si elle se passe en hiver (Mac Farlane, 1968). Marshall *et al.* (1949) ont remarqué qu'en Grande-Bretagne la récolte d'été n'a aucun effet sur les rendements de l'année suivante. Ils constatent aussi qu'un rocher mis à nu en août est recolonisé dès janvier par des disques de *C. crispus* et porte déjà en juin 460 frondes de plus de 2,5 cm. *C. crispus* se révèle donc être un compétiteur plus rapide que *Laminaria*, *Fucus* et *Gigartina*. Mathieson et Burns (1975) ont tenté d'évaluer dans le New-Hampshire l'effet de la récolte classique sur les capacités reproductives du peuplement sollicité : celles-ci sont totalement récupérées en 9 mois pour une récolte d'été, un peu plus de 12 mois pour une récolte d'hiver. Si toutes les lames, y compris les plus jeunes, sont éliminées, le taux de reproduction ne redevient normal que trois ans plus tard. Le repeuplement est principalement réalisé par les bourgeonnements à partir des disques qui, en même temps, continuent à s'élargir, et par la régénération des frondes sectionnées. La reproduction n'intervient que pour moins de 10 % : elle reconstitue les espaces où les disques ont été arrachés.

La méthode de récolte, quelle qu'elle soit, doit respecter au maximum les disques et les jeunes frondes immatures qui, en acquérant la fertilité, dissémineront spores ou carpospores.

Avec le râteau, sur une biomasse moyenne de $2,8\text{ kg m}^{-2}$, le goémonier en prélève environ 40 %, soit $0,9$ à $1,12\text{ kg m}^{-2}$ pendant chacun des 4 mois effectifs que dure la période de récolte, ce qui ne correspond qu'à 10 % des frondes présentes. Une telle prise est, selon Mac Farlane (1956), nettement en-dessous de la limite de surexploitation. Les tests ont indiqué que l'espace entre les dents de l'outil ne doit pas être inférieur à 5 mm (Pringle, 1978) si l'on souhaite éviter un trop fort pourcentage de lames immatures. Le prélèvement par dragages est plus agressif pour les disques. Pringle (1978) démontre que 25 % à 35 % des frondes remontent avec le disque ou une partie de celui-ci. En conséquence, certaines zones soumises à des récoltes répétées ont été totalement dénudées. Par de nombreux essais au cours desquels les caractéristiques des dragues ont été modifiées, on s'est efforcé de réduire au minimum cet impact (abaissement du pourcentage d'algues immatures, réduction de la quantité de frondes avec disque, productivité supérieure en lames de grande taille). La drague à dents espacées de 6 cm, actuellement acceptée par tous les ba-

reaux, a été reconnue comme la moins destructrice pour le peuplement. On notera qu'en fait ce type de ramassage par dragues ne concerne que 10 % de la récolte totale et seulement 8 % des surfaces exploitées.

Législation

Elle a pour but de permettre une récolte rentable tout en assurant la protection des champs, c'est-à-dire le renouvellement de la ressource. Avant 1977, les récoltants fixaient eux-mêmes les dates d'ouverture et de fermeture en prenant principalement en compte leur propre disponibilité : la fermeture de la pêche aux homards les libérant pour la « saison » des algues. A partir de 1977, la loi prend aussi en compte les avis scientifiques pour la protection du milieu. Elle exige pour les marins dont plus de 60 % du revenu provient des algues l'acquisition d'une licence. Elle interdit les outils dévastateurs. Elle limite la période de récolte entre juin et octobre. En fait, dans les zones les plus septentrionales, la présence précoce de la glace, les vents violents fréquents, la difficulté d'accéder à certains ports exposés dès que la mer se lève, raccourcissent souvent la saison de coupe à trois mois.

Pringle (1980) pense que la réglementation pourrait être améliorée sur deux points : en ce qui concerne l'augmentation de l'espace entre les dents du râteau qui pourrait passer de 5 à 7 mm, et pour ce qui est de la définition de la date d'ouverture en fonction de l'état de reproduction des peuplements. Dans certains cas (île du Prince-Edouard), si on reculait l'ouverture d'un mois, les cystocarpes étant mûrs en mai-juin, toutes les carpospores pourraient être libérées avant que les lames ne soient récoltées.

Dans l'ensemble, les contrôles ont montré que les goémoniers sont conscients de la nécessité d'une gestion rigoureuse de la ressource et s'efforcent de respecter les textes législatifs. La seule région où Pringle *et al.* (1983) signalent des indices de surexploitation se situe dans le nord de l'île du Prince-Edouard.

Compétiteurs

Parmi les compétiteurs, Mac Farlane (1968) place au premier rang *Corallina officinalis* qui, lorsque trop de disques de *C. crispus* sont arrachés, s'installe et se développe sur le substratum à nu, empêchant pendant plusieurs années le retour de la Gigartinacée. Kopp (1975) observe le même phénomène en France à la fois avec *Corallina officinalis*, *Corallina squamata* et *Dermatholithon pustulatum*. Bien qu'il soit souvent à un niveau bathymétrique plus bas que *C. crispus*, *Mastocarpus stellatus* parvient à remonter dans les zones exposées lorsque la densité des populations de *C. crispus* a été fortement affectée. Ayant de très solides crampons, cette algue peut rester en place pendant plus de 5 ans. Sur les côtes abritées où la température en été dépasse 21°C, ce sont *Phyllophora brodiaei* et *Phyllophora membranifolia* qui tendent à éliminer *C. crispus*. *Fucus serratus*, *Fucus vesiculosus* peuvent s'installer dans la

frange supérieure des peuplements de *C. crispus* lorsque la récolte du carraghénophyte a été trop poussée et persister pendant plusieurs années. *Laurencia*, *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Ahnfeltia*, *Furcellaria* n'ont pas de crampon assez solide pour résister au passage des outils de récolte. Ce ne sont que des compétiteurs éphémères.

En fait, en raison de la pérennité de son disque qui continue pendant plusieurs années à s'étendre et à générer en permanence de nouvelles pousses, par l'efficacité de son système de reproduction avec spores et carpospores émises en grande quantité durant de longues périodes, par sa large tolérance aux conditions hydrologiques et ses modestes exigences pour se développer, *C. crispus* est une algue qui a davantage tendance à étendre son aire de répartition qu'à régresser, dans la mesure où l'effort de prélèvement reste raisonnable.

Le seul compétiteur pour l'espace ayant une influence marquée est *Mytilus edulis* (Figure 96) qui intervient de deux manières : en se fixant sur les frondes de *C. crispus* jusqu'à constituer des grappes qui étouffent ou cassent les frondes, en produisant des dépôts qui recouvrent les rochers et empêchent la fixation des spores et carpospores. En outre, les rangées de bouchots ou de filières verticales que nécessite la mytiliculture en mer ralentissent la houle et les courants, accentuant de ce fait les dépôts de vase sur les substrats. C'est sans doute là, la principale cause de régression de *C. crispus* le long des rivages est du Cotentin en France (Folcher, com. pers. 1970). Un certain nombre de membraniporidés et quelques *Spirorbis* se fixent également sur les lames de *C. crispus* vivant au-delà de 3 m de fond, mais ils ne sont pas gênants car ils se détachent aisément lors du séchage dans les tambours rotatifs.

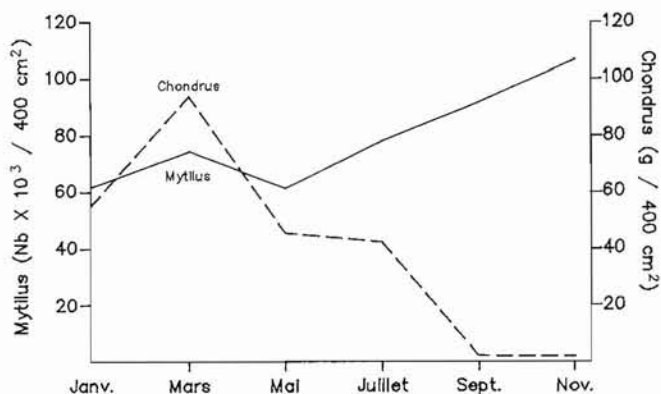


Figure 96 – Influence négative de la concentration en *Mytilus edulis* sur les peuplements de *C. crispus*.

Les rejets des moules couvrent progressivement les substrats et empêchent la fixation des éléments reproducteurs de l'algue (d'après Mathieson *et al.*, 1983 – Reynolds, 1971).

Epiphytes

Les principaux épiphytes rencontrés sur les frondes de *C. crispus* sont, selon Mac Farlane (1968) : *Trailliella intricata*, *Chordaria flagelliformis*, *Palmaria palmata*, *Porphyra umbilicalis*, *Elachista* sp., *Chaetomorpha* sp.

Pour l'Europe, Kopp (1975) y ajoute *Ceramium rubrum*, *Polysiphonia* sp., *Ulva lactuca*, *Enteromorpha linza*, *Leathesia difformis*.

Lorsque ces algues sont abondantes sur les frondes de *C. crispus*, elles limitent la croissance de la Gigartinacée en absorbant les substances nutritives, en diminuant la lumière par effet d'ombrage ; en outre, elles attirent leurs propres brouteurs qui, en les consommant, lèsent ou écrasent les jeunes pousses. Pour les récoltants, les pieds épiphytés sont difficiles, sinon impossibles à nettoyer et à sécher car *Trailliella intricata*, *Chordaria flagelliformis*, *Chaetomorpha* sp. sont très enchevêtrées et retiennent longtemps l'eau. Plutôt que d'avoir à effectuer un tri long et pénible, les goémoniers préfèrent éviter la récolte dans de tels peuplements et attendent que les conditions climatiques éliminent d'elles-mêmes les algues importunes. En conséquence, certains champs sont inutilisables une bonne partie de l'été.

Prédateurs

Les prédateurs les plus dangereux appartiennent au groupe des échinidés, notamment *Strongylocentrotus drobachiensis*, vorace consommateur de laminaires et de *C. crispus*. Mann (1977), Warton et Mann (1981), Pringle *et al.* (1983) s'accordent pour affirmer que cet oursin cause de graves dommages dans les peuplements, principalement dans le sud-est de Terre-Neuve où on le rencontre à des densités de 3 à 8 au m². Sa prolifération est sans doute liée, selon Pringle, à la destruction de ses prédateurs ou à l'augmentation de la pollution au voisinage des villes littorales. Il semble que, depuis 1987, on le trouve en plus petit nombre. Mais les dégâts qu'il cause sont néanmoins plus importants que ceux provoqués par les autres brouteurs, amphipodes, gastéropodes (*Haliotis* sp., *Littorina littorea*), larves de moules, crabes, étoiles de mer.

Pathologies

Rosenvinge (1931) puis Marshall *et al.* (1949), Kopp (1975) ont identifié le pyromycète *Leptosphaeria chondrii* (Rost) dans les apex de *C. crispus*. Le champignon provoque un arrêt de la croissance des frondes. Wilson et Knoyle (1961) signalent également un ascomycète *Didymosphaeria danica* qui se développe spécifiquement dans les cystocarpes de *C. crispus*, provoquant la formation de taches noires dans les tissus de l'hôte. Les ascocarpes et les spermatogonies du champignon perturbent la reproduction de l'algue. Lorsque le champignon disparaît, la partie de l'algue qui a été infestée se désagrège ou est consommée préférentiellement par les brouteurs. Molina (1986) a étudié un champignon oomycète de l'ordre des Lagénidiales, *Petersenia pollagaster* qui infecte les thalles de *C. crispus* maintenus en culture et pro-

voque des lésions de 0,25 mm de diamètre aux sommets des dernières dichotomies. Mais, cette pathologie n'a pas été observée jusqu'à présent dans la nature.

Tous ces paramètres biologiques ne peuvent donner une explication satisfaisante de la chute de production à partir de 1974. Aucun d'eux n'a été exacerbé juste avant ou pendant cette période. L'arrivée de l'algue non indigène *Sargassum muticum* n'a pu avoir d'incidence car la phéophycée s'implante généralement au niveau du *Fucus vesiculosus*, c'est-à-dire bien au-dessus du niveau de *C. crispus*. En outre, les grandes pollutions par hydrocarbures telles que celle de l'Amoco Cadiz n'ont eu d'effet notable ni sur la croissance, ni sur la reproduction de l'algue (Kaas, 1980). Les raisons de la baisse de la récolte doivent donc être recherchées dans d'autres causes.

Paramètres climatiques

Sharp et Roddick (1982) ont calculé que la biomasse a connu une réduction de 10 à 25 %, selon les lieux, en raison d'une diminution de luminosité suite à un ciel très souvent couvert, de marées basses de vive eau ayant lieu tard ou tôt tandis que les hautes eaux étaient en pleine journée, de coefficients de 66 % plus faibles qu'au cours des années précédentes. Ce dernier point a rendu, en outre, plus difficile l'accès à la ressource. Il n'a pas été noté de variations inhabituelles dans les températures et les taux de nutriments.

Paramètres humain et économique

Jusqu'en 1973, *C. crispus* fut le principal carraghénophyte utilisé par l'industrie des carraghénanes. A mesure que la demande pour ce type d'algue augmentait, le prix progressait rapidement : 1,10 F le kg sec et propre en 1963, 1,85 F en 1970, plus de 3,15 F en 1973. Sous cette impulsion, la récolte se développait sur des surfaces de plus en plus étendues et sollicitées pour la première fois, donc très riches. Vers 1979, toutes les surfaces utilisables étaient exploitées : la récolte était parvenue à son plus haut niveau. Mais, depuis 1971, la culture des *Eucheuma* s'intensifiait en Asie du Sud-est ; en 1974, les tonnages produits devenaient significatifs et à un coût inférieur de 30 % à celui de *C. crispus*. Pour rester compétitives vis-à-vis des industries qui utilisaient les algues asiatiques, celles qui employaient *C. crispus* se virent obliger de limiter la hausse du prix de cette algue, bien que les prix des bateaux, du carburant et, plus généralement, le coût de la vie augmentaient rapidement en Occident. La récolte de *C. crispus* devint de ce fait moins intéressante et certains goémoniers abandonnèrent le métier tandis que d'autres ne récoltèrent plus que sur les peuplements à haut rendement, négligeant les orées moins productives. Entre 1975 et 1976, le nombre de goémoniers possédant la licence a diminué de 13 % et le nombre de livraisons de 27 %.

Cette situation s'est accentuée lors des périodes de surproduction en *Eucheuma* dont le prix du kilogramme sec est passé alors de 3 F en 1976 à 1,80 F en 1980. L'industrie ayant mis au point de nouvelles et nombreuses préparations avec des carraghénanes, la surproduction a pu être absorbée et le prix des *Eucheuma* s'est rapproché de celui de *C. crispus*. On s'est aperçu en outre que, parmi les nouvelles

utilisations, certaines sont de meilleure qualité lorsqu'elles sont composées avec les extraits de *C. crispus*, d'où un regain d'intérêt de la part de l'industrie pour le carraghénophyte canadien et européen. Mais, déjà, depuis près de 10 ans, les biologistes canadiens, américains et français, persuadés que la culture de *C. crispus* était réalisable et économiquement intéressante, s'efforçaient de rassembler les données qui ont permis d'y parvenir.

CULTURE INFORMATISÉE

On peut se demander les raisons qui ont poussé à entreprendre cette culture alors que les peuplements naturels sont loin d'être surexploités et que la cueillette, actuellement de 26 000 t, pourrait atteindre le double. Mais l'algue sauvage présente deux inconvénients importants.

- La récolte est d'un coût élevé et pourtant pas assez lucrative pour retenir une main-d'œuvre qui préfère une activité permanente (et non épisodique), plus rémunératrice et moins tributaire des conditions climatiques.
- Les thalles libèrent un mélange de carraghénanes, ce qui implique la nécessité d'un traitement supplémentaire de séparation pour disposer d'un seul type, avec, en conséquence, l'augmentation du coût de l'extraction.

L'industrie s'est donc progressivement tournée vers les *Eucheuma* cultivées aux Philippines et en Indonésie. Le prix est de 30 à 35 % plus bas que celui de *C. crispus*, les tonnages sont abondants ; l'extraction conduit à un seul carraghénane, le type iota à partir d'*Eucheuma spinosum*, le type kappa à partir d'*Eucheuma cottonii*. L'importation massive des *Eucheuma* constitue une solution de facilité mais aussi, à la fois, une perte de devises et un danger, celui pour les industries occidentales de dépendre d'une matière première venant de pays lointains et politiquement instables, donc d'être à la merci de décisions soudaines limitant l'approvisionnement. En toute logique, les états producteurs sont en effet de plus en plus tentés de traiter leurs propres ressources chez eux dans des usines qu'ils envisagent de construire. Les industriels occidentaux sont arrivés à la conclusion que, pour assurer l'avenir, ils devaient disposer d'une ressource nationale de sécurité.

Au vu des résultats obtenus entre 1973 et 1982 par les phycologues canadiens, américains et français sur ses capacités intrinsèques, *C. crispus* paraissait être le carraghénophyte dont la culture semblait être en mesure de satisfaire les trois objectifs à atteindre pour qu'elle soit viable :

- permettre une production élevée ;
- obtenir celle-ci à un prix comparable à celui des *Eucheuma* (ce qui sous-entend l'utilisation de très peu de main-d'œuvre car celle-ci est, en Europe et en Amérique du Nord, 15 à 20 fois plus chère qu'en Asie du sud-est) ;
- donner une matière première contenant un seul type de carraghénane, kappa ou lambda selon la demande ; la présence du lambda carraghénane chez *C. crispus* représente un atout important car peu de carraghénophytes dans le monde sont capables d'en délivrer.

LES CAPACITÉS DE *C. CRISPUS*

Premiers essais

Les premiers essais pour accroître la production de *C. crispus* datent 1949 : Marshall *et al.* (1949) ont essayé en vain d'augmenter la superficie des peuplements en éliminant au râteau les zones à *Chaetomorpha aerea* (chlorophycée filamenteuse de l'ordre des cladophorales) qui en constituait la limite supérieure. Ils tentèrent ensuite d'y disperser des spores dont ils avaient obtenu la libération en laboratoire. Les résultats furent décevants. Le New York National Ocean Science Laboratory (NYOSL), sous la direction de Moeller (1966) entreprit de réaliser la culture de l'algue à partir de spores fixées sur des tubes en polyéthylène. Ces supports étaient disposés sur le fond de bassins recevant en permanence un courant d'eau de mer à 15°C. Lorsque les plantules atteignaient 3 mm, on les plaçait en mer, horizontalement à 2 m sous la surface. Le coût de l'opération, les pertes dues aux brouteurs et à la houle, le délai de 12 mois nécessaire pour que les plants soient de taille permettant une récolte, le faible rendement obtenu conduisirent à des résultats insuffisants. Folcher (*com. pers.*, 1971) tenta sans plus de succès d'obtenir une production à partir de lames accumulées dans des bourses constituées de filets à larges mailles et suspendues en mer à la manière des *Eucheuma*. Les frondes, recevant sans doute insuffisamment d'énergie lumineuse, ne progressèrent pas.

Neish et Fox (1971) abordèrent le problème différemment. Selon eux, pour évaluer la possibilité de cultiver *C. crispus* et définir une technique qui puisse être économiquement viable, il fallait d'abord connaître avec précision les capacités intrinsèques de l'espèce. Or, ces capacités ne peuvent s'exprimer totalement dans la nature. Ainsi, lorsque la teneur en azote est élevée (mars-avril), ce sont l'éclairement et la température qui limitent la photosynthèse ; lorsque ces facteurs deviennent suffisants, le métabolisme souffre d'une carence en azote. De même, lorsque les frondes possèdent de nombreuses dichotomies, c'est-à-dire de nombreux apex qui leur permettraient une forte croissance, elles sont arrachées par la houle. L'évaluation des capacités de l'algue dans les conditions optimales (température, éclairement, photopériode, pH, milieux nutritifs, etc) fut entreprise en laboratoire. Des thalles avec le disque basal ont été fixés verticalement sur des grilles placées au fond d'aquariums irrigués par de l'eau de mer courante. Neish et Fox (1971) constatèrent que les débris de lames brisées au cours de manipulations et se déplaçant librement au hasard des courants continuaient à vivre et se développaient mieux que les thalles fixés. Ainsi, naquit l'idée de cultiver, non les pieds entiers et fixés, mais uniquement les frondes libres, en les disposant en densité élevée dans des bassins dont l'eau serait à la fois agitée, pour que chaque fragment puisse venir à la surface capter l'énergie lumineuse qui lui est nécessaire, et enrichie en engrais comme en agriculture.

Régénération en « free-living »

Tous les auteurs (Marshall *et al.*, 1949 ; Mac Farlane, 1965 ; Michalek, 1971 ; Floc'h, 1968 ; Taylor, 1970 ; Kopp, 1975 ; Pringle, 1981) ont remarqué dans les

peuplements naturels que le disque détérioré peut se reconstituer, qu'il remplace les lames arrachées, qu'une fronde dont l'extrémité est sectionnée ou broutée est capable de régénérer une ou plusieurs zones de multiplication cellulaire et de reprendre un développement normal. On n'avait pas prêté attention à la partie manquante parce qu'elle avait disparu en épave ou dans le tube digestif d'un animal. Humms (1948), Floc'h (1968), Pybus (1977) signalent cependant le cas de frondes sans disque qui, prises dans le sable par une ramification, continuaient à croître.

La capacité de régénération est à ce point considérable que si l'on découpe dans le sens transversal (Shacklock *et al.* 1973) une fronde de *C. crispus* en nombreux fragments, les cellules végétatives situées au niveau de la plaie se transforment en « initiales » dont les divisions génèrent une lame entière, qui peut être à son tour découpée en morceaux capables de donner chacun une nouvelle fronde, et ainsi de suite. Pour la variété T4, que nous évoquerons plus loin, on a pu passer par multiplication végétative de 4,47 g à une tonne en un peu plus de 2 ans.

Plus on crée de fragments, plus le nombre de zones de régénération devient important et, par conséquent, le taux de croissance s'élève. Cependant, la reprise est d'autant plus lente que le brin est petit ; en outre, trop réduit, il risque d'être emporté par les courants hors du bassin de culture. Enfin, l'expérience montre qu'un minuscule morceau, même s'il bénéficie d'une croissance très forte, produit en valeur absolue moins de biomasse qu'un morceau plus grand, siège d'un taux moins élevé. Elle a conduit à considérer que la taille des « boutures » pour une production optimale se situe entre 4 et 6 cm.

Essais en circuit ouvert

Dans la nature, les plants baignent dans un milieu que la houle, les courants, les marées renouvellent en permanence. Les nutriments nécessaires à leur métabolisme sont toujours présents, mais en une teneur telle qu'ils ne permettent pas l'expression de toute la possibilité de croissance de *C. crispus*. Les recherches sur les possibilités d'exacerber ce développement ont été menées presque simultanément par le Laboratoire de Recherches Atlantiques (LRA), la société « GENU Canada Ltd », d'abord à la Pointe des Sapins dans le New Brunswick, puis à Hey Point près d'Halifax, la firme « Marine Colloids Industry » (MCI) qui a aménagé des installations expérimentales à Charleville en Nouvelle-Ecosse, la société « Sanofi bio-industrie » (SBI) dont la station de recherche, construite en 1976 à Larmor-Pleubian (Côtes-d'Armor, France), près d'une usine d'extraction d'alginates, fut transférée en 1981 à Blainville (Cotentin) au voisinage de l'usine de Baupte qui produit des carraghénanes.

Pour simplifier le protocole expérimental, les premiers essais furent réalisés en écoulement continu (débit : 6 l mn⁻¹) de manière à apporter constamment à l'algue suffisamment d'oligoéléments pour ne pas avoir sur ce point de problème de carence. La croissance, évaluée d'après l'augmentation de la biomasse, est exponentielle : on l'établit par la formule :

$$Re = \frac{\log_2 M_2 - \log_2 M_1}{t_2 - t_1}$$

où Re est la croissance par unité de temps, M_2 et M_1 les masses correspondantes mesurées aux temps t_2 et t_1 , $\log_2 = \log_{10} \times 3,32$, ce qui permet de calculer rapidement le temps T nécessaire pour doubler la biomasse : en effet, dans ce cas, $T = 1/Re$.

Les tests ont porté en général sur une période de quatre semaines.

Influence de l'azote. Dans les bassins expérimentaux circulaires de 7 m^2 , on maintient une agitation par injection d'air à basse pression (S.B.I, Genu) ou par le mouvement d'une roue à aubes (LRC, MCI) et on ajoute une faible densité de frondes (2 kg m^{-2}). L'apport d'azote identique dans tous les bacs est réalisé au moyen de NaNO_3 , KNO_3 , $\text{Ca(NO}_3)_2$, NH_4NO_3 , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Bien qu'Anderson (1942), Frie (1963), Iwasaki (1967), considèrent que les nitrates provoquent sur la plupart des algues la meilleure croissance, Neish et Shacklock (1971), Braud et Pérez (non publ.) constatent que, pour *C. crispus*, les taux les plus élevés sont obtenus avec les sels d'ammonium, quoique les nitrates permettent aussi de bons résultats. *C. crispus* se révèle donc capable d'utiliser (Figure 97) aussi bien NH_4^+ que NO_3^- pour satisfaire

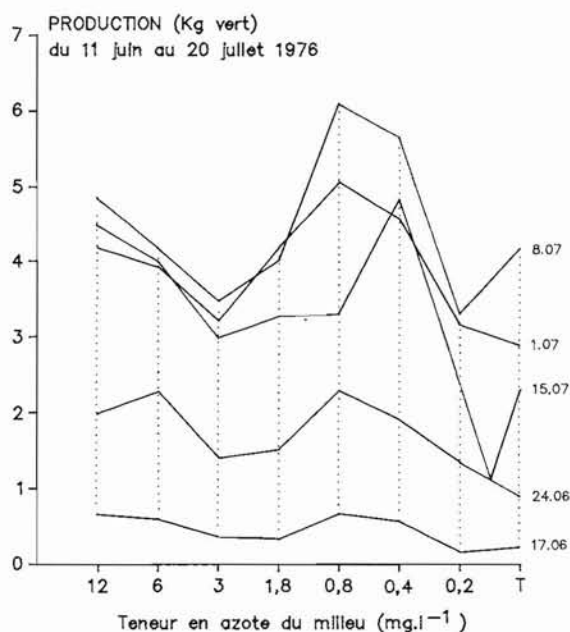


Figure 97 - Influence de la teneur en azote du milieu sur la croissance de *C. crispus*.

Le maximum est obtenu à $0,8 \text{ mg l}^{-1}$. L'apport d'azote est réalisé en continu sous forme NH_4NO_3 .

ces besoins en azote (Prince et Kingsbury, 1973). Le nitrate de calcium s'exclut par son prix trop élevé, le nitrate de sodium semble favoriser le développement d'épi-phytes. Le choix s'est généralement porté sur le nitrate d'ammonium : c'est le fertilisant produit en grande quantité parce qu'il est utilisé fréquemment en agriculture ; il est de ce fait d'un prix relativement bas.

La deuxième étape a consisté à rechercher la dose à appliquer pour obtenir la plus forte croissance. Selon Braud et Pérez, elle se situe à $0,850 \text{ [N] mg l}^{-1}$; la courbe

qui symbolise l'expérimentation se compose d'une phase ascendante jusqu'à 0,850 [N] mg l⁻¹, puis un plateau indiquant qu'un surplus de NH₄NO₃ n'a pas d'effet, enfin une phase descendante pour les très fortes doses, liée sans doute à une formation d'ammoniaque dans le milieu. Dans les premiers tests effectués avec du nitrate d'ammonium agricole, la croissance restait faible et les apex blanchissaient. Ceci était dû à la présence dans l'engrais d'un herbicide, le galoryl. Par la suite, les précautions ont été prises pour que cet inhibiteur ne soit plus présent. (NH₄)₂HPO₄ (Genu) et (NH₄)₂SO₄ (SBI) sont aussi employés. Dans ce milieu enrichi, la teneur en azote des tissus s'élève de 0,8 à 5,5 % du poids sec (Figure 98). Or, à partir de 3 %, la croissance est maximale. Ceci conduit à la conclusion que *C. crispus* se constitue en moins de 4-5 h une réserve d'azote sous forme, semble-t-il, de L-citrunyl-L-arginine dont le taux s'élève rapidement. L'algue peut par la suite utiliser ce stock pour maintenir un développement élevé pendant près de 55 h, même si l'apport extérieur a cessé. Nous verrons plus loin l'importance de ce comportement dans la stratégie de production.

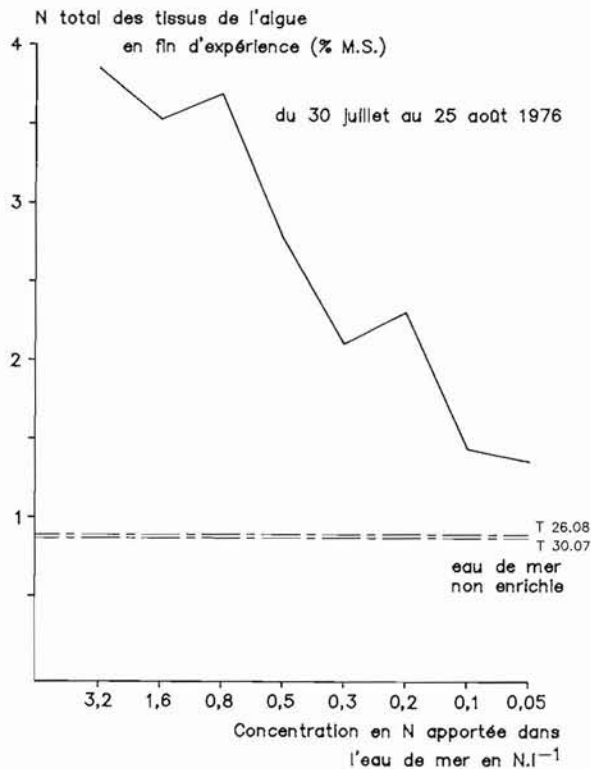


Figure 98 – Influence de la concentration en azote du milieu sur la teneur en azote des tissus de *C. crispus*.

T = Témoin qui a été laissé en eau de mer non enrichie et dont la teneur a été évaluée le 30-07, début de l'expérience et le 26-08, fin de l'expérience. L'azote est fourni sous forme de NH₄NO₃ (d'après Braud, non publié).

La forte teneur en azote s'accompagne d'une élévation de la teneur en matière sèche et d'une diminution du taux de carraghénanes. C'est l'effet « Neish » du nom du phycologue qui a été le premier à le signaler. En réalité, il y a toujours une production de carraghénane (Christiaen, 1986), mais celle-ci passe inaperçue face à

la forte production de protéines et à l'augmentation de la teneur en matière sèche (Figure 99). Lorsque le plant est ensuite placé dans un milieu pauvre en azote, le taux de phycocolloïde augmente corrélativement à la baisse de la teneur en matière sèche. Cette opération est appelée « bleaching » par Neish (1971), « ripening » par Shacklock *et al.* (1973), « dégorgeage » par Braud (1989) (Figure 100).

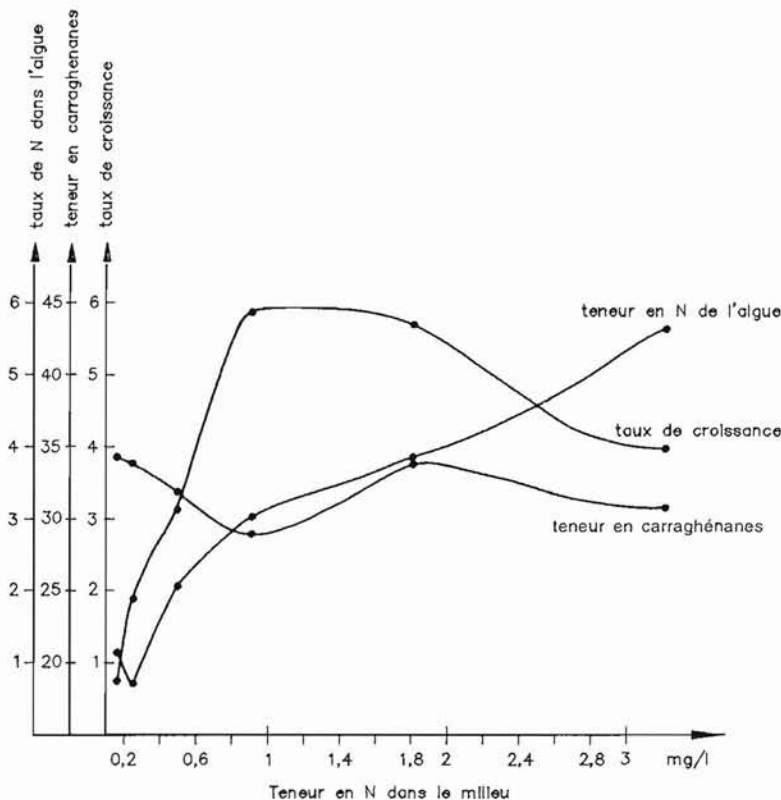


Figure 99 – Relation entre la croissance, le taux d'azote dans l'eau, dans les tissus de l'algue et la teneur en carraghénane.

La teneur en carraghénanes diminue en valeur relative lorsque la croissance, favorisée par le taux de N, augmente. C'est l'effet « Neish ».

Influence du phosphore. Des essais identiques ont été entrepris avec différents sels apportant du phosphore dans des bassins où l'azote était à la dose optimale. On n'a pas noté de différence significative selon le sel utilisé quel que soit le débit ; en conséquence, le choix s'est porté sur celui qui est (actuellement) le moins coûteux : le phosphate acide di-sodique. On peut employer aussi, directement, l'acide phosphorique à 75 %, qui permet simultanément une action sur le pH. Appliqué à des concentrations différentes de $0,448 \text{ mg l}^{-1}$ à $0,003 \text{ mg l}^{-1}$, Na_2HPO_4 ne provoque

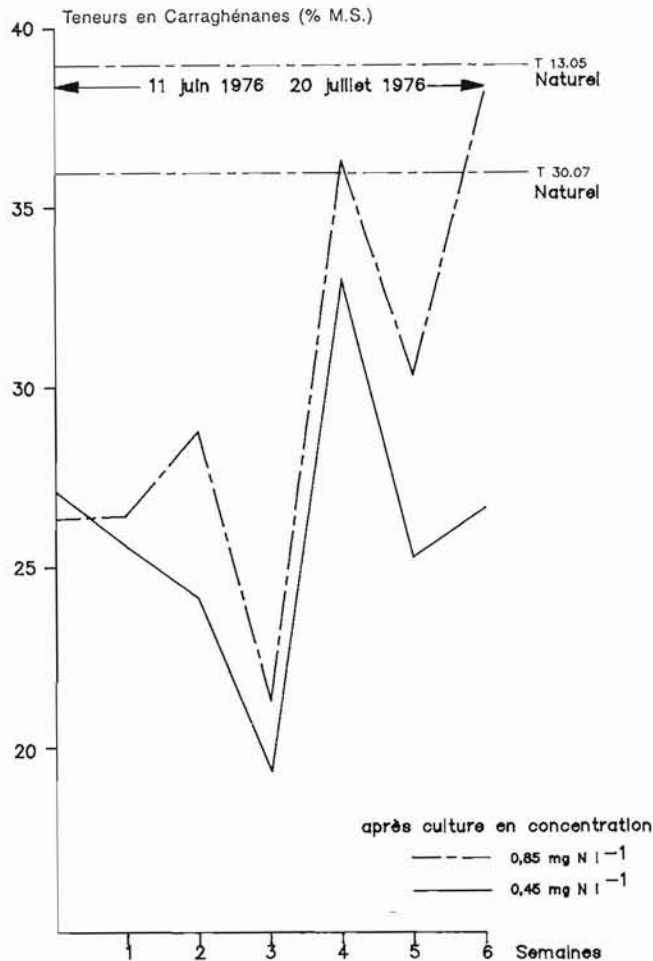


Figure 100 – Remontée progressive de la teneur en carraghénanes lors de l'opération de « dégorgeage ».

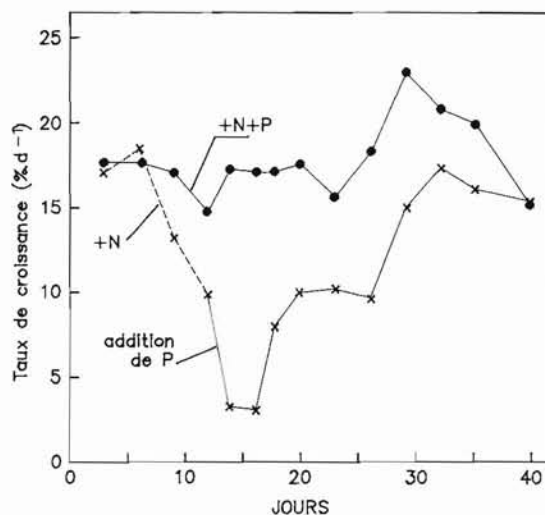
Celle-ci consiste à placer l'algue dans un milieu pauvre en azote (d'après Braud, 1981).

pas de variation de croissance. Cependant, lorsque le débit devient inférieur à 2 l min^{-1} , pour les plus faibles concentrations de P, les lames deviennent, au bout de 7 à 10 jours, de plus en plus pâles et ont tendance à se briser en fragments d'autant plus courts que le taux de P est bas. A l'extrême, ce phénomène entraîne une perte de biomasse en raison de l'apparition de nécroses ou de débris de si petite taille qu'ils disparaissent avec les eaux de rejet. Cependant, il représente un moyen de réguler précisément la taille des lames de façon à les maintenir autour de 5 cm. Il suffit pour cela en effet de moduler la teneur en phosphate du milieu et l'agitation (Figure 101).

Le taux de P contenu dans l'algue s'élève lorsque la concentration extérieure en cet élément devient importante, *C. crispus* étant capable de réaliser des réserves sous forme de polyphosphates ou d'organophosphates (Chopin, 1986). Le rapport 1/11 entre P et N correspond à celui pour lequel les algues présentent le plus bel

Figure 101 – Influence du phosphore sur la production de *C. crispus* en bassin.

La carence en phosphore se traduit par un émiettement de l'algue dont les fragments disparaissent avec les eaux de rejet. L'adjonction de phosphate renforce la consistance des tissus et limite les pertes (Craigie *et al.*, 1989).



aspect et la meilleure qualité de carraghénanes. L'absorption de P n'a cependant pas d'incidence directe sur le taux de carraghénanes. En utilisant pour partie l'eau de mer d'une nappe phréatique ayant une teneur élevée en HCO_3^- (de 573 à 683 mg l^{-1}), P-PO_4^- (de 1,21 à 2,61 mg l^{-1}), N-NH_4^+ (de 0,70 à 4,41 mg l^{-1}), N-NO_3^- (de 0,22 à 0,29 mg l^{-1}), Sanofi Bio Industrie réalise d'appréciables économies sur les fertilisants.

Influence de la densité. Connaissant les doses optimales D en azote et d en phosphore définies pour une densité $M = 2 \text{ kg m}^{-2}$ de *C. crispus* frais, on les a multipliées par n chaque fois que la densité M augmentait de n fois, de façon à ce que le milieu contienne toujours une teneur en fertilisants au niveau des besoins maximums de la biomasse présente. Les meilleurs taux de croissance sont obtenus pour les densités les plus basses (Figure 102) ; mais, s'appliquant à des poids faibles, ils conduisent à une production modeste. A mesure que la densité s'élève, le taux de croissance diminue car les algues se font ombrager, se heurtent, se cassent, exsudent aussi, sans doute, des métabolites inhibiteurs que le mouvement de l'eau n'élimine pas assez rapidement (Sieburth, 1969). Mais, ce taux concerne des masses végétales importantes. On peut identifier une densité optimale permettant l'obtention du maximum de biomasse : elle se situe entre 4,8 et 5,5 kg m^{-2} de matière fraîche selon l'intensité de l'ensoleillement et la valeur de la température.

Influence de l'éclairage. A l'échelle d'une expérimentation en aquarium, l'utilisation de tubes fluorescents permet d'augmenter l'intensité lumineuse et la période d'application (Figure 103). Neish et Shacklock (1971) montrent qu'en éclairage continu la production tissulaire est de 30 % supérieure à celle obtenue dans le cas de la photopériode naturelle (Figure 104). Mais, à l'échelle commerciale, une telle intervention par éclairage artificiel entraînerait un coût inacceptable. On ne

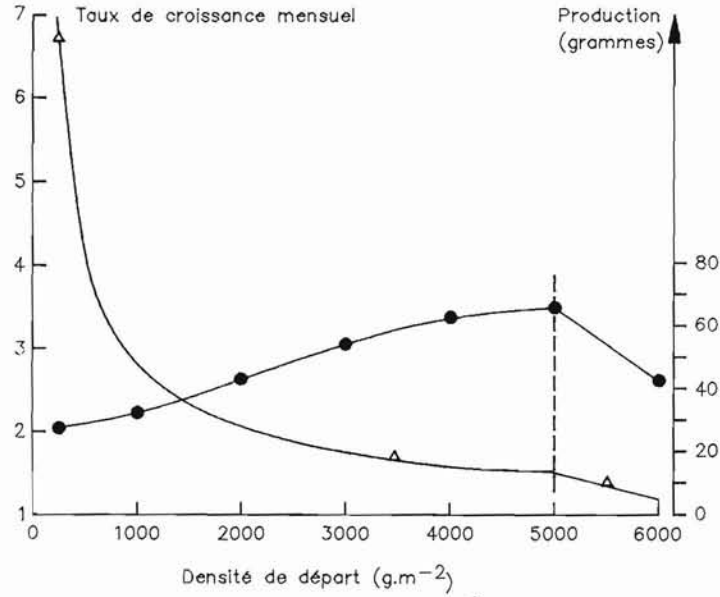


Figure 102 – Variation du taux de croissance et de la production tissulaire chez *C. crispus* lorsque la densité en frondes augmente dans les bassins de culture.

La production maximale est obtenue pour une densité de 4,8 à 5 kg par m² (d'après Shacklock *et al.*, 1973).

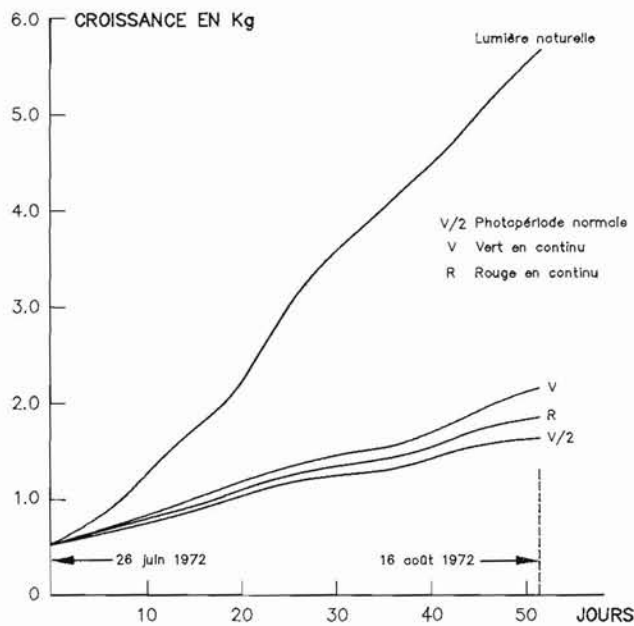
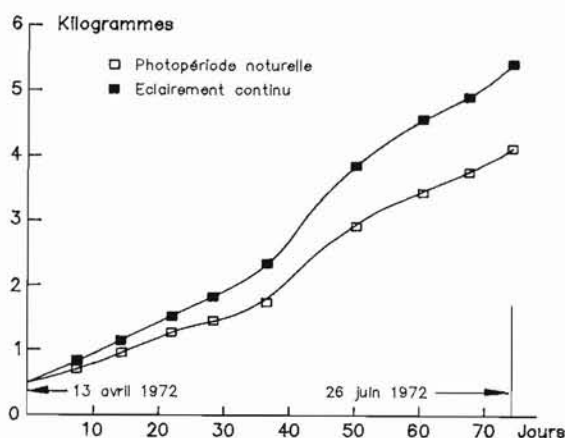


Figure 103 – Evolution de la croissance de *Chondrus crispus* T4 selon l'éclairage et la qualité de celui-ci.

Les radiations rouges ou vertes appliquées seules ont un effet nettement inférieur à celui de la lumière naturelle (d'après Shacklock *et al.*, 1973).

Figure 104 – Influence de l'éclairage sur la production tissulaire de *C. crispus*.

Celle-ci augmente de 1/4 à 1/3 en éclairage continu (d'après Schacklock *et al.*, 1973).



cherche donc pas à élever l'énergie lumineuse incidente ni d'ailleurs à l'abaisser car l'utilisation de filtres neutres ou colorés (qui freinent le métabolisme) est difficilement envisageable sur de grandes surfaces. On préfère moduler l'éclairage actif par modification de la densité en plants ou, parfois, de la turbidité.

Les observations dans la nature ont montré que la Gigartinacée se distingue par un seuil de saturation photosynthétique oscillant autour de $260 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Mathieson et Norall, 1975), ce qui correspond à une énergie de surface de $11,2 \text{ mol m}^{-2} \text{j}^{-1}$. Or, l'énergie solaire disponible varie de $5 \text{ mol m}^{-2} \text{j}^{-1}$ en décembre à $42 \text{ mol m}^{-2} \text{j}^{-1}$ en juillet (Amat, 1989). Ainsi, de décembre à février, la croissance est limitée par l'insuffisance de l'éclairage naturel. Le flux photonique actif varie également au cours de la journée. Nul ou trop faible pour déclencher la photosynthèse au lever du soleil, il le reste jusqu'au moment où l'inclinaison des rayons par rapport à la surface du bassin lui permet d'atteindre la masse algale. Il s'estompe bien avant le coucher du soleil lorsque le flux lumineux, arrivant trop obliquement, se réfléchit sur l'eau au lieu d'y pénétrer. La photosynthèse suit la même évolution avec un décalage de 2 h environ. Les pays nordiques bénéficient en été de jours plus longs que ceux du sud ; mais, la pénétration des rayons se fait plus tardivement le matin, leur extinction plus précocement le soir. Entre les deux, il existe une zone optimale que l'on peut situer à hauteur du golfe du Morbihan (France) pour le côté est de l'Atlantique et au niveau du sud de l'état du Maine pour le rivage ouest.

Influence de la température. Il ne peut être question pour des raisons économiques, vu la surface des bassins et les volumes d'eau en jeu, de modifier la température par un apport artificiel de calories ou de frigories. Dans la plupart des cas, la culture est donc tributaire des variations de la température du lieu. On peut cependant induire une variation en freinant ou accentuant l'agitation (courant ou brassage par air). SBI a décidé de construire ses installations de production à grande échelle sur le site de Bouin, en Vendée, parce que, entre autres raisons, elle y dispose d'une

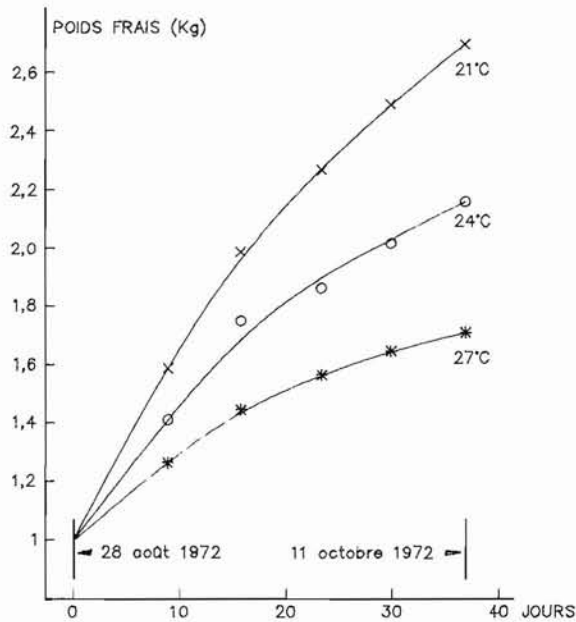


Figure 105 – Influence de la température sur la croissance des thalles de *Chondrus crispus* cultivés en bassin.

L'optimum a été identifié à 21 °C. Mais la croissance reste forte entre 15 et 21 °C (d'après Shacklock, 1973).

nappe phréatique d'eau de mer constamment à 13°C. Elle l'utilisera en mélange (à 20 %) avec l'eau de surface pour élever la température des bains à la fin de l'hiver et de l'automne, pour l'abaisser en été. La station tournera ainsi presque en permanence dans les plages des températures favorables à la croissance de *C. crispus*.

L'espèce se caractérise par son eurythermie ; elle arrive à supporter pendant des mois des températures négatives jusqu'à -2°C (Bidwel *et al.*, 1984) aussi bien que des valeurs voisines de 28°C (Lüning, 1981). On peut même la maintenir à 30°C pendant plus d'une semaine. Cependant, bien qu'elle manifeste une croissance mesurable entre 2 et 10°C, la production s'accélère surtout à partir de 11°C pour parvenir à son maximum autour de 14-15°C (Figure 105). Si la luminosité est suffisante, la multiplication cellulaire reste élevée jusqu'à 21°C. Elle décroît après 23°C (Enright et Craigie, 1980).

Il est rare que les rivages nord-atlantiques correspondant à l'aire de répartition de *C. crispus* atteignent, même en plein été, des températures supérieures à 23°C durant de longues périodes. Le vent balayant la surface de l'eau provoque une évaporation qui contribue à freiner l'accumulation des calories. Le tableau 23 expose les productions obtenues au cours des mois à la station expérimentale d'aquaculture de Sandy Cove à Halifax (rapportées par Enright et Craigie, 1980) et celles extrapolées des mesures faites en France en 1976 (station expérimentale de SBI). La température de l'eau en Nouvelle-Ecosse varie de 2,5°C en janvier à 14,5°C en août tandis qu'en Bretagne elle se situe entre 8 et 21°C avec une longue période à 15°C. Les résultats ne sont donnés qu'à titre indicatif. Ils ne sont pas comparables car la densité de départ et le type d'innoculum n'étaient pas parfaitement identiques.

Tableau 23 – Les productions mensuelles obtenues au Canada et en France.

mois	production	production
	France	Canada
	g m ⁻²	g m ⁻²
janvier	/	0,70
février	/	/
mars	10,2	0,5
avril	19,7	15,2
mai	33,1	29,1
juin	51,9	37,0
juillet	55,5	36,6
août	55,8	35,7
septembre	38,3	26,3
octobre	20,1	14,0
novembre	/	8,8
décembre	/	0,7

Salinité. L'observation des peuplements naturels de *C. crispus* émergeant au moment du reflux, arrosés parfois par les pluies, capables de vivre dans les flaques supralittorales où l'évaporation fait monter la salinité, aussi bien que dans les estuaires ou au voisinage de la glace, a convaincu qu'il s'agit d'une espèce euryhaline. Expérimentalement, on a démontré (Bird *et al.*, 1979) que l'algue reste en bon état depuis une salinité de 10 ‰ jusqu'à 58 ‰. La salinité la plus favorable à la croissance oscille entre 28 et 34 ‰. Dans les bassins de culture, ce facteur est la résultante de l'évaporation naturelle, des précipitations et du débit de l'eau circulant. On parvient assez aisément à la maintenir entre 25 et 28 ‰ l'hiver, entre 33 à 35 ‰ l'été.

Agitation. La culture en bassin de fortes quantités de thalles nécessiterait la circulation de grands volumes d'eau, ce qui occasionnerait un coût de pompage excessif. On parvient à la remplacer par une agitation suffisante adaptée à la forme des bassins.

L'agitation permet en effet :

- d'amener périodiquement les frondes près de la surface, leur permettant ainsi de capter l'énergie lumineuse indispensable à leur photosynthèse ;
- de répartir harmonieusement les sels minéraux ;
- d'évacuer les excès d'oxygène provenant de la photosynthèse ;
- d'élever le taux de carbone bien que, comme nous le verrons plus loin, cet apport naturel soit encore insuffisant ;
- d'empêcher le dépôt des particules à la surface des lames et de faciliter ainsi l'absorption des nutriments ;
- d'évacuer les déchets que l'algue exsude et qui pourraient devenir inhibiteurs ;
- d'éviter les accumulations de lames où pourraient prendre naissance des phénomènes de fermentation anaérobie préjudiciables à la croissance des plants et à la qualité des carraghénanes.

En laboratoire, les chercheurs canadiens (Neish et Fox, 1971) ont d'abord utilisé un puissant jet d'eau propulsé en permanence par une pompe. Le passage de l'aquarium à des bassins circulaires de 5 m³ a montré que ce mode d'agitation devenait peu actif et fort coûteux. Ils l'ont remplacé par une roue à aubes. Ce dernier système nécessiterait, pour être applicable à grande échelle, la multiplication du nombre de roues, ce qui est inconcevable du point de vue économique.

Genu a testé une sorte de grand peigne de 8 m de longueur et 30 cm de largeur pivotant autour de son axe central fixé au milieu d'un bassin circulaire. Chaque dent de l'appareil, recourbée à angle droit à son extrémité, est constituée d'un tuyau semi-flexible qui émet à intervalle régulier un puissant jet d'eau (Figure 106 à droite). Cette brusque sortie d'eau a pour conséquence de retourner les lames et de propulser le peigne de quelques décimètres. Un tel procédé n'est efficace que si la hauteur d'eau reste faible et la densité inférieure à 2 kg m⁻² (poids frais). Pratique pour l'analyse des paramètres actifs, il n'a pu être utilisé dans un bassin à l'échelle industrielle.

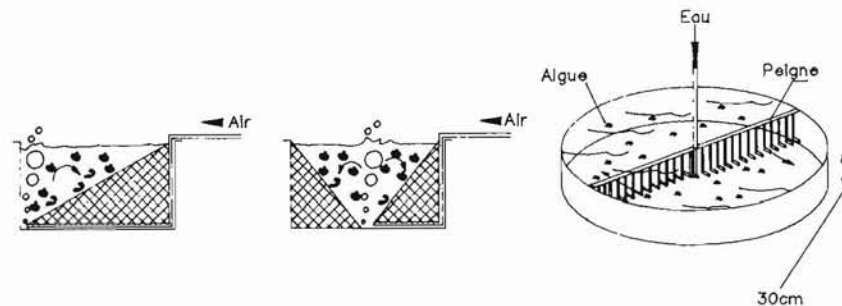


Figure 106 – Différents systèmes d'agitation utilisés lors des premiers essais de culture de *C. crispus*.

Pour les bassins à fond incliné, on a fait appel à un brassage par air sous pression. Pour le bassin circulaire, les extrémités recourbées du « peigne » central expulsent de l'eau sous pression, ce qui permet de retourner les algues et de faire avancer le peigne.

Le choix de SBI s'est porté sur l'utilisation d'impulseurs multiples montés sur des bassins du type Foster-Lucas, appelés également « race-ways » (Figure 106 bis). Ces bassins furent d'abord en forme d'hippodrome (première génération), puis d'oméga (deuxième génération) pour aboutir au bassin commercial prototype à forme d'« autoroute » qui a l'avantage de réduire au minimum les surfaces non productives. Ce dernier, long de 85 m et large de 12 m (en fait, 2 canaux de 6 m) est constitué par deux fines murettes en béton de 60 cm de hauteur, recouvertes à l'intérieur d'une pellicule étanche en PVC alimentaire moulée à chaud sur les bords et le fond. Quatre impulseurs de 150 cm de diamètre enfoncent à chaque tour leurs pales en aluminium anodisé dans les 20 premiers cm d'eau. Ils sont couplés par deux pour créer un courant qui entraîne les frondes, les brasse et les brise lorsqu'elles dépassent 12 cm. Des obstacles placés sur le fond du chenal donnent naissance à des turbulences qui amplifient ces actions. La force motrice est fournie par deux moteurs électriques (un par couple) à pas variable, ce qui permet de modifier la vitesse du

courant ; la liaison entre les impulseurs et les moteurs se fait par des engrenages et non par des courroies qui inmanquablement patineraient en milieu humide. Le procédé s'avère très économe en énergie : une fois que le courant est créé, les impulseurs ne servent plus qu'à compenser les forces de frottement.

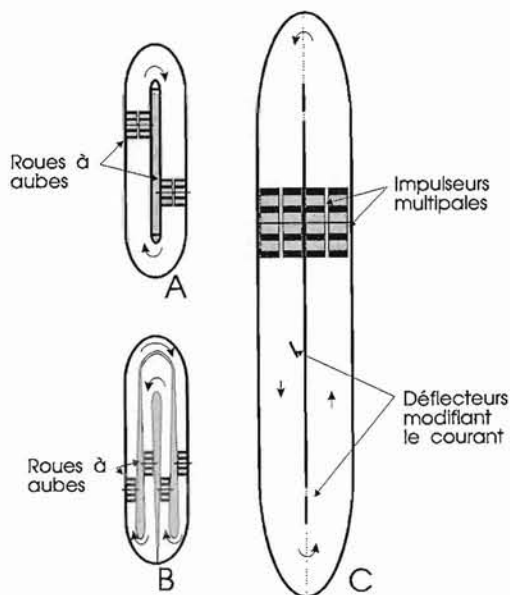


Figure 106 bis – Types de bassins « race-way » qui ont été testés.

La société Sanofi a choisi la forme « autoroute » (C).

La Société « Marine Colloïds » a préféré, semble-t-il, l'agitation par injection d'air. Les informations concernant les détails du fonctionnement de ce système sont peu nombreuses. Il s'agit sans doute du procédé mis au point par Bidwell *et al.* (1985), amélioré, breveté et classé « confidentiel ». L'ayant testé dans sa première version, à la station expérimentale de SBI, on peut affirmer qu'il est délicat à utiliser. Il se compose d'un quadrillage de tubes perforés tapissant le fond du bassin de production. L'air sous pression qui y parvient s'évade en chapelets de bulles créant des courants circulaires verticaux. Il est difficile mais nécessaire de parvenir à une répartition égale de l'énergie dans l'ensemble de la masse d'eau sans quoi les algues s'accumulent rapidement dans la zone la plus calme. En outre, lorsque l'équilibre est trouvé, il faut une surveillance fréquente pour le maintenir : l'air qui sort au niveau de la perforation tend en effet à provoquer une cristallisation de carbonate de calcium qui parvient progressivement à obturer l'orifice, ce qui déséquilibre tout l'ensemble. Enfin, le poids spécifique des lames changeant au cours de l'été, des réglages du débit d'air et le déplacement des perforations sont inévitables. L'air est propulsé par des ventilateurs à gros volume, bruyants et coûteux en énergie dont une partie est dissipée au cours du trajet dans les canalisations. Le débit utilisé se situerait entre 56 et $80 \text{ dm}^3 \text{ m}^{-2} \text{ min}^{-1}$ sous une pression de 13 à 14 kPa.

On a également essayé des bassins à fond incliné de manière à ramener les lames par gravité sur une seule canalisation émettant des bulles d'air à partir du fond du bassin. Le procédé n'a pas dépassé le stade de l'expérimentation car, pour qu'il soit pleinement efficace, la hauteur d'eau doit dépasser 90 cm, ce qui ne correspond pas au niveau optimal de croissance (Figure 106 gauche).

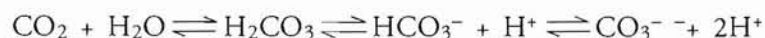
Hauteur d'eau. La nécessité de disposer d'un flux photonique maximum, l'obligation de maintenir une forte agitation et les exigences économiques liées au coût du pompage poussent à utiliser le moins d'eau possible, d'où la recherche de la hauteur d'eau minimale permettant la croissance optimale. Les essais réalisés avec différents niveaux d'eau dans les bassins soumis aux mêmes conditions quant aux nutriments, à l'agitation, au débit et à la charge en biomasse, conduisent à la conclusion que la hauteur au-dessous de laquelle on ne peut descendre est de 40 cm. En deçà, le volume d'eau n'acquiert pas assez d'énergie cinétique pour un brassage suffisant (Braud et Pérez, 1976 non publié). Avec une hauteur de 30 cm, la croissance obtenue correspond à 82 % de la croissance maximale. Shacklock *et al.* (1983) démontrent que, dans le cas d'un brassage par injection d'air, il n'y a pas de variation de production entre 40 et 60 cm, mais qu'à 80 cm, la perte en biomasse voisine 11 %. Bien entendu, raisons économiques prévalant, toutes les sociétés ont opté pour les 40 cm.

Essais sans renouvellement d'eau

Le raisonnement qui a poussé à essayer de travailler en milieu non renouvelé est toujours lié, comme précédemment, au souhait d'utiliser le plus petit volume d'eau de mer possible afin de limiter les frais de pompage, tout en maintenant la production au plus haut niveau tant en biomasse qu'en qualité. Le protocole expérimental a consisté à remplir un bassin à la hauteur optimale avec de l'eau de mer ayant des teneurs en N et P correspondant à celles nécessaires à la plus forte croissance d'une densité de 5 kg m⁻² de lames, sous une puissante agitation.

Bien que les teneurs en azote et en phosphore aient été réajustées quotidiennement pour qu'elles ne varient pas, la croissance est dès le premier jour inférieure de 1,3 % à celle obtenue en circuit ouvert. La différence s'accroît avec le temps : au bout de 4 à 5 jours, il n'y a plus de croissance ; les plants pâlisent ou verdissent ; l'eau se trouble. Les recherches ont identifié trois facteurs responsables de cette évolution.

Insuffisance en carbone et pH. Dans l'eau de mer, le carbone est sous quatre formes reliées par l'équilibre suivant :



Cet équilibre dépend du pH. A pH 8, la teneur totale en C est de 2 μM. L'activité photosynthétique de *C. crispus* consomme le gaz carbonique et les ions HCO₃⁻ qui, malgré l'apport de CO₂ par l'agitation, deviennent insuffisants pour une croissance maximale. En outre, l'équilibre carboné s'est déplacé vers la gauche avec disparition des ions H⁺ et, corollairement, élévation du pH. A mi-journée, en été, ce dernier peut atteindre 11. Il ne retrouve son état initial qu'au petit matin après que

la respiration des algues ait libéré du gaz carbonique. Or, la valeur diurne ne permet pas la pleine action des enzymes intervenant dans la photosynthèse (Figure 107) car celles-ci ne s'expriment parfaitement qu'autour de pH 8 (Sharp, 1987). Pour remédier à cette situation, il faut ramener puis maintenir la teneur en carbone à sa valeur d'équilibre ($2\mu\text{M}$) et fixer le pH entre 8 et 8,4. Au laboratoire, on peut aisément injecter du CO_2 dans l'eau par simple barbotage. A l'échelle d'un bassin de production, on apporte du carbone exogène sous forme de bicarbonate ou d'acide acétique et on rajuste le pH avec une solution d'acide chlorhydrique ou sulfurique (Figure 108).

Figure 107 - Variation de la production de *C. crispus* en fonction du pH du milieu.

Le maximum a lieu aux environs de pH 8. A faible débit, il faut ajouter du carbonate de sodium et un acide pour maintenir le pH et permettre l'absorption du carbone par l'algue.

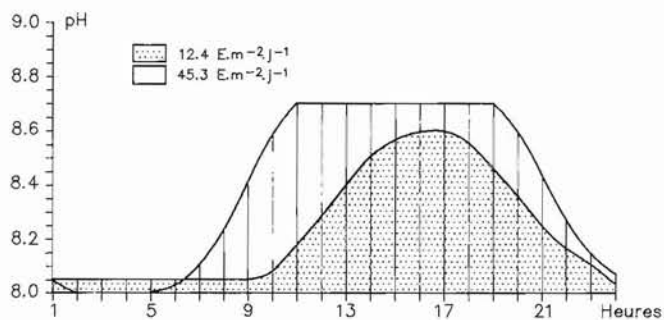
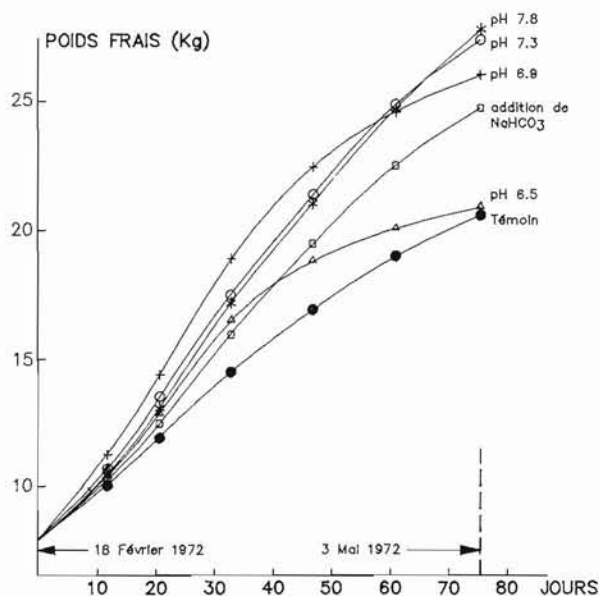


Figure 108 - L'évolution du pH dans la culture de *C. crispus*, selon la quantité de lumière reçue par le bassin, lorsqu'il y a apport de carbone.

Une addition d'acide sera nécessaire pour maintenir le pH autour de 8 (Braud, 1985).

Oligoéléments. Malgré la présence de N, de P, de C en quantité suffisante et un pH voisin de 8, la croissance décline et des pertes de couleur se manifestent. On conclut à une carence d'oligoéléments.

La première réaction a consisté à ajouter dans le milieu des mélanges d'oligoéléments que l'on trouve dans le commerce. Vu les quantités à utiliser, cette méthode serait trop coûteuse. Puisque l'eau de mer fraîche renferme ces oligoéléments, on a cherché à déterminer la quantité minimale qu'il faut renouveler dans le bassin et la périodicité de cette opération pour éviter la chute de production et les chloroses. Le taux de renouvellement se mesure aux quantités remplacées par unité de temps par rapport au volume d'eau dans le bassin.

Les résultats publiés diffèrent, depuis le changement total du volume chaque jour à un volume toutes les deux semaines, selon la période de l'année, les capacités d'absorption des algues et la masse algale présente. Pour un bassin de 1 000 m², contenant 5 kg de *C. crispus* par m², le renouvellement devrait être en été (juillet) de 1 volume (1 000 × 0,4 = 400 m³) tous les 3 jours, au printemps et en automne de 1 volume tous les 10 jours.

Dans la pratique, on préfère répartir cet apport au cours des 3 jours sous forme de courant continu diurne, ce qui donne pour l'été un débit de 133 m³ par jour distribués sur une durée de 10 h, soit 13,3 m³ h⁻¹. En mars, on l'établit entre 1 à 2 m³ h⁻¹.

On a remarqué que certaines chloroses ne disparaissent progressivement qu'après un apport de fer chélaté par l'EDTA. La chélation permet à cet élément de rester soluble et disponible pour l'algue sans quoi il précipiterait en milieu basique (Craigie et Shacklock, 1989).

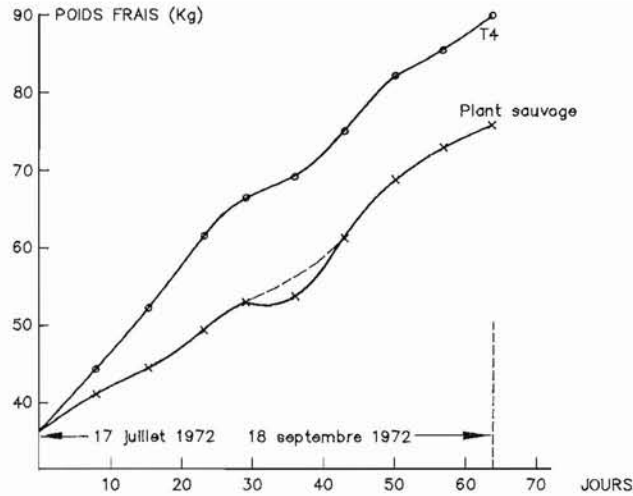
Inoculum

On appelle inoculum la quantité d'algue qui est placée au départ dans le bassin pour y être multipliée. Nous avons vu que les meilleurs résultats sont obtenus avec une densité de 4,8 à 5 kg m⁻², coupés en fragments de 4 à 5 cm. En été, MCI descend parfois jusqu'à 3 cm.

Clones étalons. Les premières expériences ont été réalisées avec des thalles provenant de peuplements sauvages. Plants mâles, plants femelles, sporophytes, fertiles et stériles, variétés à lames larges et variétés à lames étroites, lames à forte croissance et lames à croissance modérée, y étaient mêlés. Parfois même, malgré le tri, restaient des algues commensales qui prospéraient rapidement dans le milieu enrichi. L'apparition de la fertilité, la production de spores et de carpospores se traduisent, sinon par un arrêt, du moins par un ralentissement de la croissance. Il s'en suit en outre une perte de biomasse car les zones sporogènes se désagrègent en minuscules fragments qui traversent les grilles du déversoir.

En 1970, la station de Sandy Cove a entrepris des tests de sélection sur des souches venant d'horizons divers, toutes cultivées dans les mêmes conditions de température, de lumière et de nutriments. Elle parvint ainsi à identifier un spécimen codé NS T4 (abréviation de Neish-Fox type 4) ou plus simplement T4, dont la croissance est nettement supérieure à celles des autres variétés (Figure 109). Le clone T4 se caractérise par plusieurs traits.

Figure 109 – Comparaison de l'accroissement de poids entre un plant sauvage non fertile et un plant T₄ dans les mêmes conditions de température et de concentration en nutriment (d'après Shacklock *et al.*, 1973).



- Sa lame très large et sa richesse en pigments, ce qui en fait un excellent capteur de photons,
- Sa potentialité sexuelle : il s'agit d'un gamétophyte mâle (Guiry, 1981). Contrairement aux gamétophytes femelles et aux sporophytes, il ne se désagrège pas quand il a émis les spermatis. De plus, en culture, il est si rarement fertile, que, longtemps, on l'a cru stérile.
- Sa teneur en un seul carraghénane du type kappa, ce qui laissait penser qu'il s'agissait de toute manière d'un gamétophyte.

On le multiplia abondamment pour passer en 24 mois d'une biomasse de 4,47 g à 1 tonne. En raison de ces remarquables capacités de croissance et de son haut pouvoir de régénération, il est universellement employé pour toutes les cultures de *Chondrus*. Il sert également de standard vis-à-vis d'autres variétés que l'on cherche à sélectionner. On a notamment remarqué des mutants du T₄ aux extrémités vertes ; ceux-ci croisés entre eux ont permis l'obtention de T₄ gris-vert (T₄ G) sans phycoérythrine, semblables par ailleurs en tous points au T₄ étalon, mais plus performant. Un autre descendant du T₄ G, appelé T₄ dG possède une lame verte brillante ; il a une croissance moins rapide que T₄ mais la teneur en carraghénane est plus élevée. On commence donc à disposer pour la production de kappa carraghénane d'une palette d'« étalons » de qualité.

Il n'en est pas de même pour le lambda carraghénane. De nombreux travaux en cours essaient de trouver LE sporophyte à haute croissance qui pourrait être cultivé comme source de lambda carraghénane. Jusqu'à présent, les résultats ont été plutôt décevants. Les sporophytes ont tendance, en effet, à devenir fertiles et à se désagréger immédiatement après l'émission des spores ; en outre, ils se recouvrent rapidement d'épiphytes. Chen *et al.* (1982) ont obtenu, lors de la germination de carpospores traitées à la colchicine à 1 %, un sporophyte (BH-H) intéressant par le fait qu'il reste stérile et ne se désagrège pas. Sa croissance est cependant inférieure à celle du

T4. Par sélection à partir d'une population naturelle, les mêmes auteurs ont examiné un lot de 9 841 frondes, d'où 2 041 furent éliminées parce qu'elles étaient fertiles : les autres (7 800) ont été analysées ; seules celles contenant du lambda carraghénane pur ont été retenues, soit 689. Parmi ces dernières, 589 sont devenues fertiles et inutiles. Sur les 100 restantes et mises en culture, l'échantillon à plus forte croissance (ARL 6) a été sélectionné et mis en multiplication. Il est actuellement utilisé par MCI.

Hivernage. Vers la fin octobre ou la fin novembre, selon l'évolution de la température automnale, le taux de croissance de *C. crispus* devient si faible qu'il n'est plus intéressant de poursuivre la culture : le peu de biomasse produite serait d'un coût trop élevée. Il faut cependant assurer la survivance d'une assez grande quantité d'inoculum pour pouvoir réapprovisionner simultanément tous les bassins dès mars. Cette biomasse est trop importante pour être maintenue dans des réservoirs chauffés ou sous serre. On la laisse donc à l'air dans les bassins de production. Les frondes ayant alors un métabolisme très réduit, l'apport en sels minéraux et en oligoéléments est inutile.

Au Canada, la glace recouvre en général la surface des bassins de décembre à février. Dès lors, l'agitation et le courant ne sont plus nécessaires (Craigie *et al.*, 1989). Pour éviter que les lames ne gèlent, on les stocke en forte densité (10 à 15 kg m⁻²) mais en prenant garde qu'elles ne soient pas trop tassées, ce qui provoquerait des détériorations. Après la fonte des glaces, les frondes sont réactivées par la remise en agitation et l'apport de sels nutritifs. Le taux d'azote des thalles s'élève entraînant la reprise de croissance. Mi-mars ou début avril, on répartit l'inoculum dans chaque bassin à la densité de départ (5 kg m⁻²) et la culture peut reprendre pour un cycle de 8 mois.

La situation est différente en France, notamment en Vendée où il est rare que l'eau se prenne en glace. Mais, même dans les cas où cette éventualité menacerait, un judicieux mélange d'eau phréatique (toujours à 13C°) à l'eau de surface (méthode SBI) maintiendrait dans les bassins une température positive. En novembre, on regroupe donc dans la moitié des bassins la quantité d'algues qui sera nécessaire à la remise en route de tous les bassins en mars. L'alimentation en eau est maintenue pendant seulement 2 à 3 h par jour avec un débit 10 fois plus faible qu'en été. L'apport de nutriments et la vitesse du courant sont aussi réduits au strict minimum.

FREINS AU DÉVELOPPEMENT

La nécessité de parvenir à la production la plus élevée possible oblige non seulement à créer les meilleures conditions de croissance mais également, comme en agriculture, à lutter contre les « nuisibles » qui, par leur action, tendent à réduire cette production, telles les algues compétitrices homologues des « mauvaises herbes », les brouteurs et les agents pathogènes. C'est là un domaine où le cultivateur est encore démuné.

Algues commensales

Le phénomène le plus difficile à contrôler est celui des algues qui pénètrent dans les bassins de culture avec le courant sous forme d'éléments reproducteurs et, trouvant un milieu favorable, s'y développent, en suspension, fixées sur les parois des bassins ou en épiphytes sur les thalles de *C. crispus*. Elles consomment les sels minéraux, réduisent la pénétration du flux photonique. Leur présence a pour conséquence de freiner la croissance de l'algue cultivée et de contaminer la récolte. Elles apparaissent selon un ordre saisonnier. A la sortie de l'hiver, on observe des diatomées benthiques isolées ou en filaments. L'augmentation de la température les fait disparaître au profit des algues brunes du type *Ectocarpus*. Au-dessus de 15°C (avril), ces dernières laissent la place aux algues vertes : *Ulva lactuca* et *Enteromorpha* sp. (*E. compressa*, *E. linza*, *E. prolifera*), *Cladophora rupestris*, *Chaetomorpha aerea*. Ce sont les plus gênantes.

Lorsque *Ulva lactuca* parvient dans un bassin, elle y croît rapidement jusqu'à ce que l'agitation la déchire en fragments qui grandissent et se découpent à leur tour. A côté de cette multiplication par régénération, s'installe une reproduction sexuée qui amplifie la colonisation. En outre, en présence de *C. crispus*, la croissance d'*Ulva lactuca* est de 1,6 fois plus élevée qu'en monoculture alors que celle de *C. crispus* diminue de 40 % (Enright, 1977). Si le cultivateur n'intervient pas, il voit progressivement la monoculture de *C. crispus* devenir une monoculture d'*Ulva lactuca*. Les études comparées de la biologie des deux espèces ont permis de sélectionner des conditions qui inversent la tendance. En abaissant la quantité de lumière par une augmentation de la biomasse d'algues rouges, on provoque la sporulation des ulves ; il s'en suit une désagrégation des lames en débris que le courant draine hors du bassin. Mais, il suffit que quelques fragments subsistent pour que l'invasion reprenne. Les lames d'*Enteromorpha* sp. se comportent de la même manière. Elles se fixent ou s'enlacent sur les ramifications de *C. crispus* qu'elles alourdissent, lient les thalles entre eux, forment ainsi des amas que l'agitation ne peut plus maintenir en suspension. La récolte devient inutilisable. *Ceramium rubrum* et *C. ciliatum*, *Cystoclonium purpureum*, *Porphyra linearis* et *P. umbilicalis*, *Palmaria palmata*, des plantules de *Laminaria* peuvent apparaître à la fin du printemps ou en été mais ne subsistent pas longtemps, détruites par la forte luminosité et l'agitation (Figure 110). *Trailliella intricata*, génération qui alterne avec *Bonnemaisonia hamifera*, peut avoir aussi un développement important en début d'automne. Les moyens de lutte sont de deux types, la solution douce ou biologique et la solution chimique.

Solution « douce ». Pour neutraliser ces « mauvaises herbes », on peut augmenter la densité de *Chondrus crispus*, éviter les surplus de fertilisants et les ajouter par à-coups, ce qui ne gênera pas *C. crispus* qui, lui, peut stocker et poursuivre sur sa réserve ; enfin on a la possibilité d'introduire quelques brouteurs en choisissant ceux qui préfèrent les lames tendres des espèces commensales à celle de *C. crispus*.

Lutte chimique. La difficulté consiste à détruire les algues indésirables sans modifier, ou en modifiant le moins possible le métabolisme de *C. crispus*. De nombreux herbicides ont été testés sur *Enteromorpha* et *Ulva*.

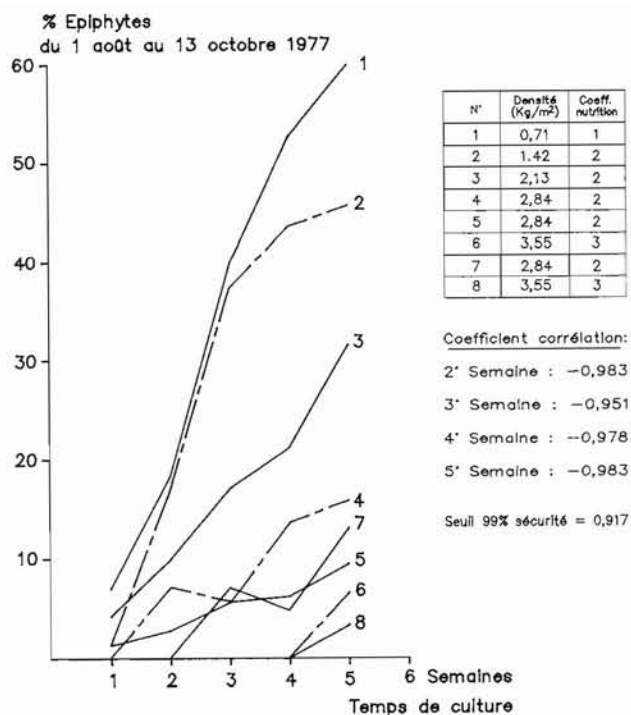


Figure 110 – Evolution du taux d'épiphytes selon la densité en *C. crispus* maintenue dans les bassins de culture.

les épiphytes ont du mal à se développer lorsque la quantité de *C. crispus* est assez élevée pour faire ombrage (d'après Braud, 1989).

La dimanin A, combiné d'ammoniums quaternaires produit par « Phytochim », est actif sur les végétaux terrestres à la dose de 0,8 g l⁻¹. Les algues y sont beaucoup plus sensibles : à la concentration de 0,012 g l⁻¹, toutes meurent dès le 2^{ème} jour. A 0,006 g l⁻¹, l'effet apparaît à partir du 8^{ème} jour, d'abord sur *C. crispus* dont les apex se décolorent, ensuite sur les chlorophycées. Le rinçage des phycophytes traités dans une eau sans biocide ne modifie pas l'évolution fatale.

Pour la réglone (ou diquat), autre ammonium quaternaire du type dipyrpyridilium, la dose recommandée est 2 mg l⁻¹. Pourtant, entre 64 et 125 mg l⁻¹, il faut attendre 6 jours pour observer un début de décoloration à la fois chez *Ulva* et chez *Chondrus*, 9 jours pour *Enteromorpha*. A 32 mg l⁻¹, *C. crispus* n'a plus de croissance ; quant aux chlorophycées, elles gardent leur coloration verte mais il n'y a pas d'émission d'éléments reproducteurs.

Le galoryl (alkyl benzène sulfonate de sodium) n'a pas d'effet sur les chlorophycées pour les doses inférieures à 125 mg l⁻¹. *Ulva* et *Enteromorpha* continuent à croître et à se reproduire. *C. crispus* présente une décoloration des apex dès 30 mg l⁻¹ et un arrêt de croissance qui se poursuit durant 2 semaines après la remise en eau de mer sans herbicide.

Avec le Kathon 886 (isothiazolone), fabriqué par « Rohm et Haas » pour la destruction des algues qui se développent dans les conduits des centrales nucléaires, tous les plants se décolorent irréversiblement après 2 jours de traitement à des doses supérieures à 64 mg l⁻¹. Ils résistent 4 jours à 32 mg l⁻¹ et 8 jours à 16 mg l⁻¹ mais finissent par se décolorer totalement. Entre 8 et 16 mg l⁻¹, il n'y a pas de décoloration mais aucune croissance.

La Hyamine 3500 (chlorure d'alkyl diméthyl benzyl ammonium) est utilisée en agriculture en pulvérisation à une concentration de 200 mg l⁻¹. Les algues y sont beaucoup plus sensibles. Toutes perdent leur coloration 48 h après addition à l'eau d'une quantité donnant une concentration de 35 mg l⁻¹, 8 jours pour les concentrations entre 6 et 25 mg l⁻¹. *C. crispus* se dégrade avant les chlorophycées.

Le peu de sélectivité de ces produits, la difficulté à les appliquer, le fait qu'on les retrouverait dans les eaux de rejets, ce qui présenterait un risque pour l'environnement notamment à proximité des zones conchylicoles, leur prix, ont conduit à renoncer à de tels biocides et à choisir plutôt un oxydant, l'hypochlorite de sodium à 40°chloré ou l'hyposulfite de sodium, qu'il est possible de neutraliser, à tout moment et avant rejet, avec du thiosulfate de sodium. Les tentatives faites pour éliminer les Chlorophycées avec une très faible concentration d'hypochlorite (0,125 ml l⁻¹) amenée en continu ont montré qu'il n'était pas possible de détruire *Ulva* et *Enteromorpha* sans nuire à *C. crispus*. On a obtenu de meilleurs résultats en faisant appel à des doses plus fortes appliquées pendant une courte période, sachant que, du point de vue économique, on ne peut dépasser 0,6 ml l⁻¹. A cette dose, tous les épiphytes sont détruits en 45 mn; à 0,4 ml l⁻¹, il faut 75 mn; à 0,3 ml l⁻¹, on doit attendre 90 mn. Au-dessous de 0,25 ml l⁻¹, les lames vertes blanchissent à leur extrémité mais régénèrent dès l'arrêt du traitement (quand *C. crispus* commence à se décolorer). Dans tous les cas, l'algue cultivée marque un arrêt de croissance qui dure environ une semaine. On a donc préféré une autre méthode préventive qui consiste à traiter le bassin de culture périodiquement avant que les algues commensales apparaissent sous forme de thalles, c'est-à-dire au cours de la germination où elles sont particulièrement fragiles. Dans ce cas, une concentration de 0,2 ml l⁻¹ appliquée pendant 30 mn suffit à les détruire sans que les thalles de *C. crispus* soient affectés.

Les études comparées (Ryther, 1982) de la nutrition azotée des Ulvacées et de *C. crispus* ont révélé que les premières ne sont capables d'absorber l'azote que le jour, tandis que l'algue rouge peut également le faire la nuit. D'où le choix de n'apporter les nutriments que durant la nuit et juste ce qui est nécessaire à *C. crispus* pour reconstituer ses réserves de façon à ce qu'il ne reste plus au lever du jour d'azote et de phosphore pour les algues vertes.

Le procédé « par à-coups » nocturne ainsi que le contrôle de l'évolution de la densité de frondes cultivées ont permis de réduire le traitement au moyen de l'hypochlorite de sodium à 4 à 5 interventions par an, effectuées principalement dans les périodes où l'on remarque d'abondantes libérations d'éléments reproducteurs dans le milieu naturel. On opère comme suit : on élève de 5 cm le niveau d'eau dans le bassin de culture pour qu'il soit nettoyé au-dessus des 40 cm utilisés habituellement ; l'alimentation en eau de mer est arrêtée. On injecte l'hypochlorite qu'on laisse agir pendant 40 à 60 mn. La neutralisation avec du thiosulfate de sodium termine l'opération. Le circuit d'eau est alors réouvert.

Brouteurs

De nombreux animaux pénètrent inévitablement dans les bassins avec l'eau d'alimentation. Malgré les grilles qui retiennent les plus gros, les petits, les œufs, les

larves parviennent à passer. L'utilisation de tamis fins qui seraient sans doute colmatés en permanence poserait plus de problèmes qu'elle n'en résoudrait. Parmi ces animaux, les brouteurs sont le plus à craindre car ils se reproduisent rapidement au milieu des algues cultivées et parviennent à constituer de véritables colonies. Consommant le plus souvent les parties les plus tendres, c'est-à-dire les extrémités en croissance, ils diminuent la biomasse du moment et celle des jours suivants.

Pour Craigie *et al.* (1989), les plus redoutables sont l'amphipode *Gammarus oceanicus* et l'isopode *Idotea baltica* qui ont une appétence prononcée pour les zones apicales ainsi que le gastéropode *Lacuna vincta* qui, rongant la couche photosynthétique des lames, les rend fragiles ; celles-ci sont alors réduites en débris par l'agitation et sont emportées hors du bassin. *Idotea baltica* est capable d'absorber par jour une quantité d'algue correspondant à 20 % de son poids. Ces animaux sont très sensibles aux insecticides tels que la roténone utilisée à 1 mg l⁻¹, la pyréthrine à 0,4 mg l⁻¹, le diméthoate à 5 mg l⁻¹, le diazinon à 1 mg l⁻¹. Les doses efficaces sur les brouteurs n'ont pas d'effet sensible sur la croissance des frondes ; mais, elles se retrouvent dans les rejets. C'est pourquoi, on tend à leur préférer l'emploi de poissons carnivores comme les truites arc-en-ciel et les vairons.

Agents pathogènes

Les pathologies observées dans la nature sont amplifiées au niveau des cultures par le fait que la quantité de lames au m² est toujours élevée, d'où une transmission très rapide. On remarque quelquefois, au printemps, des thalles dont les extrémités sont décolorées et érodées, aspect qui se propage à de nombreuses lames. Il s'en suit une diminution de la croissance jusqu'à ce qu'il y ait régénération des tissus. Le responsable est un oomycète décrit par Molina en 1986 : il s'agit de *Petersiana pol-lagaster* (Peter.) Sparow. Le cycle complet demande de 48 à 72 h à 20°C. On peut arrêter la propagation en abaissant la température à 10°C. Mais, d'après Craigie (1984), la meilleure solution consiste à détruire le parasite avec un détergent anionique, le dodécyl sulfate de sodium à faible concentration (2 mg l⁻¹), sans modifier le développement de *C. crispus*. Enright et Craigie (1980) signalent également des frondes constellées de taches vertes de 3 mm de diamètre. Il s'agit de cellules mortes qui, en disparaissant, laissent des perforations. Il s'en suit un émiettement des frondes en débris qui sont entraînés dans les rejets, ce qui diminue d'autant la production. La cause n'a pas été identifiée.

STRATÉGIE DE CULTURE

La technique de culture qui a été mise au point prend en compte tous les éléments que nous avons analysés : le comportement de *C. crispus* dans les peuplements naturels, les capacités particulières de cette algue mises en évidence au cours d'expéri-

mentations au laboratoire, les résultats de multiples essais en bassin, les incidences économiques de chaque étape. L'objectif est d'obtenir le maximum de biomasse au coût le plus bas. Ce dernier critère a conduit à choisir une forte automatisation : l'ordinateur dirige les différentes opérations, l'homme n'intervenant qu'au moment de la récolte et, bien entendu, en cas de panne. Pour 91 bassins de 1 000 m² occupant 14 ha, SBI ne prévoit que l'embauche de quatre personnes.

Pour mieux décrire le fonctionnement des installations, il a paru plus simple de prendre en exemple le mois de juillet où tous les facteurs sont au plus haut niveau et la production la plus élevée. Le bassin de production, circulaire ou en race-way, reçoit une biomasse de 5 kg m⁻² de lames T4, coupées en fragments de 4 à 5 cm, contenant dans leur tissu 5 % d'azote. L'agitation par injection d'air ou par courant (0,8 m s⁻¹) les maintient en suspension. L'alimentation en eau est établie 2 h après (le matin vers 10 h) que le flux photonique ait pénétré au sein de la biomasse et activé les réactions photosynthétiques. Une sonde informe l'ordinateur sur les variations du pH et, corollairement, sur le métabolisme des algues. L'ordinateur détermine la quantité de carbonate et d'acide sulfurique à apporter pour que la concentration en carbone soit de 2 μM et que le pH se maintienne entre 8 et 8,4. Il commande lui-même, ensuite, l'ouverture des électrovannes ou des pompes doseuses qui, à partir des solutions mères, assurent ces apports. De même, en comparant les informations concernant la luminosité, la température et la consommation de carbone, il évalue le moment où la production photosynthétique n'est plus significative et coupe l'alimentation en eau (vers 20 h).

D'après les données enregistrées au cours de la journée, l'ordinateur détermine également les quantités d'azote et de phosphore qui ont été prélevées sur les réserves de *C. crispus*. Le taux d'azote contenu dans les tissus est passé de 5 à 3 %. Ces doses sont automatiquement introduites dans le bassin en début de nuit (nitrate d'ammonium ou sulfate d'ammonium, phosphate di-sodique) à partir de solutions mères que libèrent des électrovannes. Grâce à cet enrichissement, les algues reconstituent en 4 à 5 h leurs réserves azotées au plus haut niveau. L'absorption est telle que l'eau de mer peut présenter une carence en N et P, ce qui inhibe le développement des algues commensales. Ainsi, le lendemain matin, vers 10 h, l'ordinateur remet le cycle en route en ouvrant l'électrovanne commandant l'entrée de l'eau de mer.

La récolte peut être hebdomadaire ou avoir lieu uniquement lorsque les capteurs indiquent que la croissance n'atteint plus la valeur maximale permise par les facteurs physicochimiques du fait d'une densité devenue trop forte. L'opération est effectuée à l'aide d'un filet ou d'une pompe sur remorque « égoutteuse ». Elle consiste à prélever de la biomasse jusqu'à ce que la densité soit ramenée à la valeur optimale (5 kg m⁻²). Si les frondes restantes, constituant le nouvel inoculum, sont de trop grande taille, on les réduit par passage au hachoir.

En fonction de l'intensité lumineuse et de la température, l'ordinateur détermine l'heure d'ouverture et de fermeture de l'alimentation en eau. La durée de cette phase augmente donc de mars (2 h 30) à juillet (10 h), et diminue d'août (9 h) à novembre (2 h 30). Le débit varie également, comme nous l'avons vu précédemment de 13,3 m³ h⁻¹ (minimum en mars) à 133,3 m³ h⁻¹ (maximum en juillet).

BILAN ÉNERGÉTIQUE

Au Canada, dans les bassins de superficie supérieure à 2 000 m², la production de matière sèche a été de 6,27 kg m⁻² an⁻¹. Ces 6,27 kg contiennent 30,8 % de carbone, soit 1,92 kg de carbone, correspondant à $1\,920 : 12 = 160$ moles de carbone minéral transformé en carbone organique (la mole de C = 12 g). On a pu démontrer que, pour une mole de carbone métabolisée, il fallait 0,486 MJ. Le total de l'énergie utilisée pour 160 moles a été de : $160 \times 0,486 = 77,76$ MJ m⁻² an⁻¹. Or, l'éclaircissement solaire fournit en moyenne 4 430 MJ m⁻² an⁻¹. *C. crispus* en a donc prélevé 1,76 %. Par comparaison avec les autres végétaux qui captent de 0,5 à 1,3 % dans la zone tempérée, de 0,5 à 2,5 % dans la zone subtropicale, *C. crispus* apparaît comme une espèce hautement productive.

Si on prend seulement en compte les deux mois d'été (juillet-août), la biomasse récoltée a été de 0,698 kg m⁻² mois⁻¹, dont 0,209 kg m⁻² de carbone ou 14,47 moles. L'énergie convertie a donc été de : $14,47 \times 0,486 = 8,84$ MJ m⁻² mois⁻¹. L'énergie reçue correspondant à 369 MJ m⁻² mois⁻¹, le taux d'efficacité a été de : $369 : 8,84 = 2,3$ % par rapport à l'énergie incidente totale et 5,3 % par rapport à l'énergie fournie par les radiations rouges (PAR). Le pouvoir théorique d'absorption pour *C. crispus* a été évalué à 6 %. Avec 5,3 %, on est à 88 % de cette valeur, ce qui tend à prouver que la technique utilisée est performante et que les facteurs modulables ont été fixés au proche voisinage de leur meilleur niveau. Notons que la production maximale théorique serait de 9,4 kg m⁻² an⁻¹. Sans envisager d'y parvenir, on peut espérer s'en rapprocher encore. En Vendée, où le flux photonique est plus intense et la température plus élevée qu'en Nouvelle-Ecosse, on parvient d'ailleurs à un taux de production plus fort, entre 7,1 et 7,5 kg m⁻² an⁻¹ de matière sèche.

Convertie en récolte par hectare, la biomasse obtenue oscille donc entre 62 et 74 t, ce qui correspond à la production végétale d'un bon champ de maïs. La phyco-culture intensive s'apparente donc progressivement à l'agriculture intensive tant au niveau des techniques que des rendements.

COÛT DE LA CULTURE

Contrairement aux autres types de phyco-culture, celle de *C. crispus* nécessite un très lourd investissement au départ, ce qui la rend peu accessible à un particulier. Le nivellement du terrain, la construction et l'étanchéification des bassins (90 de 1 000 m²), les aménagements concernant la distribution de l'eau et des nutriments, l'installation du centre de commande électronique et du système d'agitation, la répartition de la force motrice, correspondent à un montant de 21 000 000 F. Un amortissement sur 10 ans semble raisonnable. Quatre personnes peuvent assurer le fonctionnement de l'ensemble du dispositif, y compris la récolte. Le coût lié à ce

personnel s'élève à 800 000 F par an, charges incluses. Les frais de fonctionnement comprennent la force électrique, les nutriments, l'entretien et les réparations. On peut les évaluer à 800 000 F par an. Le coût total sur l'une des dix premières années s'inscrit :

amortissement	2 100 000
salaires	800 000
fonctionnement	800 000
TOTAL	3 700 000

Avec une production annuelle qui atteint 70 t de matière sèche par hectare, les 90 bassins couvrant une superficie utile de 9 hectares fourniront 630 t, ce qui amène la tonne sèche à $3\,700\,000 : 630 = 5\,710$ F.

Ainsi, malgré le coût des installations de ce type de culture en bassin, l'automatisation poussée à laquelle on a la possibilité de faire appel pour *C. crispus*, permet de réduire au strict minimum le poste « main d'œuvre » et d'aboutir à un prix de la tonne sèche, rendue usine, se situant entre celui (moyen) d'*Eucheuma cottonii* et celui d'*E. spinosum* dont le mode de culture, tout à fait différent, demande beaucoup moins d'investissement mais une nombreuse main d'œuvre. En 1988, Neish (*com. pers.*) considérait que le prix de production de *Chondrus* en « race-way » était dix fois supérieur à celui des *Eucheuma*. D'après les chiffres ci-dessus, on peut mesurer les progrès qui ont été réalisés depuis. D'autres sont certainement possibles.

Il n'y a pas à prendre en compte ici le coût de l'épuration des rejets. On veille en effet scrupuleusement à ce que les sels azotés, les phosphates et les carbonates qu'on y ajoute soient « désarseniés » et totalement absorbés par les frondes durant la nuit. L'application de l'hypochlorite de sodium pour l'éradication des algues commensales a lieu de jour, une fois la circulation de l'eau arrêtée. La remise en route du courant n'est réalisée que lorsque les contrôles ont attesté la parfaite neutralisation de l'hypochlorite par le thiosulfate de sodium. Seuls sont à craindre quelques rejets de chloramines découlant de réactions entre le chlore de l'hypochlorite et les protéines de l'eau de mer, rejets dont on n'a peut-être pas assez analysé l'incidence sur le biotope et la conchyliculture; de même pour les exsudats émis par les algues.

Du fait que l'on n'introduit dans les bassins ni métaux lourds ni hormones ou autres auxiliaires de croissance, les eaux n'en contiennent pas plus à la sortie qu'à l'entrée.

Le prix de revient auquel on aboutit paraît fort acceptable, si l'on considère l'intérêt de cette algue, du point de vue biochimique, par rapport aux autres carraghénophytes et, du point de vue stratégique, au niveau du marché mondial. La culture de *C. crispus* devrait permettre d'obtenir, selon les besoins, du kappa carraghénane ou du lambda carraghénane de qualité; en outre, elle contribuera à libérer en partie les entreprises occidentales des approvisionnements asiatiques.

CONCLUSION

La commercialisation des premiers *C. crispus* obtenus en culture a eu lieu en 1987 au prix de 6 500 F la tonne sèche. Il s'agissait de 100 t de type T4 contenant 37 % de kappa carraghénane. Avec la culture de *C. crispus*, le cultivateur arrive à produire pour la première fois, en bassin, à l'échelle industrielle, un carraghénophyte permettant d'obtenir la qualité de carraghénane souhaitée. L'innovation réside aussi dans l'intervention de l'ordinateur auquel est confié le soin de gérer la plupart des opérations, ce qui permet de réduire la main d'œuvre et de compenser le coût élevé des infrastructures.

Parmi les autres caractéristiques de cette activité, notons les similitudes dans la démarche entre la phyoculture intensive et l'agriculture avec l'emploi de fertilisants azotés et phosphorés, la lutte contre les « mauvaises algues », la recherche de rendements élevés, la sélection de souches performantes. C'est sans doute sur ce dernier point qu'il faut s'attendre à une évolution. La colchicine a en effet une action marquée sur la germination des spores de *C. crispus*. A des concentrations comprises entre 0,01 et 0,1 mg l⁻¹ appliquées sur 3 à 4 jours, elle inhibe la formation du réseau achromatique et empêche la séparation des chromosomes. C'est ainsi que Chen *et al.* (1982) ont créé le type BH-H, sporophyte stérile, facile à multiplier par fragmentation, riche en lambda carraghénane. Par de telles méthodes, la production de polyplœides pourrait être avantageuse tant au niveau de la production que de la qualité des carraghénanes. SBI avait, pour sa part, fondé des espoirs sur l'utilisation de protoplastes produits à partir de zones apicales de *C. crispus* à l'aide de carraghénases. Le Gall *et al.* (1990) ont réussi à obtenir 8,5¹⁰ cellules par gramme de tissus frais ; mais, le nombre de protoplastes capables de régénérer une membrane et de se diviser est trop faible pour qu'on puisse envisager pour l'instant l'utilisation de ceux-ci dans le mode de production actuel.

D'autres espèces pourront sans doute être obtenues en bassin de la même manière que *C. crispus*, grâce à une adaptation de la technique à leur propre biologie. On peut citer *Palmaria palmata* (pour l'alimentation humaine en raison de sa forte teneur en protéines), *Grateloupia doryphora*, *Grateloupia filicina*, *Kallymenia reniformis* pour *Anatheca* sp. et *Meristotheca* sp., *Euclima uncinatum*, *Cystoclonium purpureum* pour leur carraghénane, *Gelidium sesquipedale* et *Gracilaria* sp. pour l'agar. La France pourrait dans ce domaine, vu son climat, occuper une place de premier plan.

TROISIÈME PARTIE

LES AGAROPHYTES

CHAPITRE VII

LES AGARS

On appelle **agar** un polysaccharide extrait de certaines algues rouges, qui appartiennent pour la plupart à l'ordre des Gélidiales, mais également à d'autres ordres des Rhodophytes comme les Gigartinales et les Cérámiales. Il fut découvert vers 1658 par un Japonais, Minoya Tarozaemon ; un monument édifié à Shimizu-Mura commémore la première fois où le produit fut extrait à partir de *Gelidium amansii*. Le phycocolloïde fut d'abord nommé Tokoroten, puis, au cours du XVIII^e siècle, Kantén (le ciel de jours froids), enfin, vers 1905, agar-agar, par similitude avec les colloïdes obtenus à partir d'une algue rouge malaisienne du genre *Eucheuma*. L'extrait d'*Eucheuma* prit par la suite le nom de carraghénane. Le terme d'agar est resté à l'extrait de *Gelidium*. En France et en Espagne, on l'appelle également gélose.

Malgré l'ancienneté de la découverte, la constitution du phycocolloïde est longtemps restée incertaine. Araki (1937) le définit comme un colloïde hydrophile extrait des *Gelidium*, insoluble dans l'eau froide, soluble dans l'eau bouillante, donnant des gels en refroidissant, dont le monomère est le galactose. Par acétylation, il met en évidence deux composants, l'agarose et l'agaropectine. L'agarose constitue, selon lui, la partie noble, pauvre ou dépourvue de OSO_3^- , très gélifiante. L'agaropectine, plus riche en esters sulfuriques, se trouve associée à d'autres radicaux non glucidiques comme des acétyles, des méthyles ou des pyruvates : sa faculté de gélifier est plus faible que celle de l'agarose.

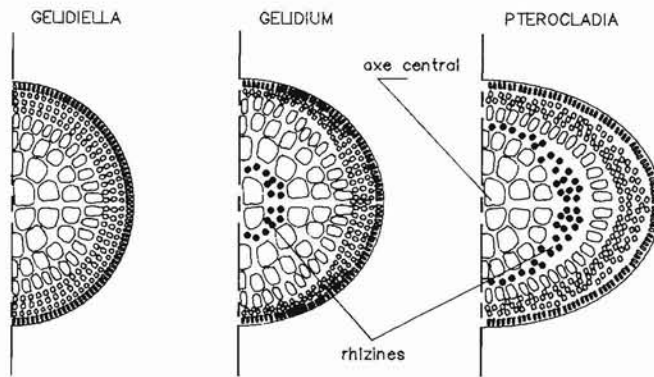
Les travaux de Yaphe (1957, 1960, 1984) et de ses collaborateurs, Lahaye, Rochas (1986), ont conduit à une nouvelle conception des agars. On les considère actuellement comme un mélange de polysaccharides, polymères du galactose, donnant des gels en solution aqueuse et ayant un degré de sulfatation variable, selon le type d'algue, le lieu de récolte, la période du prélèvement, le mode d'extraction. Il n'y a pas de séparation franche entre l'agarose et l'agaropectine comme le pensait Araki ; on passe progressivement de l'un à l'autre par toute une série d'intermédiaires, depuis des fractions pauvres en esters sulfuriques OSO_3^- et presque neutres, gélifiant naturellement, à des fractions comportant jusqu'à 5 % de OSO_3^- dont la faculté à donner des gels est provoquée par la technique d'extraction.

ALGUES CONCERNÉES

Les algues utilisées pour la production d'agar font partie de trois ordres :

- les Gélidiales, avec les genres *Gelidium*, *Gelidiella* et *Pterocladia*,
- les Gigartinales avec le genre *Gracilaria*,
- les Cérámiales avec le genre *Ceramium*.

En coupe transversale, on différencie aisément *Gelidium*, *Gelidiella* et *Pterocladia*. Chez *Gelidium*, les rhizines (cellules de soutien à paroi épaisse) sont au centre, alors que chez *Pterocladia* elles se trouvent à la périphérie. *Gelidiella* n'en possède pas (Figure 111).



1/2 COUPES TRANSVERSALES

Figure 111. - Coupe transversale dans *Gelidiella* (sans rhizines) *Gelidium* (avec rhizines au centre), *Pterocladia* (avec rhizines à la périphérie).

Gelidium est principalement récolté en France, en Espagne, au Portugal, au Maroc, en Afrique du Sud, au Japon, en Corée, en Chine, aux Etats-Unis, au Chili, notamment *G. corneum*, *G. cartilagineum*, *G. pacificum*, *G. pristoïdes*, *G. latifolium*, *G. sesquipedale*, *G. amansii* (Figure 112). Le Mexique fournit annuellement 1 200 tonnes de *G. robustum*. *Gelidiella* provient d'Egypte, d'Inde et de Madagascar principalement. *Pterocladia* est abondant aux Açores (*P. capillacea*) et en Nouvelle-Zélande (*P. lucida*).

Le genre *Gracilaria* est très répandu dans le monde ; on y rencontre de nombreuses espèces donnant des agars de qualité très variable. Citons *G. verrucosa*, *G. crassa*, *G. pichenoïdes*, *G. canaliculata*, *G. lemaeiiformis*, *G. folifera*, *G. corticata*, *G. multipartita*. On le récolte au Chili, en Argentine, au Pérou, au Brésil, aux Caraïbes, au Japon, en Chine, à Taiwan, en Indonésie, au Vietnam, en Inde, au Sri Lanka, en Afrique du Sud. D'autres algues sont utilisées en mélange avec ces dernières,

telles que *Anhfeldtia plicata* (Japon, île Sakhaline), *Acanthopeltis japonica*, *Ceramium* sp. La différence de qualité entre les agars est telle qu'il est souvent nécessaire de préciser, en plus du genre et de l'espèce, d'où il provient et le lieu de récolte de l'algue.

Le premier à produire de l'agar fut le Japon : pendant longtemps, ce fut le seul fait d'entreprises familiales employant beaucoup de main d'œuvre et donnant une qualité très variable. La pénurie d'agar pendant la Deuxième Guerre mondiale poussa de nombreux pays à exploiter leurs ressources en agarophytes et à développer des usines plus modernes. Les Etats-Unis furent les premiers à lancer la production industrielle avec isolation de l'agar par la technique du froid, d'après un brevet de Matsuoka (1921 et 1922), améliorée par la suite par Tseng (1946) et Selby (1954). Cette évolution obligea le Japon à concentrer et moderniser ses usines, Le Portugal avec Loureiro, l'Espagne avec Mejias et Cabrero, furent contraints à faire de même. La production mondiale en 1990 tournait autour de 7 230 tonnes réparties de la façon suivante (Tableau 24).

Tableau 24 – La production d'agar dans le monde en 1990.

PAYS	Tonnes	%
Japon	2 260	31,3
Espagne – Portugal	1 910	26,4
Corée	1 440	19,9
Chili	900	12,5
Maroc	250	3,5
USA – Mexique	150	2,1
Canada	150	2,1
France	80	1,1
Inde	10	0,1
Argentine	10	0,1
Divers	70	–
TOTAL	7 230	–

La récolte totale d'agarophytes atteint en poids frais 540 000 t, dont 120 000 t pour *Gelidium*, 50 000 t pour *Pterocladia* et *Gelidiella*, 370 000 t pour *Gracilaria*. Les teneurs en agar par rapport au poids sec varient fortement d'une algue à l'autre ainsi que selon le lieu et le moment entre 19 et 29 %.

La récolte s'effectue de diverses façons. En France, en Espagne et dans de nombreux pays, la majeure partie du *Gelidium* est obtenue en recueillant les épaves qui se déposent sur la côte après les tempêtes de mai à décembre. Il s'agit soit d'algues arrachées par la violence de la houle, soit de frondes qui, ayant terminé leur cycle de vie, se sont détachées du disque pérennant. De toute façon, les algues doivent être rapidement prélevées sous peine de détérioration sur le lieu d'échouage et conditionnées pour arrêter la dégradation intervenue lors de leur séjour sous l'eau en tant qu'épaves. On sèche le plus souvent la récolte, mais, si le temps est trop humide, on la stocke à proximité de la mer, dans des bassins fortement alimentés en eau courante. Ce procédé permet aux récoltants de ne pas avoir à livrer tout de suite aux usines, et donc de négocier le prix de vente avec un peu plus d'atouts. Le genre

Gelidium vit fixé sur les rochers entre 3 et 7 mètres ; quelques échantillons ont été trouvés à plus de 20 mètres de profondeur. En Espagne, des plongeurs sous-marins vont prélever, avec des « suceuses », les thalles fixés et les frondes décrochées s'entassant dans les « marmites » marines. Dans tous les cas, on évite d'arracher le disque pérennant car de ce disque s'élèveront les frondes de la prochaine récolte. Au Japon, jusqu'en 1975, le ramassage était effectuée par des femmes travaillant sous l'eau en apnée ; on retrouve cette tradition en Corée. En fait, depuis ces dernières années,

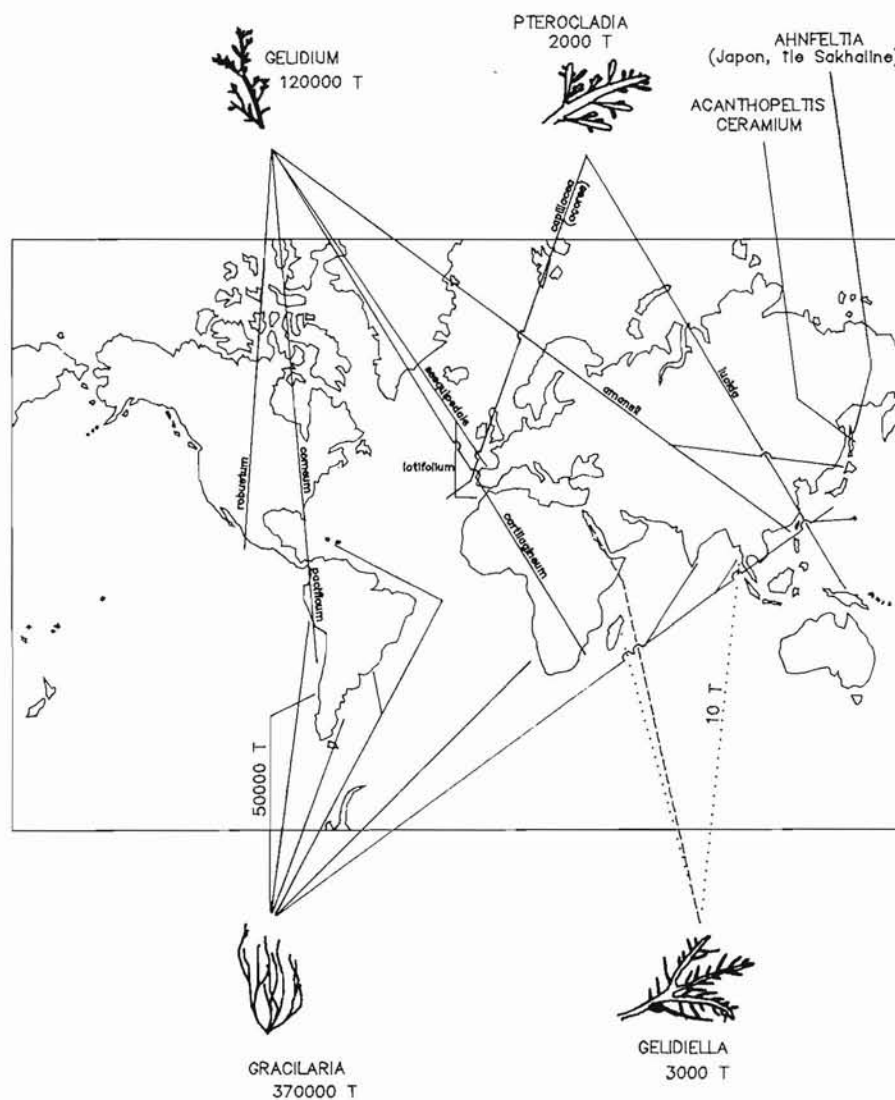


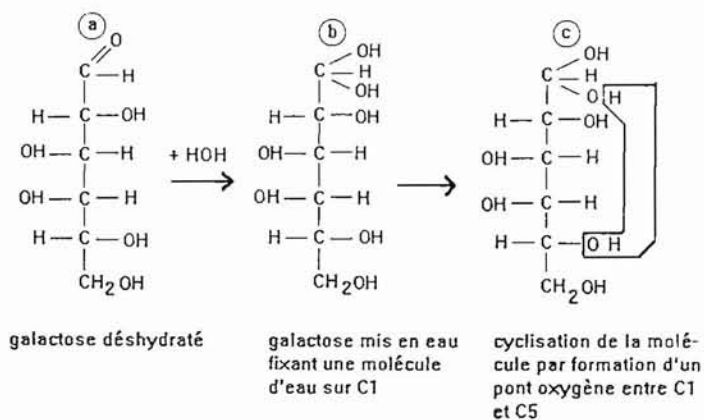
Figure 112. – Sources d'agarophytes dans le monde.
Les deux grandes zones de culture sont Taïwan et le Chili.

le nombre de plongées a diminué de 3 500 à 700, mais le rendement a considérablement augmenté grâce au scaphandre autonome.

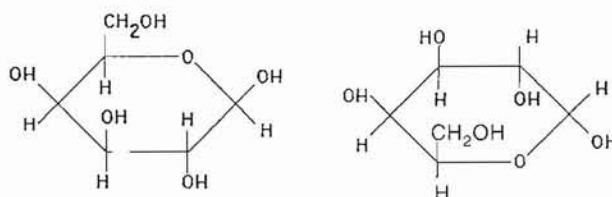
Gracilaria est plutôt localisé dans les zones sableuses. On le prélève par fauchage. La culture se fait en Chine Populaire, à Taiwan, au Chili, aux Caraïbes (île Santa Lucia) selon une technique de bouturage qui rappelle celle employée pour les caraghénophytes. La conservation de la récolte se fait par déshydratation à l'air ou dans un séchoir thermique. Dans le cas du séchage à l'air, il ne faut qu'en aucun cas l'algue en voie de déshydratation soit en contact avec l'eau sous peine de perte en teneur et en qualité. Le taux d'humidité ne doit pas dépasser 20 %. Si la qualité du *Gelidium* reste relativement stable pendant le stockage, celle du *Gracilaria* se détériore par hydrolyse naturelle. On a remarqué que les *Gracilaria* des eaux froides étaient plus résistants vis-à-vis de ce phénomène. Une mauvaise condition de stockage (milieu humide, teneur en eau trop forte) favorise le développement de la bactérie *Bacillus cereus* qui hydrolyse l'agar.

CONSTITUTION CHIMIQUE

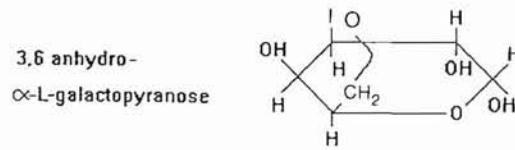
Le galactose constitue le monomère fondamental de l'agar. C'est un sucre en C 6 qui en formule linéaire non hydraté s'écrit (a)



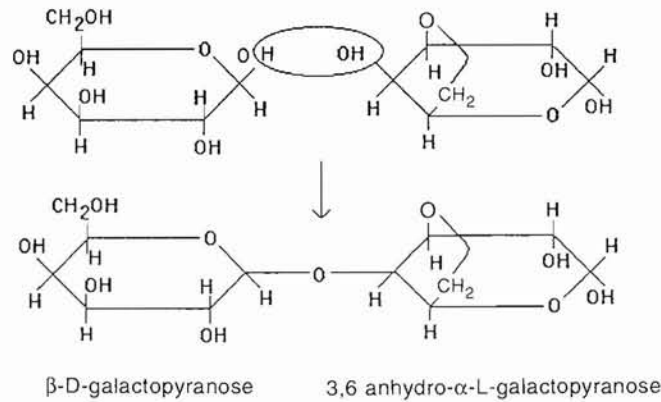
En solution dans l'eau, il fixe une molécule de H₂O sur le carbone C₁ (b), puis se cyclise en forme pyrane par constitution d'un pont oxygène entre le carbone C₁ et le carbone C₅ (c). Il peut prendre soit la forme D, soit la forme L.



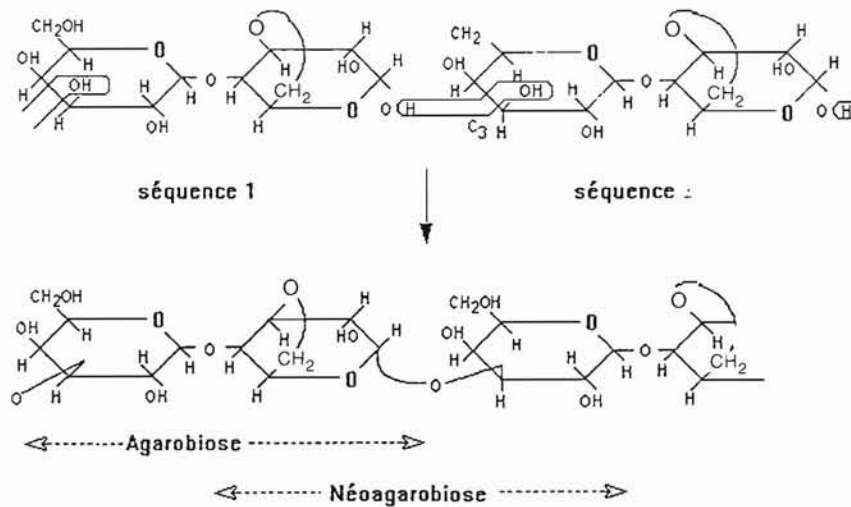
Lorsque le α -L-galactopyranose perd une molécule d'eau entre le carbone C_6 et le carbone C_4 , il se forme un pont hydrophobe, ce qui donne la formulation correspondant au 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose



Dans la molécule d'agar, le β -D-galactopyranose et le 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose se lient par départ d'une molécule d'eau entre le carbone C_1 de l'un et le carbone C_4 de l'autre sous la forme d'une liaison α .

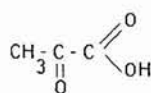


L'association constitue un dimère qui va se répéter tout au long de la chaîne formant la molécule d'agar. On l'appelle l'agarobiose. Chaque agarobiose est relié au suivant par un pont oxygène entre le C_1 du 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose du premier et le C_3 du β -D-galactopyranose du second par une liaison de type β .

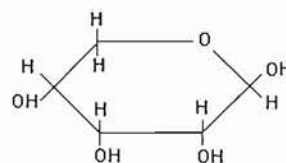


La séquence 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose – β -D-galactopyranose associée par une liaison C_1-C_4 est appelée agarobiose. La liaison C_1-C_4 entre le β -D-galactopyranose et le 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose est très sensible aux acides. Sous traitement acide, l'hydrolyse aura préférentiellement lieu à ce niveau. La liaison 1-3 dans l'agarobiose est aisément hydrolysée par les enzymes bactériennes (*Pseudomonas kyotensis*, *Pseudomonas atlantica*). Ce sont les liaisons 1-4 de l'agarobiose qui rendent la chaîne particulièrement compacte et résistante. L'analyse par hydrolyse partielle révèle la présence de OSO_3^- dont la quantité est très variable selon les agars, et d'autres radicaux (méthyle, acétyle, pyruvique, glucuronique) qui sont assez peu nombreux lorsque le taux de OSO_3^- est bas mais beaucoup plus fréquents lorsque ce taux augmente.

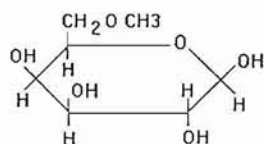
Dans la fraction d'agar contenant peu de OSO_3^- , on trouve des traces d'acide pyruvique (a), de xylose (b), de 6-O-méthyl- β -D-galactopyranose (c), de 2-O-méthyl- β -L-galactopyranose (d).



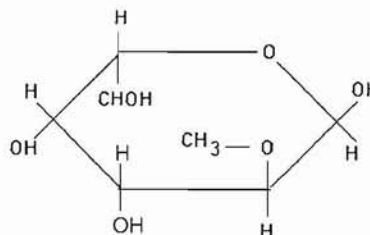
(a)



(b)

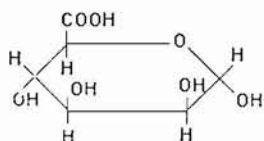


(c)

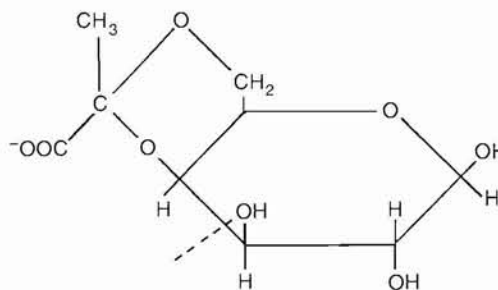


(d)

Pour les taux de OSO_3^- élevés, ces substances sont en plus grande quantité. L'acide glucuronique (e) et le 4-6-O (1-carboxyéthyldiène) β -D-galactopyranose (f) peuvent être aussi présents :



(e)



(f)

Yaphe (1984) sépare par chromatographie à 60°C un extrait d'agar dans une colonne échangeuse anionique du type DEAE Sephadex A-50 ou Dowex X2. Il constate que certaines molécules d'agar ne sont pas retenues par la colonne et sont entraînées par un rinçage à l'eau distillée : ce sont celles ayant un taux de OSO_3^- inférieur à 0,3 %. Il remplace l'eau distillée par des solutions de chlorure de sodium

à 0,5 M, puis 1 M, puis 2,5 M et isole chaque fois des molécules d'agar à taux de OSO_3^- croissant. Il arrive à une situation où, pour obtenir de la colonne d'autres agars, il doit chauffer à 100°C avec une solution d'urée à 6 M suivie d'une filtration sous pression à 60°C . Il obtient des molécules encore plus chargées en OSO_3^- . Enfin, la dernière fraction ne peut être dissociée de la colonne. Cette expérimentation l'amène à considérer que l'agar est un mélange de polymères à des taux de OSO_3^- différents. Néanmoins, on peut distinguer trois types.

– Le type « agarose » – L'agarose idéal serait un agar neutre sans OSO_3^- et sans autres radicaux que le β -D-galactopyranose et le 3, 6 anhydro- α -L-galactopyranose : c'est une utopie, car il y a toujours une fraction de OSO_3^- et quelques traces de radicaux étrangers. Aussi peut-on définir l'agarose comme des molécules d'agar ayant une très faible charge de OSO_3^- et une très forte aptitude à donner des gels. Parfois, le 3, 6 anhydro- α -L-galactose est remplacé par le 2, 0 méthyl 3, 6 anhydro- α -L-galactopyranose. La méthylation augmente la température de gélification mais n'abaisse pas la force du gel.

– Le type « agarose chargé » – Les molécules sont plus riches en OSO_3^- , portés notamment par le β -D-galactopyranose qui devient le β -D-galactopyranose-2-sulfate ; le 3, 6 anhydro- α -L-galactopyranose évolue en galactopyranose-6-sulfate. La force du gel décroît en fonction de l'élévation du taux de OSO_3^- et de la diminution des radicaux 3, 6 anhydro- α -L-galactopyranose.

– Le type galactane – C'est la fraction d'agar qui n'a presque pas de 3, 6 anhydro- α -L-galactopyranose remplacé par le α -L-galactose-6-sulfate. Cette fraction est soluble à basse température et ne forme pas de gel.

Ainsi, tout agar contient ces trois fractions en proportions différentes ; chez *Gelidium* et *Pterocladia*, la fraction « agarose » domine, d'où une forte aptitude à donner des gels durs. Dans les *Gracilaria*, c'est la fraction « agarose chargé » qui domine, d'où des gels souples et tendres, d'autant plus que la fraction agarose peut être remplacée par des monomères sulfatés ou à pyruvate. La dernière catégorie d'agar se rencontre chez *Gloiopeltis furcata* dont l'extrait donne de fortes viscosités mais ne gélifie pas ; de même, l'extrait de *Porphyra* est un exemple d'un agar ayant une très faible concentration en agarose et beaucoup de galactanes sulfatés : il ne gélifie pas.

Les esters sulfuriques sont hydrophiles, c'est-à-dire qu'ils ont tendance à se mêler aux molécules d'eau ; par contre, les ponts oxygène du 3, 6 anhydro- α -L-galactopyranose sont hydrophobes ; ils tendent à se placer les uns face aux autres et à éliminer l'eau entre eux : ils donnent ainsi naissance à un réseau dans lequel tout le mélange aqueux s'immobilise : ils sont les facteurs de la gélification.

Lorsque le taux d'esters sulfuriques baisse ou lorsque le nombre de 3, 6 anhydro- α -L-galactopyranose augmente, on tend vers de plus en plus de gélification. De la même manière, quand le taux d'esters sulfuriques s'élève ou quand le nombre de 3, 6 anhydro- α -L-galactopyranose baisse, on tend vers un composé de moins en moins gélifiant, puis non gélifiant (Figure 113). Si la technique d'extraction permet de modifier ces compositions, elle modifie l'aptitude de l'agar ; ainsi, *Gracilaria* et *Porphyra* donnent un agar non gélifiant à l'extraction par l'eau chaude. Mais, en extrayant avec une solution alcaline, on transforme le α -L-galactopyranose-sulfate en anhydrogalactopyranose : le taux en esters sulfuriques ayant diminué et la quantité d'anhydrogalactopyranose ayant augmenté suffisamment, l'extrait acquiert des propriétés gélifiantes.

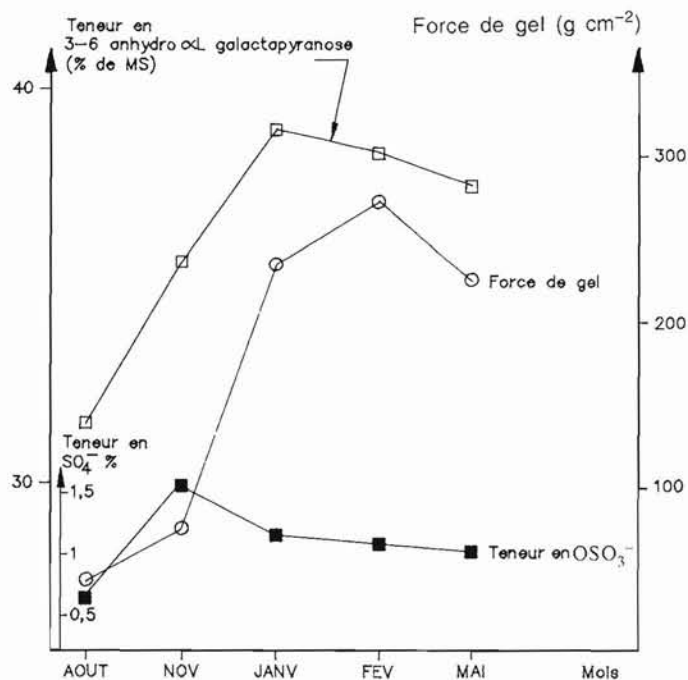


Figure 113. – Relation entre la force de gel de l'agar et la teneur de sa molécule en ions OSO_3^- et radicaux 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose.

La force de gel augmente avec le taux de ponts hydrophobes et diminue avec le nombre d'ions OSO_3^- .

A part les *Gelidium* et les *Pterocladia*, qui donnent des agars de qualités assez proches quelle que soit l'espèce, les *Gracilaria* et les autres agarophytes présentent des extraits aux propriétés très variables : on ne peut donc a priori définir, au sein d'une même espèce, la technique d'extraction la mieux appropriée. Il sera nécessaire d'effectuer des tests en laboratoire puis, parce que la technique de laboratoire n'est pas intégralement applicable à la grande production, à l'échelle de l'usine dans un atelier pilote, sorte d'usine modèle réduit, appelée souvent « le dixième » parce que toutes les dimensions sont dix fois plus faibles que les dimensions de l'usine. Les essais doivent porter sur 200 à 300 kg d'algues sèches. On pourra en déduire la technique la plus économique pour employer le minimum d'eau, obtenir la production maximale d'agar et parvenir à la meilleure qualité possible. Beaucoup d'échecs et de faillites résultent du fait que ces précautions avaient été négligées.

LOCALISATION ET RÔLE DANS LA CELLULE

La paroi des algues rouges se compose d'un système à deux phases autour de la cellule : une succession de couches concentriques baignant dans une matrice extracellulaire. Les polysaccharides sont disposés dans la matrice ; l'agar est l'un d'eux : il forme un continuum apparemment amorphe depuis le plasmalemma jusqu'à la cellule voisine. On le retrouve aussi bien autour des cellules corticales que des cellules médullaires ou épidermiques. L'existence d'une corrélation entre le niveau bathymétrique et la résistance à la dessiccation a conduit certains auteurs à penser que l'agar, hydrosopique, s'oppose à l'évaporation de l'eau (Quillet *et al.*, 1972). Selon Zimmerman (1978), l'agar pourrait être impliqué dans les mécanismes de régulation osmotique. L'hypothèse de l'agar servant de lubrifiant en facilitant le coulisement entre les fibres squelettiques au cours de l'élongation cellulaire a été évoquée par Christiaen (1986). Peut-être joue-t-il un rôle mécanique : il est en effet suffisamment fluide et élastique pour atténuer les chocs.

Les travaux sur la structure de l'agar chez *Gracilaria verrucosa* permettent de penser qu'il y a, à l'intérieur du plant vivant et dans le temps, une évolution permanente du polysaccharide, évolution liée au cycle biologique de l'espèce. Christiaen (1986) montre qu'en période de forte croissance (avril, mai, juin, juillet), le type d'agar produit s'apparente aux galactanes à propriétés épaississantes. A mesure que la cellule tend vers sa taille définitive, la constitution des galactanes se modifie par perte d'esters sulfuriques et apparition de 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose, sans doute après passage intermédiaire par du α -L-galactopyranose phosphate. Lorsque la cellule a terminé sa croissance (novembre, décembre, janvier), l'agar est devenu gélatinifiant. Tout se passerait donc comme si la jeune cellule issue d'une division produisait un agar d'abord souple et mou lui permettant de s'allonger, puis transformait, l'allongement terminé, le colloïde en une substance plus rigide en le polymérisant et en l'enrichissant en 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose. On peut penser que l'évolution se fait d'autant plus fortement que l'algue sera capable de synthétiser les enzymes nécessaires à la transformation. Si le végétal peut disposer de beaucoup d'enzymes, l'évolution se poursuivra jusqu'à ce que la plus grande partie de l'agar soit transformée en agarose ; dans le cas contraire, elle s'arrêtera à l'« agarose chargé » ou ne dépassera pas le stade « galactanes ». Par sédimentation, on a évalué le poids de l'agarose à environ 120 000, ce qui correspond à 400 unités d'agarobioses.

EXTRACTION

Le processus général est fondé sur le fait que l'agar est insoluble dans l'eau froide et soluble dans l'eau chaude. Le principe consiste à obtenir en fin d'extraction une solution contenant environ 1 % d'agar. Au-delà de cette valeur, la séparation entre l'agar et l'eau devient pratiquement impossible si l'on veut obtenir un produit correct.

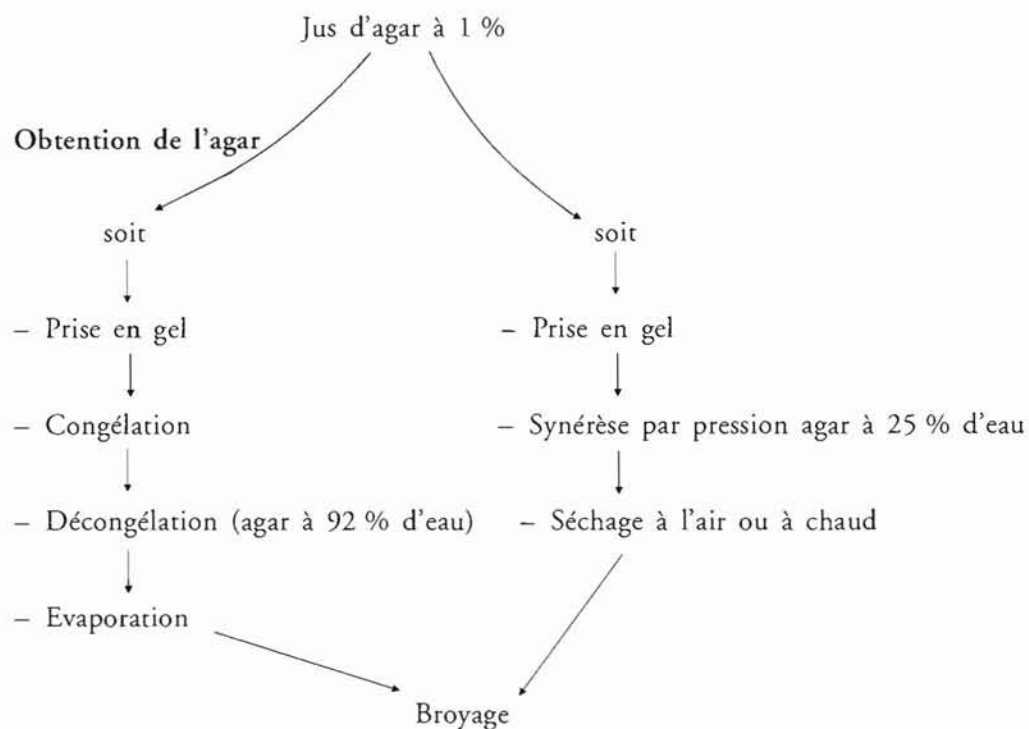
EXTRACTION DES AGARS

Préparation de la matière première

- Bain eau + acide (0,05 %) ; 2 à 3 h
- Rinçage
- Bain alcalin - Na_2CO_3 (0,5 %) ; 30 mn
- Rinçage 10 - 15 mn

Isolation de la solution d'agar

- Bain algues + eau + pH 4 à 8 ; 3 à 4 h
- Filtration : filtre relatif ou à plaques + terre de diatomées



Mis à part ces deux points, il est impossible de décrire une méthode d'extraction qui soit valable pour tous les agarophytes. Il est impératif d'adapter chaque fois la technique aux caractéristiques physicochimiques de l'algue à traiter.

OBTENTION DE L'AGAR

Préparation de la matière première

Les algues séchées subissent, préalablement à l'extraction proprement dite, deux types de traitement pour éliminer un certain nombre de substances mêlées aux thalles ou à l'agar.

– Trempage dans l'eau fraîche acidulée (200 ml d'acide sulfurique pour 4 500 l d'eau) en milieu agité pendant 2 à 3 h. Cette opération permet de faire tomber sur le fond le sable, les restes de substrat pris dans les crampons, des cailloux, des coquillages, des poissons, des œufs, des larves emprisonnés dans les ramifications des touffes. Les sels solubles en milieu acide sont emportés par les eaux de lavage (2 lavages).

– Trempage dans un bain alcalin de carbonate de sodium à 0,5 % à raison de 3 l par kg d'algue, pendant 30 mn. La solution alcaline dissout les pigments surnuméraires, la cellulose, l'hémicellulose et un certain nombre de sels. La destruction de la phycoérythrine provoque le verdissement des thalles.

Isolement de la solution d'agar

Après un rinçage à l'eau courante, pendant 10 à 15 mn, on réalise l'extraction en plaçant la matière première dans l'eau chaude (85 à 90°C) pendant 3 à 4 h, à raison de 3 l par kg d'algue. On ajuste à l'acide tartrique le pH entre 4 et 8 selon le type d'algue et les conditions d'extraction. Un pH de 4 à 6 est conseillé si l'opération s'effectue sous pression (127°C ; $P = 1,5$ à 2 kg cm^{-2}). Si l'extraction est réalisée à la pression atmosphérique, on préférera un pH de 6 à 8. Généralement, l'extraction sous pression est réservée au *Gelidium* dont les tissus épais ont tendance à retenir l'agar et freiner sa diffusion dans la phase liquide. C'est le moment le plus délicat de toute l'opération. Il faut en effet se placer à la fois dans les conditions convenables de pH, de température, de pression entraînant une hydrolyse partielle de l'agar. Celle-ci provoque une diminution de la longueur des chaînes de galactose (donc du poids moléculaire PM), ce qui accroît la solubilité du phycocolloïde. Le rendement de l'extraction sera meilleur.

Cependant, il faut éviter de parvenir à la situation où les chaînes de galactose seraient si courtes et le poids moléculaire si bas que l'agar deviendrait soluble à l'eau froide. En d'autres termes, si PM_1 est le poids moléculaire en-deçà duquel l'agar devient soluble à l'eau froide, il faudra se situer au-dessus sous peine de provoquer des pertes lors du départ de l'eau. Si PM_2 est le poids moléculaire au-dessus duquel l'agar se dissout difficilement dans l'eau chaude, il faudra se situer en-deçà de cette valeur sinon une partie du phycocolloïde sera perdue, mêlée à la cellulose lors de la filtration. Pour éviter ces inconvénients, le poids moléculaire à maintenir lors de l'extraction doit être compris entre PM_1 et PM_2 . S'il est impossible d'agir sur PM_1 , on peut par contre modifier PM_2 en élevant la température et la pression. Cette action a bien entendu une limite : celle au-delà de laquelle le colloïde se trouve fortement dégradé.

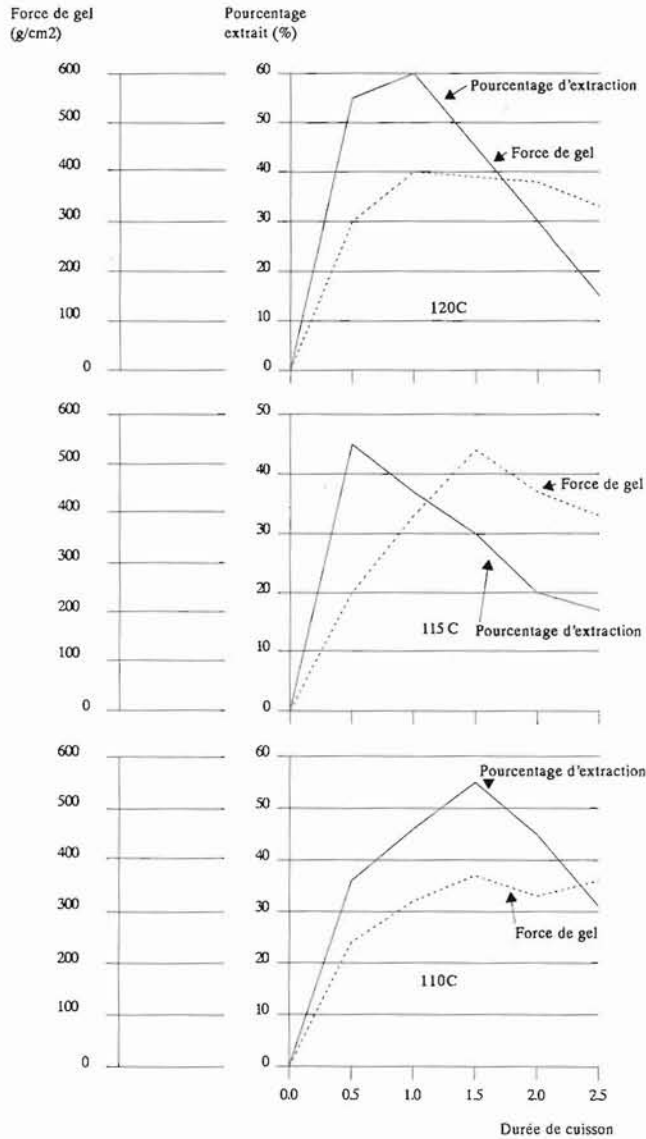


Figure 114. – Courbes résultant de différents essais effectués au « dixième » pour déterminer les meilleures conditions d'extraction.

Isolement de l'agar

L'opération consiste à séparer l'agar de l'eau, c'est-à-dire à récupérer 1 g d'agar et à éliminer 99 g d'eau. Du point de vue économique, on ne peut faire appel à l'évaporation : celle-ci nécessiterait 223 630 kJ par kg d'agar. On pourrait penser à

On note qu'il faut choisir entre un taux d'extraction important et une qualité élevée car si on vise le premier, la qualité se trouve affectée, et si on envisage la seconde, on devra se contenter d'un taux moyen. Tous les facteurs intervenant dans l'extraction, PM_1 , PM_2 , PM , le taux de colloïde à obtenir et la qualité souhaitée sont définis au cours d'essais préliminaires en laboratoire et au « dixième ». On obtient une série de courbes comme celles de la figure 114 qui permettent de faire le choix de la technique en fonction de l'algue utilisée. Lorsque l'algue est totalement liquéfiée, c'est-à-dire au bout de 3 à 4 h, l'extraction est terminée. Le magma verdâtre et visqueux ainsi obtenu est mélangé à de la perlite ou de la terre de diatomées (0,2 à 0,3 %) qui va faciliter la filtration en créant un « gâteau de filtration » où les impuretés vont s'agglutiner. L'ensemble est envoyé sur un filtre rotatif à enrobage semblable à ceux utilisés pour l'alginate. A la sortie du filtre, le filtrat F est une solution d'agar à 1 %. Dans le cas du *Gelidium*, on est souvent obligé de travailler sous une pression de 3 atmosphères ou de diluer.

l'emploi de l'alcool, notamment à l'alcool isopropylique comme pour les carraghénanes. Mais, contrairement aux carraghénanes qui donnent dans ce cas un précipité compact facile à isoler, l'agar précipite en un nuage diffus impossible à séparer par filtration. On serait donc là aussi obligé de faire appel à l'évaporation à la fois de l'eau et de l'alcool, soit une dépense de 473 176 kJ par kg d'agar. C'est pourquoi l'industrie s'est tournée vers deux autres méthodes permises par les propriétés de l'agar : la congélation et la synérèse.

Congélation. Elle est fondée sur le fait qu'au-dessous de 0°C, l'agar devient insoluble dans l'eau. Le processus consiste à congeler le filtrat F contenant 1 % d'agar à une température comprise entre -2 et -10°C. Jusqu'en 1960, la méthode artisanale qui a prévalu consistait à disposer le filtrat F à 1 % d'agar dans des boîtes en bois de 45 × 30 × 5 cm jusqu'à la prise en gel. Celui-ci était ensuite découpé en lamelles. Selon la saison, les lamelles étaient soit exposées, l'hiver, aux intempéries pour qu'elles subissent une série de congélation et décongélation ; soit, l'été, trempées dans une solution saline à -5°C. Dans les deux cas, l'effet était identique : l'eau se séparait en partie de l'agar et entraînait avec elle pigments et autres impuretés.

Depuis 1967, l'industrie opère de la façon suivante. Dès la fin de l'extraction, la solution d'agar est envoyée en congélation dans un chenal de 30 cm de largeur et 30 cm de profondeur construit en circuit, où la température est abaissée à -5°C, ce qui provoque la séparation agar-eau : les paillettes d'agar entourées de cristaux de glace viennent flotter en surface. On crée à l'aide d'une pompe un courant de 5 cm s⁻¹. Une sorte de fin rateau qui balaie en permanence la surface du liquide fait bifurquer les paillettes vers un filtre métallique où elles s'entassent et s'égouttent (Figure 115). La réfrigération doit être douce pour permettre la formation de fins cristaux et une meilleure séparation eau-agar. Les efforts pour accélérer le processus se sont toujours traduits par de mauvais résultats : au lieu de fins cristaux et des

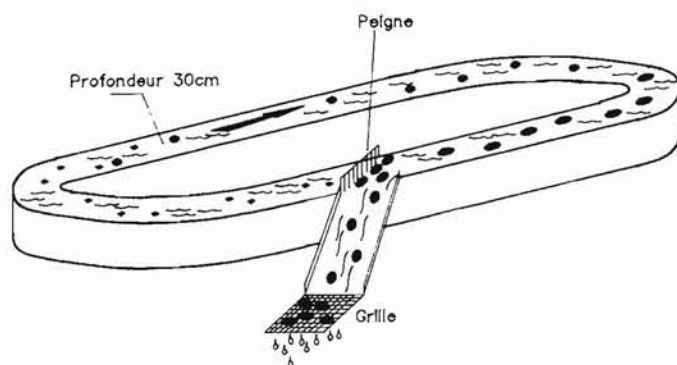


Figure 115. – Circuit de réfrigération permettant l'isolement de l'agar.

La solution d'agar est refroidie progressivement et l'agar, devenu insoluble, vient flotter à la surface. Un peigne canalise les flocculats vers une grille où ils s'égouttent. Ce type de séparation, relativement coûteux, n'est utilisé que pour les agars de haute qualité (agar de *Gelidium* ou de *Pterocladia*).

paillettes d'agar, on obtient des masses spongieuses avec une forte teneur en eau et une faible concentration en agar. De plus, les particules et les ions étrangers qui ont été emprisonnés lors de la formation de l'agar et qui normalement diffusent hors de celui-ci, restent à l'intérieur du colloïde, qui est donc impur. Or, dans ce système de déshydratation qui est relativement coûteux, il est important d'arriver à compenser le coût par la qualité du produit obtenu. C'est la raison pour laquelle, d'ailleurs, la méthode n'est appliquée qu'aux *Gelidium*, *Pterocladia* et *Gelidiella* qui donnent des agars très gélifiants. On note que, dans ce type de procédé, on ne laisse jamais perdre les calories des solutions chaudes ou les frigories des solutions froides : elles sont récupérées sur échangeur pour un nouveau cycle, dans le but, bien entendu, d'abaisser le prix de revient de l'extraction. L'agar que l'on obtient après décongélation et égouttage contient en principe 91 à 92 % d'eau. Pour parvenir à le déshydrater totalement, on opère une évaporation qui exige environ 15 000 kJ/kg d'agar.

Synérèse. Cette méthode est appliquée plus particulièrement au genre *Gracilaria*. La synérèse est la propriété du gel qui tend à se contracter et à exsuder l'eau qu'il contient. On accélère cette évacuation en appliquant une pression. Dans ce cas, la consommation d'énergie est relativement faible, puisque la déshydratation ne nécessite que 8 360 à 9 196 kJ par kg d'agar. Mais la technologie industrielle à mettre en œuvre n'est pas simple.

Dans les ouvrages japonais des années 1960-1970, de nombreuses illustrations montrent comment opéraient les petites entreprises artisanales. Le filtrat F contenant l'agar était refroidi jusqu'à la gélification dans un récipient dont on enlevait ensuite les parois verticales. Sur le couvercle, on disposait alors des pierres en nombre de plus en plus élevé. L'opération durait de 24 à 48 heures. Par la suite, la presse hydraulique, avec une pièce fixe en bas sur laquelle était posé le gel et une pièce mobile au-dessus, a remplacé les pierres et ramené la durée du pressage à 5 ou 6 heures. L'industrie réalise actuellement le procédé en 2 à 3 heures, avec une pièce horizontale appuyant sur le gel qui est coincé en-dessous et au-dessus par des plaques perforées. Il faut naturellement veiller à ce que la pression exercée ne provoque pas l'extrusion du gel à travers les pores des plaques-filtres. On obtient un agar ayant 20 à 25 % d'humidité qu'on finit de déshydrater à l'air ou en évaporation forcée. Récemment, certains fabricants d'agar ont conçu leur propre équipement qui permet le déroulement de la synérèse de façon automatique et en continu sur des quantités importantes et dans des temps relativement courts. Le système conduit à un agar plus pur car beaucoup de substances dissoutes disparaissent avec l'eau expulsée.

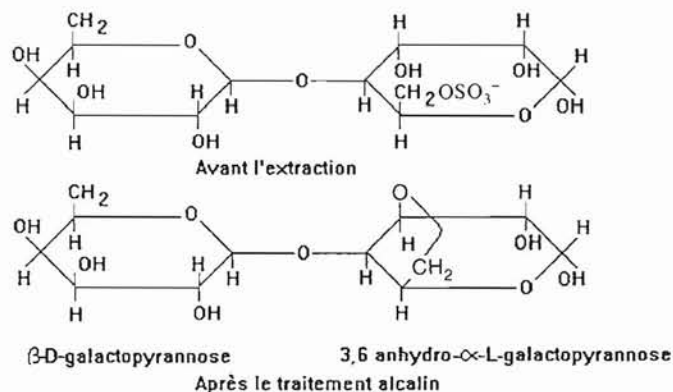
Cas particulier du *Gracilaria* et de *Porphyra* en Asie orientale

Auparavant, les espèces du genre *Gracilaria* et *Porphyra* étaient réputées pour donner des gels mous ou des solutions visqueuses non gélifiantes. Actuellement, on peut les amener à livrer un gel acceptable en faisant subir à l'algue un traitement à chaud fortement alcalin à l'aide d'une solution de soude de 0,025 à 0,5 N selon l'espèce et le lieu d'origine.

Cette opération appelée « hydrolyse alcaline » a pour effet de transformer les fractions α -L-galactopyranose-6-sulfate du deuxième monomère du néoagarobiose en 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose. Dans tout le sud-est asiatique, on fait appel pour l'extraction de ces agars à la fois à la congélation et à la propriété de synérèse. Le magma visqueux résultant de l'hydrolyse alcaline est filtré dans un cylindre maintenant des sacs poreux sous pression. On répand le jus clair ainsi obtenu dans des cuvettes perforées où celui-ci gélifie et commence à perdre par synérèse une partie de son eau. Le gel ainsi consolidé est découpé en paquets de fibres qui sont congelés à -10°C . A la décongélation, souvent accélérée par un arrosage au jet, la plus grande partie du liquide est entraînée ; le reste est éliminé par centrifugation. Les paquets de fibres sont étalés sur des nattes en paille de riz et séchés au soleil. Ce type d'agar possède une force de gel de 200 à 400 g cm^{-2} . Notons qu'on opère de la même manière pour extraire en Chine le β -carraghénane d'*Eucheuma gelatinae*.

Cependant, l'hydrolyse alcaline abaisse aussi le poids moléculaire en fragmentant les chaînes de galactose. Une attention toute particulière doit être apportée à cette baisse, de manière à ce qu'elle ne conduise pas à une dissolution de l'agar dans l'eau froide. Comme on l'a vu plus haut, cet agar serait irrécupérable.

En Corée, 20 % de l'agar est obtenu aussi de cette manière à partir *Porphyra tenera* et *Porphyra yezoensis* récoltés à la fin de la période où les algues ne sont plus consommables. Ce produit, appelé encore porphyrane, se différencie des agars de *Gelidium* et *Gracilaria* par une méthylation sur le premier monomère du néoagarobiose en C_6 et la présence d'un ester sulfurique sur le C_6 du deuxième monomère. L'extraction alcaline transforme ce dernier monomère qui est un α -L-galactopyranose-6-sulfate en un 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose sulfate.



CARACTÉRISTIQUES DE L'USINE D'EXTRACTION

Le fonctionnement d'une usine produisant de l'agar doit prendre en compte quatre éléments fondamentaux :

Disponibilité de l'eau

Plus que pour d'autres phycocolloïdes, la consommation de l'eau est particulièrement élevée, même si elle varie d'une algue à l'autre. Pour limiter cette consommation, on a tenté de travailler avec des concentrations d'agar de 1,3 à 1,6 % à la sortie du processus de filtration; on s'est rendu compte que la congélation et la synérèse s'effectuaient difficilement et conduisaient à un extrait médiocre.

Nécessité d'un laboratoire de contrôle

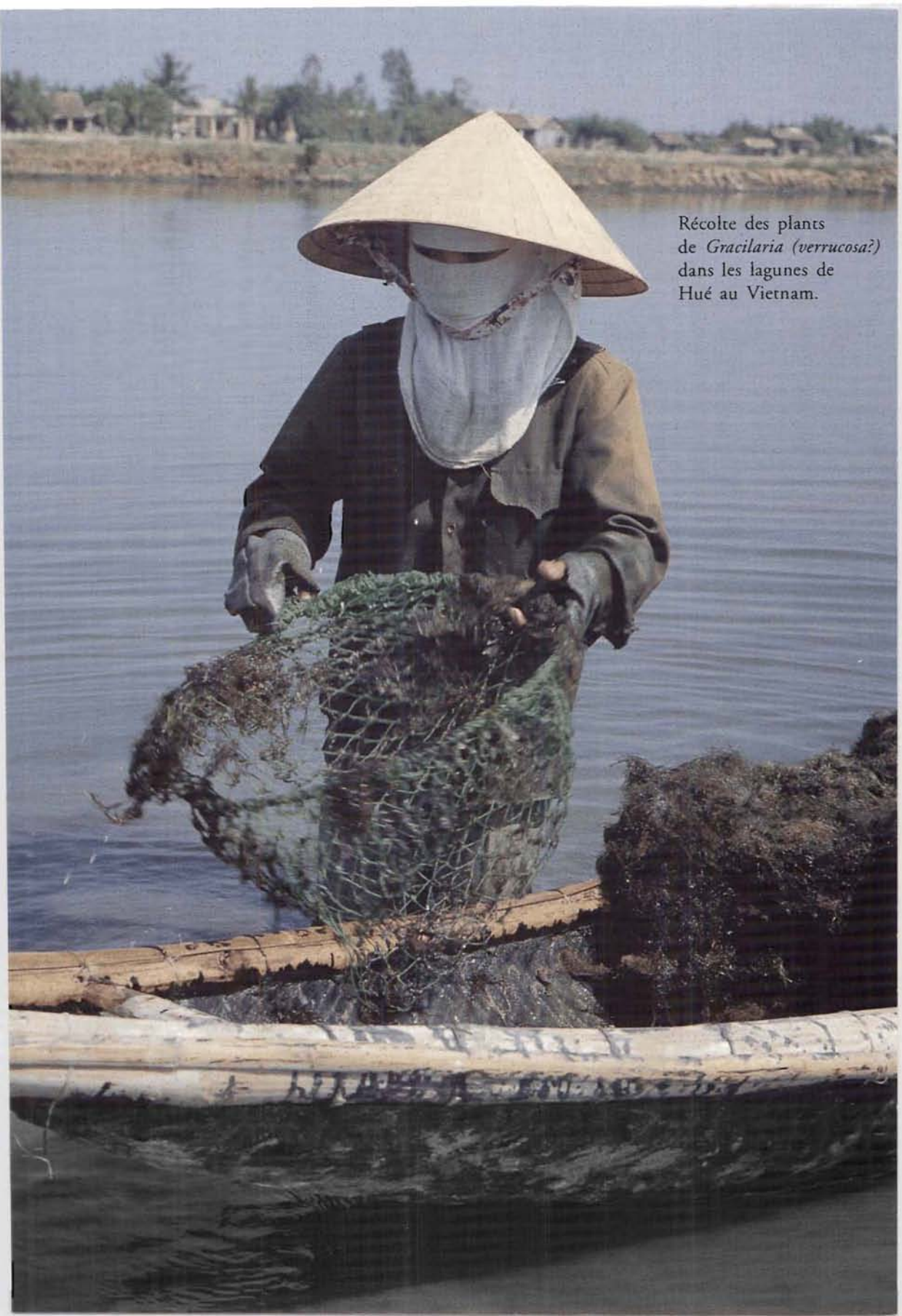
La technique devant s'adapter exactement au type d'algue traité, le fabricant doit être toujours en mesure de contrôler et de modifier sur le champ, s'il y a lieu, le processus en cours. A cet effet, un laboratoire de contrôle correctement équipé est nécessaire. De plus, souvent parce que les données du laboratoire ne sont pas toujours conforme à une application sur une grande échelle, l'usine dispose d'un « dixième ». Le « dixième » permet de déterminer et d'ajuster, sur des prélèvements test de 200 à 300 kg d'algues sèches, les critères qu'il faudra respecter lors du traitement de la grande masse d'algues d'où proviennent ces 200 à 300 kg testés.

Maintien d'une propreté extrême

Que l'on veuille obtenir de l'agar bactériologique ou de l'agar alimentaire, il faut impérativement maintenir les locaux et les machines dans un état de propreté irréprochable. Le nombre de bactéries présentes dans l'agar ne doit pas atteindre 10 000 germes par g, sans *Escherichia coli* et *Salmonella* sp. Le taux de plomb doit être inférieur à $5 \mu\text{g g}^{-1}$, celui de l'arsenic inférieur à $3 \mu\text{g g}^{-1}$.

Locaux de stockage bien conçus

Il est important que les hangars où sont stockées les algues et les pièces où sont regroupés les agars extraits soient séparés. Dans tous les cas, les locaux doivent être secs et propres. L'humidité, favorisant le développement des bactéries dépolymérisantes, entraînerait une dégradation de l'agar, aussi bien dans l'algue qu'une fois extrait, d'autant plus que certaines espèces possèdent des agars (*Gracilaria*) qui ont déjà tendance à se dépolymériser naturellement. A part *Gelidium* et *Pterocladia*, qui sont relativement stables quand la teneur en eau est en-dessous de 20 %, le stockage des autres espèces doit être de courte durée.



Récolte des plants
de *Gracilaria (verrucosa?)*
dans les lagunes de
Hué au Vietnam.



Récolte d'*Eucheuma gelatinae*
à l'île de Hainan, en Chine.

Extraction du carraghénane
à partir de *Eucheuma gelatinae*
à l'île de Hainan en Chine.
On fait appel à la propriété
de synérèse du gel.





▲ Séchage au soleil du carraghénane extrait d'*Eucheuma gelatinae* (île de Hainan, Chine)
après première déshydratation par synérèse.

Préparation du carraghénane semi-raffiné par traitement dans un bain de potasse (île de Hainan, Chine).

▼ Ce carraghénane servira aux préparations d'aliments pour animaux.





▲ Récolte de *Porphyra yezoensis* en Corée du Sud avec la tondeuse à lame horizontale. Celle-ci coupe les frondes qui pendent sous le filet.

Culture des *Porphyra* au Japon. Les coquilles ayant reçu les filaments de *Conchocelis* sont suspendues en grappes dans les bassins. ▼



Vue sous-marine d'un plant de
Macrocystis en Californie (Etats-Unis).

Soutenue par des flotteurs,
l'algue vient s'étaler en surface :
elle peut atteindre 50 à 100 m
de longueur et constitue de
véritables forêts sous-marines.





Culture de *Monostroma* :
au printemps, les collecteurs,
qui serviront à capter les
zygotes de *Monostroma*, sont
disposés dans les aquariums
quand les thalles mâles
et femelles ont libéré
leurs gamètes.

▼ Culture sur filet de *Monostroma* au Japon.





Champ d'*Hizikia fusiforme*
en Corée du Sud
au printemps sur des
cordages porteurs à fleur d'eau.
Les frondes de l'année
sont déjà bien développées.



Thalle de *Chondrus crispus*
dans le milieu naturel.
L'espèce contient un mélange
de carraghénanes
(Kappa et Lambda). ▶



Système de coupe utilisé
pour la récolte de *Macrocystis*.
Pour protéger les peuplements,
le ciseau qui coupe les frondes
est situé à 1,20 m sous la surface.



Récolte mécanisée de
Laminaria digitata sur les
côtes bretonnes (France).
L'appareil est appelé le « scoubidou ».



PROPRIÉTÉS DES AGARS

L'agar possède un certain nombre de caractéristiques qui en font un colloïde tout à fait particulier. Mais la propriété fondamentale réside dans son aptitude à donner spontanément des gels très résistants pour une faible concentration.

GÉLIFICATION

Lorsque l'agar est mélangé à l'eau, la solution obtenue possède dès lors un pouvoir gélifiant. Il suffit de la chauffer à 85-90°C et de la laisser refroidir. Il n'est nullement nécessaire d'ajouter d'autres composants, contrairement à l'acide alginique (qui ne donne des gels qu'avec des cations bivalents ou trivalents ainsi qu'avec des acides), aux carraghénanes (qui ne gélifient qu'en présence de protéines ou de cations tels que K^+ et Ca^{++}) et aux pectines qui ne forment un gel qu'additionnées à des sucres ou des acides.

STRUCTURE DU GEL

Les analyses par diffraction aux rayons X ont permis de vérifier la présence dans le gel d'une multitude de structures hélicoïdales comparables à celles observées chez les carraghénanes (Figure 116). Cependant, à la différence des carraghénanes, ces structures sont lévogyres alors que celles du iota et du kappa carraghénanes sont dextrogyres. De plus, le pas de l'hélice, n'étant pas gêné par les ions esters sulfuriques, est beaucoup plus court que celui des carraghénanes, ce qui conduit à une structure plus compacte. La gélification a lieu en trois étapes.

- Lors du chauffage, les chaînes moléculaires sont dispersées dans la solution par le mouvement brownien.
- Lors du refroidissement, les forces de dispersion cessant, les chaînes tendent à se grouper en double spires lévogyres, de façon à ce que les groupements hydrophobes, c'est-à-dire les ponts oxygène du 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose, se trouvent face à face, tournés vers l'intérieur. Cette disposition constitue le réseau primaire de gélification.
- Profitant du rapprochement, se créent entre les chaînes des liaisons hydrogènes qui consolident l'ensemble. Leur nombre augmente jusqu'à contracter de plus en plus la structure, ce qui tend à chasser l'eau : c'est la synérèse.

Si un agent fixant l'hydrogène est introduit, on empêche la formation des liaisons H ; la solution ne prend pas en gel et devient similaire à la gélatine. La destruction du chélateur permet la réapparition de la gélification. Chez certains agars dont la déshydratation a été poussée, ce qui conduit à un passage par un gel extrême,

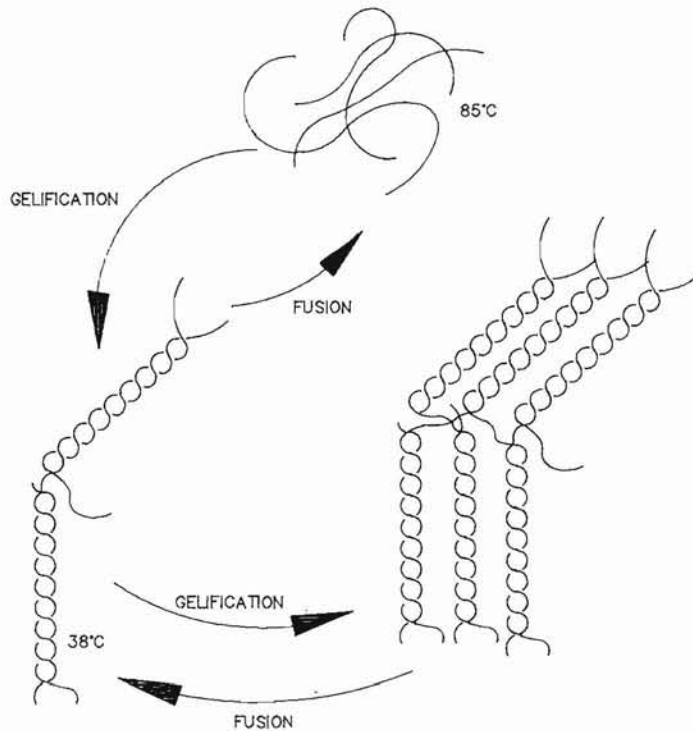


Figure 116. – La gélification chez les agars selon Rees (1969).

Les chaînes moléculaires se groupent par deux et créent un réseau; il n'est besoin d'aucune autre intervention que la baisse de température. Le phénomène est réversible sans modification des propriétés.

les liaisons hydrogènes créées sont devenues si nombreuses et les forces cumulées si importantes qu'elles résistent à la rupture même en chauffant fortement : l'agar est devenu insoluble et inutilisable.

La présence de ces liaisons hydrogènes explique aussi le phénomène d'hystérésis de gélification : le décalage entre la température de liquéfaction (85-90°C) et celle de gélification (32-45°C). Ce caractère est exceptionnel par rapport aux autres colloïdes. Lors de la gélification, les ponts hydrogène se forment et renforcent la structure de telle manière que les chaînes d'agar résistent fortement à la dissociation lorsque la température s'élève : il faudra que le mouvement brownien soit assez violent pour parvenir à dissocier les doubles hélices (Figure 117).

La variation de la viscosité de la solution chauffée révèle aussi un comportement particulier : si l'on détermine la viscosité V_1 à 85°C et qu'on laisse refroidir la solution, on constate qu'en la réchauffant à 85°C, la viscosité à cette température est plus élevée qu'elle ne l'était initialement. Ainsi, la valeur de la viscosité d'une solution d'agar peut dépendre de son passé.

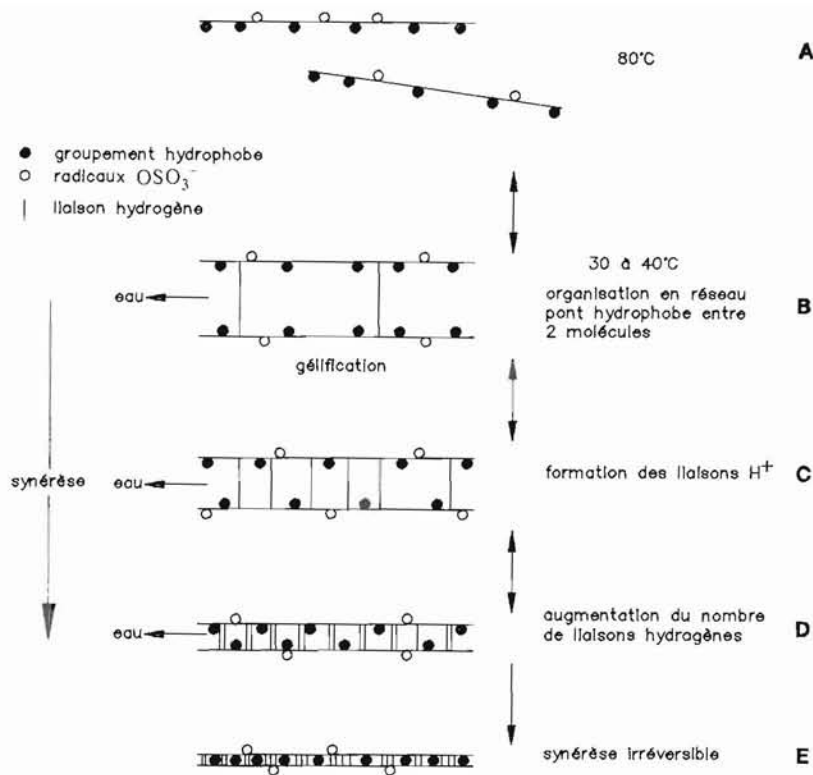


Figure 117. – Fusion, gélification, synérèse irréversible.

Au fur et à mesure que, la température s'abaisse, les molécules du polymère se rapprochent, il y a expulsion de l'eau (synérèse) et formation de ponts hydrogènes. Si la dessiccation est poussée, les ponts hydrogènes deviennent de plus en plus nombreux et, par conséquent, la force de liaison si importante que l'élévation de la température ne parvient plus à les briser : la fusion devient impossible.

MESURE DE LA FORCE DU GEL

La mesure de la force du gel constitue l'élément de contrôle de base dans le commerce de l'agar. Les industriels et leurs clients utilisent en général le procédé de Nikan Sui qui consiste à déterminer la charge pondérale qui rompt en 20 secondes un gel standard à 1,5 %. On dissout 1,5 g d'agar dans 70 cm³ d'eau à 85°C, on agite longuement, puis on ajuste le volume à 100 cm³. On porte le tout à ébullition pendant 30 à 40 mn sous agitation de façon à ce que le gel ne se colle pas aux parois et se dissolve complètement. On ajoute régulièrement de l'eau chaude pour que le niveau ne varie pas, c'est-à-dire pour que la concentration reste à 1,5 %. La solution est versée dans un moule de 3 cm de hauteur. On attend que la température arrive à 20°C pour

que le gel soit stable. Un cylindre de diamètre 1 cm² qui va recevoir des poids est appliqué sur le haut du bloc d'agar. Il existe d'autres méthodes, comme celle faisant appel à une balance Roberval. Toutes ne donnent pas la même valeur. Il est donc important que le fabricant d'agar et ses clients utilisent le même procédé et les mêmes conventions.

Les forces de gel varient de 150 à 1 200 g cm⁻². Une qualité supérieure correspond à des valeurs comprises entre 600 et 900 g cm⁻²; la qualité moyenne entre 400 et 600 g cm⁻²; au-dessous de 350 g cm⁻², on se situe dans le domaine des qualités médiocres. Seuls, les *Gelidium* fournissent, grâce à leur taux élevé d'agarose, un gel dont la force de rupture atteint et dépasse parfois (*Gelidium latifolium*) 1 000 g cm⁻², ce qui correspond à 10 fois la force de gel des autres colloïdes à la même concentration mesurée dans les mêmes conditions.

PROPRIÉTÉS DU GEL

- L'agar conduit à un gel translucide, sans goût et sans odeur. Il peut donc être utilisé pour gélifier les produits alimentaires sans en altérer la couleur et la saveur. Il en rehausse le goût et agit comme un fixateur d'arôme à long terme. L'indice de réfraction peut être augmenté par l'adjonction de sucre (glucose) ou de glycérine, ce qui donne un éclat attirant.
- Le gel d'agar a une excellente réversibilité; on peut le faire fondre et le faire gélifier de façon répétitive sans rien perdre de ses propriétés originales.
- Il supporte un traitement thermique au-dessus de 100°C, ce qui permet une bonne stérilisation.
- Il peut être utilisé dans une large gamme de pH de 5 à 8 et parfois au-delà.
- Une solution à 1,5 % gélifie entre 34 et 38°C, pour l'agar de *Gelidium*, entre 40 et 52°C pour l'agar de *Gracilaria*. La fusion n'a lieu qu'entre 85 et 90°C.

CAS PARTICULIER DE L'AGAR BACTÉRIOLOGIQUE

Une des grandes utilisations de l'agar concerne le domaine bactériologique. On peut dire que la bactériologie doit à l'agar le grand bond qu'elle a fait depuis 1881, date à laquelle Robert Koch, pour la première fois, utilisa ce produit pour solidifier les milieux de culture. L'agar bactériologique est préparé principalement à partir de *Gelidium*, quelquefois à partir de *Pterocladia*; une solution à 1 % est à l'état de gel entre 34 et 38°C, températures qui permettent la culture de bactéries. Par contre, l'extrait obtenu à partir de *Gracilaria* et *Gelidiella* se solidifie à 41-43°C, ce qui est trop élevé pour la vie bactérienne.

Les qualités physicochimiques de cet agar sont l'absence d'inhibiteurs pouvant influencer la croissance bactérienne, une résistance à hydrolyse par les exoenzymes bactériennes, une grande transparence en solution et en gel. En fait, il n'y a pas de caractéristiques universelles de ce type d'agar, chaque laboratoire de bactériologie exigeant le respect de ses propres paramètres. Le produit devra n'avoir aucune réaction

avec les composants du milieu de culture utilisé, peptones, acides aminés, protéines, sucres, pigments, indicateurs colorés ou autres, inhibiteurs, chélateurs, sels minéraux, et ne provoquer aucun changement de couleur ou de pouvoir gélifiant même après la stérilisation.

Ces agars représentent la qualité la plus pure sur le marché mondial. Il existe même un agar dit « bactériologique purifié ». C'est le nec-plus-ultra des agars bactériologiques et son prix est beaucoup plus élevé que celui de l'agar classique. On n'en vend en fait que de petites quantités. On pourrait l'utiliser en électrophorèse ou en immunodiffusion ; mais, pour ces pratiques, on préfère cependant la fraction la plus inerte et la plus neutre : l'agarose.

AGAROSE

Comme nous l'avons vu dans la composition chimique de l'agar ou, plus justement, des agars, l'agarose constitue la fraction qui est la plus pauvre en esters sulfuriques, la plus riche en 3, 6 anhydro- α -L-galactopyranose. Il est très difficile de l'obtenir pure, c'est-à-dire débarrassée à la fois des résidus provenant de l'extraction mais aussi des produits chimiques qui en ont permis l'isolement à partir de l'agar. De nombreuses techniques, environ une quinzaine, ont été mises au point de façon soit à baisser le coût de la purification, soit à éliminer plus précisément avec certitude des impuretés incompatibles avec certaines utilisations.

Parmi les procédés courants, citons l'acétylation basée sur la différence de solubilité des acétates d'agarose et des autres fractions de l'agar dans le chloroforme, la précipitation par une solution d'ammonium quaternaire dans laquelle les polymères pauvres en OSO_3^- restent solubles tandis que ceux plus riches précipitent, la précipitation par le sulfate d'ammonium de la fraction riche en OSO_3^- , la chromatographie, les colonnes échangeuses d'ions, l'électrophorèse sur poudre d'agar.

Il n'est pas rare que, pour aboutir à un produit plus pur, on utilise successivement deux ou trois méthodes. Quatre compagnies dans le monde assurent ce type de production. Seule, l'une d'elles assure en même temps l'extraction de l'agar puis en tire l'agarose. Les autres n'effectuent que la séparation agar-agarose à partir d'agars produits par d'autres usines. Il faut en effet une structure tout à fait particulière pour ce type de travail, structure qui ne concorde pas avec celle conduisant à l'extraction de l'agar. Il est essentiel de posséder un laboratoire de contrôle disposant d'un matériel d'analyses très perfectionné. Des améliorations constantes sont essentielles pour adapter les produits aux utilisations nouvelles en biochimie, ce qui nécessite non seulement l'isolement et la purification de l'agarose, mais aussi des modifications de la structure chimique par la chimie organique de synthèse. Aussi, l'agarose fourni par un producteur de réactifs biochimiques ne correspond pas à l'agarose que l'on peut obtenir directement à partir de l'agar naturel.

L'agarose se définit par :

– ses propriétés physicochimiques : couleur, transparence, humidité, taux de cendres, force de gel, température de fusion, température de gélification ;

-
- sa pureté : réduction au maximum des groupes électro-négatifs de façon à tendre vers un produit neutre; la présence de ces groupes induirait la fixation de substances chargées positivement telles que les protéines ;
 - des caractéristiques liées à l'utilisation que l'on veut en faire lorsqu'il est destiné à un type spécifique d'électrophorèse.

Quoique presque neutre, l'agarose contient quelques radicaux anioniques comme les esters sulfuriques et les pyruvates auxquels sont associés des radicaux hydratés positifs. Quand on applique une différence de potentiel sur le gel d'agarose, les groupements positifs hydratés migrent vers la cathode. Ainsi se crée un courant entraînant les molécules libres. Ce courant est appelé l'électroendosmose ou EED. La pureté de l'agarose est donc assez difficile à définir : elle est, en principe, d'autant plus élevée que l'électroendosmose est faible.

Pourtant, il existe des agaroses présentant une électroendosmose marquée qui sont plus performant que des agaroses à faible électroendosmose dans la séparation de certains radicaux chimiques. En outre, la valeur de l'électroendosmose varie avec les conditions de mesure, selon le pH, les standards de protéines auxquelles on fait appel, le voltage, la réfrigération etc. C'est donc un caractère assez flou, qui implique la nécessité d'un parfait accord entre le producteur et l'utilisateur. L'agarose représente un marché de 650 t.

UTILISATIONS DE L'AGAR

Il y a une vingtaine d'années, l'agar était principalement utilisé comme épaississant des colorants des textiles. Sur ce plan, il a été totalement supplanté par les alginates.

UTILISATION DANS L'INDUSTRIE ALIMENTAIRE

La gamme très étendue des possibilités de l'agar dans l'industrie alimentaire découle de ses caractéristiques particulières de gélification, que l'on ne retrouve dans aucun autre colloïde végétal ou animal. On comprend de ce fait que son prix sur le marché mondial soit supérieur à celui des autres colloïdes.

Du fait que l'agar a été le premier phycocolloïde utilisé, il y a plus de 300 ans, on peut dire, avec le recul, qu'il ne présente aucune toxicité pour l'homme. Les pays les plus exigeants ont accepté son utilisation. Sous le nom de code E 406, il intervient principalement comme gélifiant, mais aussi comme stabilisant pour le contrôle de la viscosité. Les doses habituelles sont inférieures à 1 %. Les études montrent que la digestion de l'agar chez l'homme se fait de façon très imparfaite puisque moins de 10 % sont assimilés. Ainsi, vu sa contribution calorifique limitée, son assimilation réduite et le pourcentage présent dans les aliments, l'agar n'est pas un produit qui

modifie l'apport calorifique des aliments auxquels il est incorporé. Citons de nombreuses utilisations.

- En boulangerie, nappage des gâteaux et glaçages ; mêlé au chocolat, il permet une bonne adhérence de celui-ci sans apparition des cassures.
- En confiserie, préparation des gelées et pour éviter la déshydratation des préparations.
- Dans les desserts du type salade de fruits, où les fruits coupés en petits morceaux sont mélangés à des cubes d'agar sucrés et colorés. L'agar employé dans cette préparation doit supporter la stérilisation sans fondre et sans perdre ses arêtes. Seuls, les agars de certains *Gelidium* peuvent satisfaire à ces conditions.
- Confection de confiture, à la place des pectines qui nécessitent de fortes quantités de sucre pour gélifier ; on obtient ainsi de la gelée d'abricots, de pêches, de pommes, et même de café (2 g d'agar, 4 g de café instantané, 300 ml d'eau + sucre).
- Préparation des yaourts peu acides où l'agar remplace la caséine pour maintenir la consistance.
- Viandes en gelée : morceaux de bœuf en gelée, poulet à la « gélatine », langue de bœuf en gelée.
- Dans les sauces, c'est un stabilisateur et un épaississant, ainsi que dans les boissons alcoolisées.
- Pour les sauces en sachet, il permet la stérilisation sans qu'il y ait perte de viscosité ou de pouvoir gélifiant.
- Pour la protection des plats, additionné à de la glycérine et à du glycol (conservateur), il constitue en haute concentration un gel dur autour des aliments. Les moisissures et les bactéries ne peuvent pas le traverser ni s'y développer en raison de sa faible teneur en eau.
- La fabrication des hosties où l'agar est mélangé à de l'amidon.

UTILISATION DE L'AGAR EN AGRICULTURE

Les semences sont conservées à l'abri des bactéries et des moisissures par un gel d'agar du même type que celui permettant la protection des plats.

La lutte contre les insectes nécessite l'élevage de larves d'insectes qui sont stérilisés ensuite en grand nombre avant d'être libérés. Les mâles stériles prennent auprès des femelles la place des mâles fertiles, et il n'y a pas de reproduction : ainsi freine-t-on l'action de la mouche *Pectinopora glosipeis* qui attaque les plantations de coton. L'agar intervient dans la préparation de la nourriture pour les larves de ces insectes.

Dans les nourrisseries d'orchidées, il constitue le substrat recevant le milieu de culture de méristèmes ou de tissus cellulaires pour la formation de clones. L'agar ne doit absolument pas contenir d'inhibiteur de croissance. Cette utilisation augmente fortement depuis que les cultures cellulaires de méristèmes sont devenues des techniques classiques en agriculture pour produire et multiplier certaines variétés.

UTILISATION DE L'AGAR EN PHARMACIE

L'agar fut d'abord utilisé comme laxatif doux (Molagar). Il intervient en tant qu'excipient dans les préparations pharmaceutiques. Il entre dans la composition de mucoprotecteurs (phosphalugel, gelogastrine, anacidase). De nombreuses solutions de cholestérol sont épaissies et stabilisées avec de l'agar. Il intervient aussi comme émulsifiant dans les pommades, les suppositoires, les liquides chirurgicaux et comme agent de dispersion dans les comprimés. Mélangé à des concentrations d'alcool qui pourraient s'enflammer à l'approche d'une flamme, il évite ce risque. Mélangé à des substances diététiques, il sert de coupe-faim en gonflant dans l'estomac.

UTILISATION DANS LE DOMAINE DES MOULAGES

Le gel d'agar permet un moulage de précision ; aussi l'emploie-t-on en dentisterie, en sculpture et en archéologie. C'est la dentisterie qui en utilise le plus, sous forme de tubes cassables contenant 3 à 4 cc d'agar. Le tube est porté à ébullition pendant 8 à 10 minutes. On le refroidit à 45°C. A ce moment-là, on le casse pour vider son contenu dans une soucoupe qui est retournée rapidement sur la zone dont on désire relever l'empreinte. Il est nécessaire d'attendre sans bouger jusqu'à ce que la pâte se prenne en gel (à 38°C). Cette prise est accélérée par un courant d'eau froide ou tiède qui contourne la soucoupe. Au bout de 3 mn, on retourne d'un coup sec la soucoupe et l'empreinte. Celle-ci est lavée sous un jet d'eau pour que soient éliminées salive et particules alimentaires, puis séchée dans une soufflerie : du plâtre est coulé immédiatement après. Au moyen de l'agar, on peut faire, à partir du premier moule, une série de moules secondaires ayant la même finesse que le premier. Pour avoir un bon relevé d'une carie ouverte sur laquelle, après l'avoir soignée, on souhaite disposer une couronne, on injecte la solution d'agar fluide (50°C) dans la carie à l'aide d'une fine seringue de façon à remplir tous les espaces jusqu'aux bords supérieurs. Lorsque la solution se prend en gel (38-42°C), on renverse au-dessus une soucoupe avec une solution d'agar sur le point de gélifier : les deux structures se soudent : il suffit, lorsque la prise est renforcée, de tirer la soucoupe, les deux structures suivent en une seule pièce.

Le type d'agar utilisé doit pouvoir être préparé rapidement, donner très vite une masse élastique, être doux dans la bouche de façon à ne pas irriter la paroi buccale et la gencive, couler aisément sans pression dans tous les reliefs, fournir une copie très précise, ne pas affecter les qualités du plâtre. Il se compose de 6 à 12 % d'agar dans 75 % d'eau auxquels différents producteurs ajoutent des composants dont la nature et le pourcentage sont tenus secrets. On sait qu'il y a en général des acides gras et des agents émulsifiants tels que la triéthanolamine, du latex, des résines ; certains y incorporent du métaborate de calcium, du sulfate de potassium, du sulfate de magnésium, de l'oxyde de zinc, de la poudre de craie et même des fibres de cellulose.

UTILISATION EN BACTÉRIOLOGIE

C'est l'une des plus remarquables utilisations de l'agar. De très nombreux milieux de culture ont comme substrat de base l'agar. On lui doit la plupart des vaccins. Pour éviter le phénomène de synérèse, on réalise un mélange agar-gélatine dans la proportion 0,75 % et 5 %. L'agar n'étant pas altéré par les bactéries et n'ayant pas d'influence sur elles permet une étude de leur biologie en fonction des substances introduites dans le gel. Un milieu type se compose de :

- agar	15 à 30 g
- NaCl	5 g
- eau	1 000 g
- pectine	10 g
- protéine	50 g

Le milieu est différent pour chaque espèce de bactérie ; mais les principaux sont les milieux :

- glycérine-agar,
- sang-agar (de cheval ou de mouton),
- serum-agar,
- œuf-agar.

L'Institut Pasteur fournit ainsi des milieux prêts à l'emploi dits « précoulés » du type Gélose tryptocaséine au sang de mouton ou Gélose columbia au sang de mouton + ANC. Selon les applications, on utilise aussi bien l'agar extrait des *Gelidium* et *Pterocladia* que celui plus souple provenant de *Gracilaria*.

UTILISATION EN BIOCHIMIE ET BIOTECHNOLOGIE

On fait principalement appel à l'agarose pour la séparation des protéines, principalement dans les laboratoires d'analyses. Des applications industrielles apparaissent aussi en raison des progrès du génie génétique qui produit des substances telles que les interférons, les interleukines, l'insuline qui sont souvent séparés et purifiés sur support d'agarose.

Electrophorèse

Les gels à électroendosmose constituent le milieu approprié pour la séparation des polyélectrolytes d'après leur charge ou leur masse.

- La séparation selon la charge électrique est basée sur la différence de vitesse de migration des substances ayant des charges électriques différentes.

– La séparation d'après la masse ou la taille des molécules dépend de leur aptitude à migrer à travers les pores du gel, les petites se déplaçant plus rapidement que les grosses.

Les applications de cette propriété sont nombreuses :

– *Analyse des liquides biologiques* – Les composants du sérum ont des charges électriques et des masses différentes. L'électrophorèse sur le gel d'agarose est utilisée régulièrement dans les laboratoires d'analyses pour identifier les protéines anormales, la variation des enzymes du sérum, du plasma et autres liquides biologiques.

– *Séparation des combinants de l'ADN et élaboration de la carte génétique* – Ayant des charges électriques égales, les fragments d'ADN se déplacent en fonction de leur taille. En utilisant un gel d'agarose de 0,1 à 2,5 %, on peut atteindre une résolution de 1 pour 900 kilobases. Avec des concentrations de 0,035 %, on peut séparer des particules de la taille des virus. Pour cela, Marine Colloïds propose les agaroses type « Nv sieve » qui sont bien plus performants que les gels de polyacrylamide utilisés habituellement.

– *Récupération des substances isolées* – Une fois les acides nucléiques ou les fragments séparés, la matrice en gélose permet de les récupérer par fusion du gel ; à condition d'avoir choisi un agarose à faible pouvoir gélifiant, fondant à une température inférieure à celle qui dégraderait les nucléotides. Les hydroxyéthylagarose « Seaplaque » ou « Seaprep » conviennent parfaitement à ce type d'action.

– *Conservation des plaques d'électrophorèse* – L'emploi des gels polyacrylamides pour la séparation des petites molécules présente un inconvénient : lorsque l'on veut conserver la matrice avec les substances séparées, on est amené à la sécher. Or, le séchage provoque des cassures gênantes. Pour éviter cela, on ajoute au moment de la formation du gel polyacrylamide un agarose non gélifiant, qui, sans modifier les qualités du gel, permet un séchage sans distorsion : cet agarose appelé « acry aid » simplifie grandement l'identification des gènes par autoradiographies ou fluorographies des matrices. Le « Gel Bond Pag Film » contenant 15 % d'acrylamide et 1 % d'« acry aid » représente dans ce domaine un progrès remarquable.

– *Isoélectrofocusing (IEF)* – L'isoélectrofocusing est un type d'électrophorèse basée sur la variation des charges électriques de biopolymère amphotère autour de leur point isoélectrique. On a utilisé d'abord pour cette pratique des gels polyacrylamides. On préfère actuellement des mélanges d'agarose à EED très faible et de galactomannanes sans charge.

– *Electrophorèse à deux dimensions* – Récemment, a été mis au point un complexe d'agarose permettant l'électrophorèse à deux dimensions. Il se compose de deux agaroses, l'un du type « Isogel » permettant l'isoélectrofocusing sur la première dimension, l'autre du type « sea plaque » pour la seconde dimension.

Immunologie

Les applications de l'agarose en immunologie pour la détection et l'étude du matériel antigénique, particulièrement celui déclenchant des maladies, sont extrêmement nombreuses. Le principe est, en fait, simple : l'antigène peut être défini comme un corps étranger à l'organisme dans lequel il pénètre (exemple : microbes) ou apparaît (cellule anormale). Cette présence provoque de la part de certaines cellules spéciales de l'organisme une réponse immunologique sous forme d'une protéine « anticorps » (généralement une immunoglobuline) qui vient se combiner à l'antigène pour neutraliser l'agressivité de celui-ci. Ces complexes sont en général insolubles.

Si on dispose sur la matrice d'un gel d'agarose, ici l'antigène et là l'anticorps correspondant, les deux diffusent dans le gel. Lorsque l'auréole de diffusion de l'antigène entrera en contact avec celle de l'anticorps, une bande blanche ou grise apparaîtra, résultant de la formation du complexe antigène-anticorps appelé précipitine.

Les gels d'agarose présentent dans ce domaine trois avantages fondamentaux. Ils ont une macroporosité qui convient parfaitement à la migration des grosses molécules que sont les anticorps. Ils sont neutres du point de vue chimique et n'interfèrent ni sur l'antigène, ni sur l'anticorps. Ils sont clairs, ce qui facilite le repérage de la précipitine. On les retrouve de ce fait dans toutes les techniques immunologiques telles l'immunodiffusion radiale, l'immunoélectrophorèse, l'électroimmunodiffusion, la contre électrophorèse. Ils interviennent aussi dans les travaux conduisant à la détection et à l'isolement de cellules productrices d'anticorps dans le cas de l'hémolyse sur gel. Dans ce cas, on fait appel à des gels à faible pouvoir gélifiant, fondant à des températures modérées qui n'altèrent pas les cellules qui y sont incorporées.

Culture des microorganismes

L'agar constitue un substrat de culture approprié à la culture des microorganismes et des cellules. Cependant, même les agars considérés comme typiquement bactériologiques peuvent contenir des proportions infinitésimales de substances inconnues qui perturbent néanmoins le développement des microorganismes et des cellules animales ou végétales. De ce fait, les scientifiques préfèrent utiliser l'agarose, réputé pour son haut degré de pureté et de consistance. Ainsi, lorsque l'on envisage de récupérer les colonies cellulaires ou les microorganismes qui se sont développés sur la préparation gélifiée, on choisit de préférence dans la panoplie des gels les hydroxyméthylagaroses qui fondent à des températures assez basses pour ne pas détériorer la matière vivante. De même, c'est sur de tels substrats que s'effectue la production puis la séparation des hybridomes que l'on obtient par fusion cellulaire pour la production d'anticorps monoclonaux.

Chromatographie d'exclusion (gélifiltration) et chromatographie d'affinité

Les gouttes de gels d'agar de type « Sépharose ou Biogel » accumulées dans une colonne constituent une sorte de tamis à travers lequel les molécules d'un mélange

migrent plus ou moins vite en fonction de leur taille et de celle des pores du gel. Ce type de séparation concerne les grosses molécules de plus de 250 000 daltons, qui nécessitent un milieu très peu réactif sur le plan liant et biologique.

Un autre type de chromatographie fait appel à des agaroses modifiés. L'agarose est traité pour fixer un antigène, un anticorps, une enzyme ou une coenzyme donnée. Lorsque un mélange est versé dans la colonne contenant un tel agarose, ce dernier retient au passage l'antigène, l'anticorps, l'enzyme ou la coenzyme qu'il fixe préférentiellement. Une fois la colonne lavée, la molécule désirée peut être récupérée par élution en changeant la composition, le pH, la force ionique ou la température de la colonne.

L'agarose peut être modifié de telle sorte que la fonction hydrophobe du 3, 6 anhydro- α -L-galactopyranose soit activée. On peut obtenir ainsi une chromatographie basée sur le caractère hydrophobe de l'agar. Pour diminuer la taille des pores de l'agarose, on le combine avec des polyacrylamides : ce type de mélange est vendu sous le nom de «ultragel».

Immobilisation des systèmes biologiques

On trouve dans la littérature de nombreuses descriptions de travaux où l'agarose sous forme de films, de plaques, de perles, sert à maintenir en groupe des cellules ou des enzymes, l'ensemble jouant le rôle de bioconvertisseur d'une substance chimique particulière. Parmi les applications décrites, on peut signaler celle consistant à emprisonner en vue de transplantation chez les patients diabétiques des fragments sélectionnés d'îlot de Langerhans (secrétant l'insuline) dans des capsules de gel d'agarose, à basse température de fusion. La sécrétion des cellules a la possibilité de diffuser de la capsule vers l'organisme du malade de même que les substances nutritives et l'oxygène peuvent franchir la paroi d'agarose pour alimenter les cellules sécrétrices ; par contre, les grosses molécules d'immunoglobulines, qui viendraient détruire l'antigène que représentent ces cellules en capsule, ne peuvent pas pénétrer à travers celle-ci : il n'y a donc pas de phénomène de rejet.

On utilise aussi les capsules et les perles d'agarose pour enfermer du charbon actif et des résines échangeuses d'ions lors d'hémoperfusions pour désintoxiquer les patients dans le cas d'overdose : cette technique, remarquable par son efficacité, est de plus en plus appliquée. Avec le développement du génie biologique, les utilisations de l'agar sont en constante augmentation. Ce produit constitue en effet le support inerte, naturel, modifiable à volonté par intervention chimique qui permettra de l'adapter à telle ou telle application. L'agar et l'agarose sont d'une remarquable stabilité et il n'y a besoin d'aucun réactif pour les conserver indéfiniment. Enfin, ils n'ont pas d'interférences avec les produits auxquels ils peuvent être associés.

Autres utilisations

L'agar est aussi employé dans de nombreux domaines particuliers : lubrification de certaines pièces intervenant dans le traitement du tungstène et du tantale, pré-

paration du graphite, protection de l'aluminium au contact de milieux caustiques, stabilisation de la nitroglycérine, fabrication de pellicules photographiques ultra-sensibles, fabrication de peinture, fabrication de batteries, d'accumulateurs, préparation d'apprêt ou de colle en papeterie.

MARCHÉ MONDIAL

Comme pour les carraghénanes et les alginates, l'agar peut être vendu pur, ou, le plus souvent, en association avec d'autres substances pour parvenir à une viscosité, un gel ou une texture particulière correspondant à une utilisation donnée. Il y a de ce fait de très nombreux types d'agars commerciaux. L'un des composants avec lequel on le mélange souvent pour améliorer son élasticité est la gomme de caroube qui augmente aussi la force de gel de l'agar de *Gelidium* avec un maximum obtenu pour 1,33 % d'agar mélangé à 0,17 % de gomme de caroube (Figure 118).

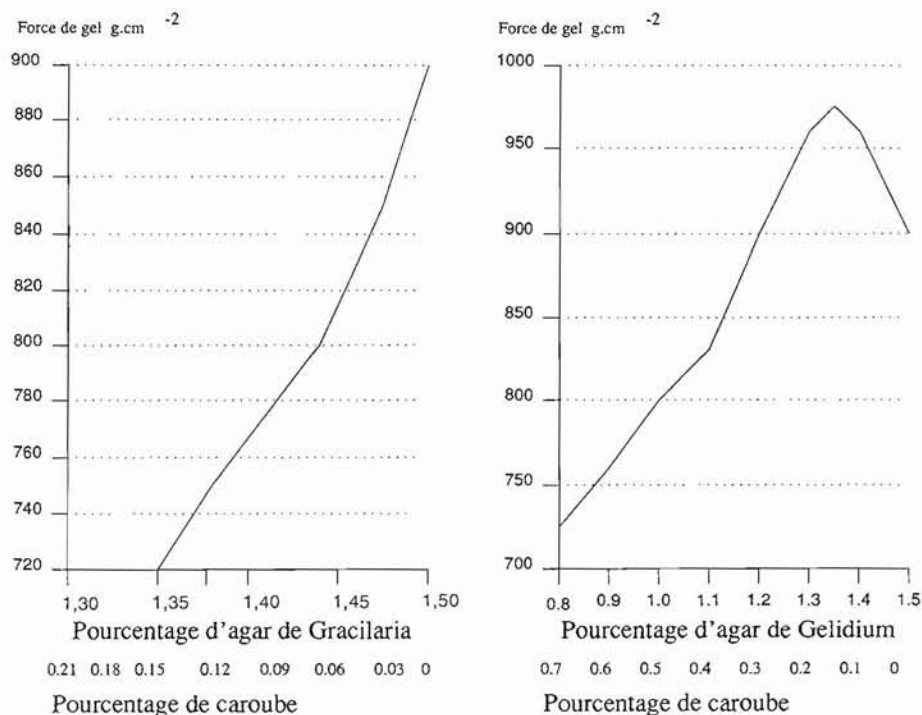


Figure 118. — Variation de la force de gel du complexe agar-caroube selon le pourcentage de caroube qui est ajouté à l'agar.

Le sucre est souvent associé à l'agar de *Gracilaria* dont il améliore les propriétés gélifiantes. Notons que la gomme de caroube a un effet négatif sur l'agar de *Gracilaria* comme le sucre un effet insignifiant sur l'agar de *Gelidium* : les vraies réactions ne peuvent donc être déduites que de l'expérience. La supériorité des grandes compagnies productrices réside dans la connaissance de ce type d'interactions. Dans le commerce de l'alimentaire, il y a une consommation directe d'agar naturel, vendu sous forme de filaments, de carrés ou de pilules obtenus après extraction suivie de congélation, décongélation, essorage et séchage. La méthode de présentation permet à la ménagère de mieux calculer les doses à cuisiner. La consommation en est quotidienne.

Les normes de qualité font généralement référence à celles établies par les commerçants japonais qui dominent depuis près d'un demi siècle le marché de l'agar. Ils distinguent quatre qualités aux caractéristiques résumées au tableau 25.

Tableau 25 – Caractéristiques des différents agars commerciaux.

QUALITE	SPECIALE	1	2	3
Teneur en eau (%)	22	22	22	22
Résistance du gel (g.cm ⁻²)	+ de 600	+ de 350	+ de 250	150
Teneur en protéine (%)	1,5	1,5	2	3
Matières insolubles à chaud (%)	0,5	2	3	4
Cendres max (%) à 550 °C pendant 4 heures	3	4	5	5,5

Le prix de vente varie de 190 F le kg (spécial) à 50 F le kg (qualité 3). L'agar alimentaire représente la plus grande partie de l'agar utilisé dans le monde, environ 88 à 93 %, principalement en Asie. Contrairement aux carraghénanes, la production d'agar s'effectue dans des usines relativement modestes. On en compte 220 dans le monde, dont 170 au Japon. Les deux plus grandes unités ont été construites en Espagne et au Chili avec une capacité de 400 tonnes d'agar par an.

Le commerce de l'agar bactériologique ne représente que 4 à 5 % des 7 530 t produites sur le marché mondial ; mais, les prix de vente sont autrement plus élevés que ceux de l'agar alimentaire car le coût de production de ce type d'agar est plus important ; en outre, le circuit de distribution passe par un certain nombre d'intermédiaires, assurant l'affinement et le conditionnement, qui prennent un bénéfice substantiel. Le kilogramme est négocié entre 190 et 540 F. Pour l'agarose, le produit mis sur le marché doit correspondre à des utilisations définies par les clients ou les chercheurs à la suite de contacts entre la compagnie productrice et l'utilisateur. L'agarose représentait, en 1985, 0,2 % du marché, mais la progression est constante au fur et à mesure du développement des biotechnologies ; le pourcentage est passé à 2 % en 1989, soit 600 t correspondant à une valeur de 120 millions de francs. Les prix de ces différents types d'agarose ne sont pas comparables puisqu'à partir d'une base assez semblable, ils résultent de modifications profondes ou délicates pouvant être très diverses. Il peut varier de 1 000 à 6 000 F le kg. La consommation mondiale s'établit en 1990 comme l'indique le tableau 26.

Avec une consommation de 3 300 t, le Japon constitue à la fois le plus grand producteur et le plus grand consommateur d'agar. Les Etats-Unis arrivent loin der-

Tableau 26 – Quantités d'agar consommées par pays en 1990.

PAYS	Consommation en tonnes
Japon	3 300
Etats-Unis	830
Grande-Bretagne	700
RFA	600
Corée	215
Danemark, Espagne	250
France	100
Italie	150
Argentine	125
Brésil	100
Chili	90
Afrique	100
Océanie	170
Pays de l'Est C.E.I.	400
Divers	400
TOTAL	7 530

rière avec 830 t. La CEE en utilise 1 800, dont 38,8 % pour la Grande-Bretagne et 33,3 % pour l'Allemagne qui n'en produisent pas. La demande en constante progression nécessite le recours à des ressources en agarophytes de plus en plus importantes. Une meilleure gestion des stocks exploitables peut amener une certaine augmentation de la récolte. Mais la plupart des peuplements utilisables sont actuellement connus et il serait illusoire de se baser sur la découverte de nouveaux champs pour espérer élever de façon significative le tonnage de matière première. Le meilleur recours consiste à développer les cultures.

La culture de *Gracilaria* est réalisée dans un certain nombre de pays d'Asie (Taiwan, Vietnam, Thaïlande) et d'Amérique (Chili, Caraïbes). Cependant, selon les soins qui sont apportés à la culture elle-même (respect des conditions optimales pour l'algue, température, densité, disposition par rapport à la lumière) et au conditionnement de la récolte, on aboutit à des qualités fort différentes. Il n'est pas étonnant que certains lots particulièrement détériorés ne trouvent pas preneur. Un effort d'information de la part des compagnies, pour qu'elles précisent la production qu'elles souhaitent et la manière de l'obtenir, pourrait modifier la tendance de certains pays à négliger les conditions élémentaires pour ne retenir que le poids.

Le plus grand déficit concerne les ressources en *Gelidium*. Là aussi, des essais de culture sont tentés en Espagne, au Japon, au Canada. Mais ils n'ont pas donné de résultats significatifs. Les recherches menées par l'Institut Espagnol d'Océanographie sur la possibilité de fixer les thalles de *Gelidium* sur des substrats en PVC qu'on peut ensuite boulonner en mer en une solide structure plaquée au fond semble être la solution d'avenir. Par contre, la culture sur filet telle que celle essayée au Japon sur *Gelidium amansii* achoppe sur le fait que l'espèce a besoin d'un environnement agité qui met à mal les structures de soutien. Il est à peu près certain que la production abondante en culture de cette espèce ou des espèces de *Gelidium* voisines, à un coût acceptable, modifierait fondamentalement le marché de l'agar, des phycocolloïdes et plus généralement celui des colloïdes.

CHAPITRE VIII

LA CULTURE DE *GRACILARIA* *VERRUCOSA* (HUDSON) PAPENFUSS

La phycoculture de *Gracilaria verrucosa* vise quatre débouchés :

- la production de fourrage pour l'aquaculture de poissons et de mollusques,
- la fourniture d'un aliment à destination humaine,
- la fabrication d'un amendement agricole,
- la récolte d'un agarophyte contenant un agar de qualité.

Les pisciculteurs chinois et philippins furent sans doute les premiers à la réaliser en éparpillant des fragments de thalles dans les marais où ils élèvent des poissons herbivores (milkfish). Le développement de l'algue est stimulé par les rejets azotés des animaux et ces derniers se nourrissent de l'algue. Il se crée ainsi une sorte de symbiose. *G. verrucosa* ne s'est imposé comme agarophyte qu'à partir de 1949 lorsque l'agar importé du Japon vint à manquer et à partir du moment où l'on apprit à obtenir un extrait convenable par traitement alcalin. Dès lors, la production devint de plus en plus intensive.

Bien que la technique de culture soit relativement simple, l'objectif à atteindre, c'est-à-dire une biomasse importante contenant un agar de qualité commerciale, se heurte à deux difficultés :

- Le choix de la variété à cultiver, étant données les grandes différences selon les plants employés et une taxonomie confuse qui rendent très difficile une identification des espèces du genre,
- Une contradiction au sein même de l'objectif à atteindre puisque la recherche de la quantité se fait aux dépens de la qualité et réciproquement.

En examinant la biologie de l'algue et les procédés de culture utilisés, nous essaierons de mieux cerner ces difficultés.

L'ALGUE *GRACILARIA VERRUCOSA* (HUDSON) PAPENFUSS

POSITION TAXONOMIQUE

La première description de l'algue date de 1750 sous le nom de *Ceramianthenum* donné par Donati. Hudson (1762) y distingue deux espèces qu'il nomme *Fucus verrucosa* et *Fucus confervoïdes*. En 1830, Greville, réorganisant le genre *Fucus* de Linne (1763), regroupe *Fucus verrucosa* et *F. confervoïdes* dans le nouveau genre *Gracilaria*. Papenfuss (1950) décrit l'espèce sous le binôme *Gracilaria verrucosa* en prenant pour type les échantillons britanniques. Mais, l'algue a une répartition mondiale et, selon les conditions dans lesquelles elle se trouve, elle peut réagir par des modifications de forme ou de métabolisme, si bien qu'il est parfois très difficile de savoir si on se trouve toujours en présence de l'espèce type, d'une forme voisine ou d'une autre espèce. Les systématiciens ont donc tenté de préciser la description du genre *Gracilaria* et de l'espèce *G. verrucosa* en recherchant des critères de différenciation fiables.

Taxonomie basée sur la morphologie

Certains, comme Okamura (1936), Yamada (1941), Kim (1970), Whyte et Englar (1977), se sont intéressés à l'aspect extérieur, au mode de ramification, au degré de constriction des bases, caractères relatifs difficiles à apprécier et éminemment variables selon que l'algue vit dans la zone intertidale abritée ou dans la zone sublittorale exposée (Lindsay et Saunders, 1980).

Taxonomie basée sur l'anatomie

Silva (1952) considère la taille des cellules formant la transition entre la médulla et le cortex pour séparer *G. verrucosa* (évolution graduelle de la taille) de *G. edulis* (Gmelin) Silva, synonyme de *G. lichenoïdes* (L.) Harvey, qui présente une transition brusque, différence tout à fait subjective.

Taxonomie basée sur l'appareil reproducteur mâle.

Dawson (1949) et Ohmi (1958), Yamamoto (1975, 1978) ont pensé trouver le bon critère en prenant en compte la disposition des spermatocystes (Figure 119) selon qu'ils se situent en couches superficielles continues ou dans des cavités profondes (type « *Verrucosa* »), peu profondes (type « *Textorii* »), uniloculaires ou pluriloculaires.

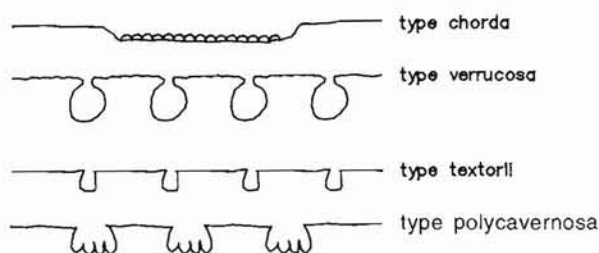


Figure 119. – Groupements de spermatocystes chez *Gracilaria*.

Pour une espèce donnée, le type reste identique, mais on note toute une série d'espèces présentant des cas intermédiaires ; on ne sait alors dans quel groupement les situer.

Bird et Mac Lachlan (1984) font remarquer que si ce caractère paraît constant pour une espèce donnée et s'il ne semble pas y avoir, d'après les tests en laboratoire, possibilité d'hybridation, il existe cependant dans la nature un grand nombre de cas intermédiaires délicats à situer. Les cavités peuvent être plus ou moins profondes jusqu'à placer les spermatocystes au voisinage de la surface du thalle. Elles peuvent être également plus ou moins cloisonnées. Chang et Xia (1976) constatent que, pour les espèces *G. multifurcata* Borg., *G. dentata* J. Ag., *G. henriquesiana* Hariot, *G. corticata* J. Ag., *G. Edulis* Silva, *G. foliifera* (Forsk) Borg., les spermatocystes sont enfermés dans des cryptes subcorticales sans ouverture formant un renflement sur le thalle : ils proposent de regrouper ces espèces dans un nouveau genre : *Polycavernosa*, ce que refuse Papenfuss (1966) en considérant que le critère de séparation avec le genre *Gracilaria* n'est pas suffisamment net.

Force est de reconnaître que la position des spermatocystes n'est pas facile à observer ; ceux-ci sont en effet moins visibles que l'organe femelle. En outre, on ne peut y faire référence lorsqu'on a affaire à des plants stériles ou à des formes chez qui l'organe mâle est inconnu comme pour *G. eucheumoïdes*, *G. sublittoralis* ou *G. cuneifolia*. Enfin, d'après ce critère, comment identifier les *Gracilaria* californiens, semblables entre eux du point de vue morphologique et qui ont cependant des types de spermatocystes différents.

La classification d'après l'aspect de l'organe mâle est si peu pratique que les deux grands spécialistes des Gracilariacées, Kim (1970) et Yamamoto (1978) placent le *G. verrucosa* type (de Grande-Bretagne), l'un dans le groupe « *Verrucosa* », l'autre dans le groupe « *Textorii* ».

Taxonomie basée sur l'organe femelle

D'autres auteurs ont tenté une classification en utilisant l'aspect du cystocarpe. Bodard (1966) et Hoyle (1984) se basent sur le nombre de couches cellulaires formant l'enveloppe péricarpique ainsi que sur l'espace entre cette enveloppe et le gonimoblaste. Dawson (1949) distingue deux types de gonimoblastes :

- pour ceux composés par un ensemble de larges cellules à grandes vacuoles, reliées çà et là au péricarpe par des filaments nutritifs tubulaires, il propose de garder la dénomination *Gracilaria* ;
- pour ceux formés de cellules de petite taille sans filaments nutritifs, il crée le genre *Gracilariopsis*. Cette suggestion n'a pas été retenue.

Kraft (1977) utilise comme argument taxonomique la forme et l'orientation des liaisons entre la base du péricarpe et les tissus végétatifs sous-jacents pour identifier l'espèce *G. millardetii* (Mont.) J. Ag. et *G. corticata* Umaheswara Rao, distinction bien fragile. En fait, l'aspect du gonimoblaste est aussi sujet à controverse. Dès 1926, Sjöstedt montrait qu'il y a une évolution de la structure du cystocarpe avec l'âge, le tissu à petites cellules nutritives s'atrophiant lorsque des filaments prennent le relais pour assurer la nutrition du gonimoblaste.

Taxonomie basée sur le tétrasporocyste

L'observation des tétrasporocystes ne peut non plus constituer un critère significatif. Ils sont en général cruciés, exceptionnellement tétraédriques (Dawson, 1949) ou irréguliers (Yamamoto, 1977). La taille et la forme des tétrades ainsi que l'aspect de la cuticule qui les recouvre (Jones, 1959a) sont trop variables pour être caractéristiques d'une espèce (25 à 46 μm pour *Gracilaria* sensu stricto du sud de l'Angleterre, 15 à 54 μm pour le *G. blodgettii* du Japon, selon Ohmi (1958). La séparation des espèces *G. articulata* Chang et Xia, *G. minor* (Sond.) Durairatnam, *G. salicornia* (C. Ag.) Daws., établie d'après la taille des tétrades repose sur de très faibles indices.

Taxonomie basée sur la composition chimique

Bird *et al.* (1987) suggèrent de s'aider de la pyrolyse pour définir les caractéristiques fines de l'agar des différents *Gracilaria* et d'établir une classification en fonction des résultats. Nous verrons plus loin combien cette méthode serait fallacieuse, étant donné que, pour une même espèce, la composition varie fortement selon les conditions de milieu, l'âge et la potentialité sexuelle des plants (Bird *et al.*, 1982 ; Craigie *et al.*, 1984). Mais, il faut reconnaître qu'il est paradoxal que des plants donnant un composé identique soient dans des groupes différents et que des thalles livrant des composés différents soient dans un même groupe (Stoloff et Silva, 1957).

Le rappel de quelques-unes des controverses et des incertitudes qui rendent très difficile l'identification des différentes espèces et variétés composant le genre *Gracilaria* permet de comprendre le problème taxonomique auquel se heurte la culture. La taxonomie est si confuse que l'on inclut, semble-t-il, sous la dénomination *G. verrucosa*, un certain nombre d'individus n'appartenant pas à cette espèce, tandis que des espèces considérées comme différentes ne sont en fait que des formes de *G. verrucosa*. Ceci expliquerait les fortes variations qualitatives concernant l'agar extrait de plants identifiés comme *G. verrucosa*, et les similitudes avec des plants ne faisant officiellement pas partie de cette espèce. Le fait que Magne (1964), Bird *et al.* (1982) comptent 32 chromosomes dans la phase haploïde du *G. verrucosa* de Grande-Bretagne, alors que Bird *et al.* (1982) trouvent $n = 24$ sur celui d'Italie, de Vancouver et de Nouvelle-Ecosse contribue à accréditer cette hypothèse.

On conçoit le désarroi du cultivateur lorsqu'il doit choisir, pour espérer une récolte abondante et de qualité, les thalles qui lui serviront de boutures. On comprend également pourquoi, lors du symposium sur la culture des algues qui s'est tenu à

Cebu (Philippines) en 1990, tous les participants ont souhaité une révision sérieuse du genre *Gracilaria* d'après des critères simples mais fiables.

MORPHOLOGIE

Le thalle adulte de *Gracilaria verrucosa* type britannique se compose d'une partie prostrée, le disque basal, et de parties érigées, les frondes.

Le disque basal assurant la fixation est formé d'un groupe de cellules péricentriques (Kling, 1978) couvrant sur 4 à 5 niveaux, par divisions transversales ou subdichotomiques, une aire circulaire d'environ 1 à 3 cm de diamètre. Quelques files de cellules à paroi épaisse traversent le disque de haut en bas et viennent renforcer la fixation sur le substrat.

Les frondes cylindriques ou légèrement aplaties, finement atténuées aux extrémités, sont insérées sur le disque basal. De couleur brun-rouge en hiver, plutôt rouge clair l'été, elles mesurent de 10 à 150 cm et portent des ramifications secondaires, tertiaires, quelquefois quaternaires, de même forme, plus ou moins étranglées à leur base.

La croissance en longueur s'effectue par les apex. Si ces derniers sont lésés, d'autres les remplacent aussitôt, permettant ainsi la régénération. Kim (1970) considère qu'il s'agit d'une algue annuelle. Lefèbvre (1986) et Santelices (1989), au vu de la persistance du disque basal et des boutures, pensent qu'il s'agit d'une espèce pérenne.

ANATOMIE

Les coupes transversales et longitudinales permettent de comprendre la structure anatomique du thalle (Figure 120). Le centre est occupé par 4 à 5 files de cellules allongées, de forte taille (150 μm), à grande vacuole repoussant à la périphérie le cytoplasme riche en ribosomes (Kling, 1978). Ce sont les cellules « axillaires » reliées entre elles par de nombreux plasmodesmes. Chaque file compose un axe central qui se termine par une cellule conique à segmentation basipète assurant la croissance longitudinale, « l'initiale ». L'ensemble des axes constitue la médulla.

Chaque cellule axillaire a donné naissance vers l'extérieur à une cellule « péricentrique » qui, par division dichotomique, a généré une ramification latérale. Cette dernière comprend, de l'intérieur vers l'extérieur :

- des cellules polygonales, parfois binucléées (le cortex interne), de 20 à 30 μm de diamètre, constituant deux à trois couches ;
- quatre à cinq strates de cellules sphériques (10 à 15 μm) ou ovales, remplies d'amidon floridéen pendant la période de croissance (le cortex externe), pauvres en vacuoles et à cytoplasme dense ;
- enfin, deux rangées de cellules de petite taille (5 μm), rondes, en palissade, à l'intérieur desquelles des rhodoplastes, peu nombreux, mais de fortes dimensions, révèlent les capacités photosynthétiques.

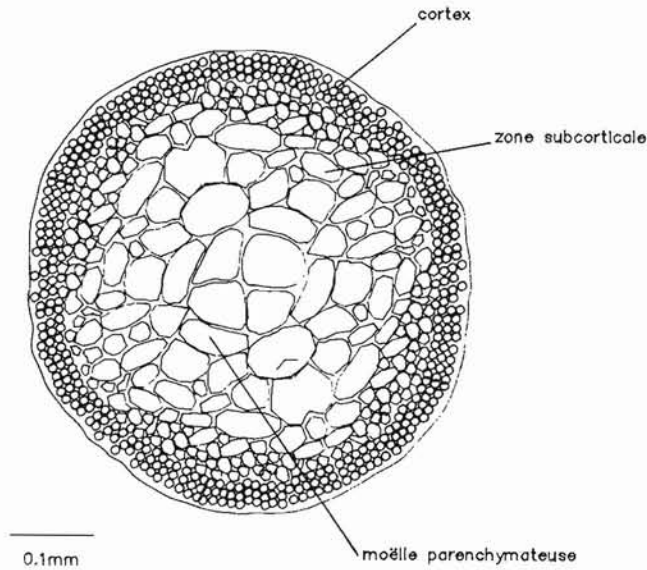


Figure 120. – Coupe transversale chez *Gracilaria verrucosa* (type anglais).

On remarque les grosses cellules axiales. Le nombre de couches de cellules photosynthétiques varie selon l'âge du plant : ce ne peut être un critère systématique.

Dans tous les cas, l'appareil de Golgi est peu abondant ; seuls quelques rares dictyosomes sont observés. Des mitochondries, à crêtes tubulaires apparaissent çà et là. Des vésicules d'origine sans doute golgienne sont abondantes au voisinage du plasmodesme toujours très sinueux.

Chez la plupart des algues rouges, la paroi est composée d'un système à deux phases : une phase cristalline, appelée squelette, constituée de fibrilles, sans doute de nature cellulosique (Young *et al.*, 1958) et une masse amorphe, la matrice extracellulaire, dans laquelle sont noyées les fibrilles. *G. verrucosa* ne fait pas exception ; mais, chez cette espèce, les fibres sont disposées en strates concentriques alternant avec des amas denses provenant de vésicules périplasmiques. Cette organisation est en relation avec la croissance du thalle ; elle détermine l'orientation des fibrilles et l'épaisseur des couches par apposition de couches nouvelles (Dawes *et al.*, 1961 ; Mac Candless *et al.*, 1977).

L'étude au microscope électronique a été réalisée par Christiaen (1986). L'auteur reconnaît cinq zones.

- La zone périplasmique où se construit la paroi par apports, à partir du cytoplasme et à travers le plasmolème, de microfibrilles, d'enzymes et de précurseurs des polysaccharides membranaires, au moyen de nombreuses vésicules.
- La zone interne, composée en grande partie de substance amorphe noyant des amas de fibrilles très serrées, orientées radialement. Des vésicules périplasmiques et leur membrane y sont nettement visibles.

- La zone moyenne, où la phase fibrillaire devient de plus en plus dense. Les fibrilles sont plus tassées et en strates concentriques très serrées entre lesquelles des amas denses dérivés des vésicules périplasmiques sont encore repérables bien que leur membrane originelle soit indiscernable. L'ensemble des strates fibrillaires prend une disposition plissée qui s'accroît avec l'âge.
- La zone externe joue le même rôle que la cuticule des végétaux supérieurs. Elle ne forme pas une strate bien délimitée et est finement granulaire.
- La zone intercellulaire, composée principalement de substances amorphes ; on y observe cependant quelques fibrilles plissées, disposées de façon grossièrement parallèle.

Après l'extraction, on note une élimination de la matrice amorphe et d'une partie du squelette fibrillaire. Ce sont donc elles qui constituent l'agar.

POSITION SYSTÉMATIQUE

L'espèce *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss fait partie du phylum des Rhodophytes, de la classe des Rhodophycées :

- par la présence dans ses plastes, associés à la chlorophylle a, des deux pigments surnuméraires, la phycoyanine et la phycoérythrine, cette dernière dominant et imposant à l'algue la teinte brun rouge. Les chlorophylles b, c et d sont en faible quantité (Lin, 1972) ;
- par l'absence de flagelles sur les éléments reproducteurs.

Elle se situe parmi les algues rouges évoluées, c'est-à-dire dans la classe des Floridés, étant donné les liaisons par plasmodesmes entre les cellules, la synthèse d'amidon extraplastidial (« floridéen »), la division du plastidome en nombreux rhodoplastes, la rétention et le développement du zygote sur le gamétophyte femelle.

Elle appartient à l'ordre des Gigartinales car la reproduction sexuée fait intervenir un rameau carpogonial à trois cellules issu d'une cellule péricentrique qui deviendra cellule auxiliaire, et des filaments nutritifs dans le cystocarpe.

On l'a classée dans la famille des Gracilariacées caractérisées par un cycle de reproduction fondamentalement du type *Polysiphonia* bien qu'on ait signalé de nombreuses anomalies (Van der Meer, 1977). La famille comprend en principe six genres si l'on accepte le transfert du genre *Tylopus* dans la famille des Dicranémacées (comme le suggère Kraft, 1977) et la synonymie *Corallopsis-Gracilaria* (Dawson, 1949). On y a inclus environ 130 espèces dont 100 appartiennent au genre *Gracilaria*.

AIRE DE RÉPARTITION

Distribution géographique

L'espèce *G. verrucosa* présente une distribution cosmopolite (Figure 121). Elle s'établit dans toutes les mers du globe, en raison de son aptitude à supporter de

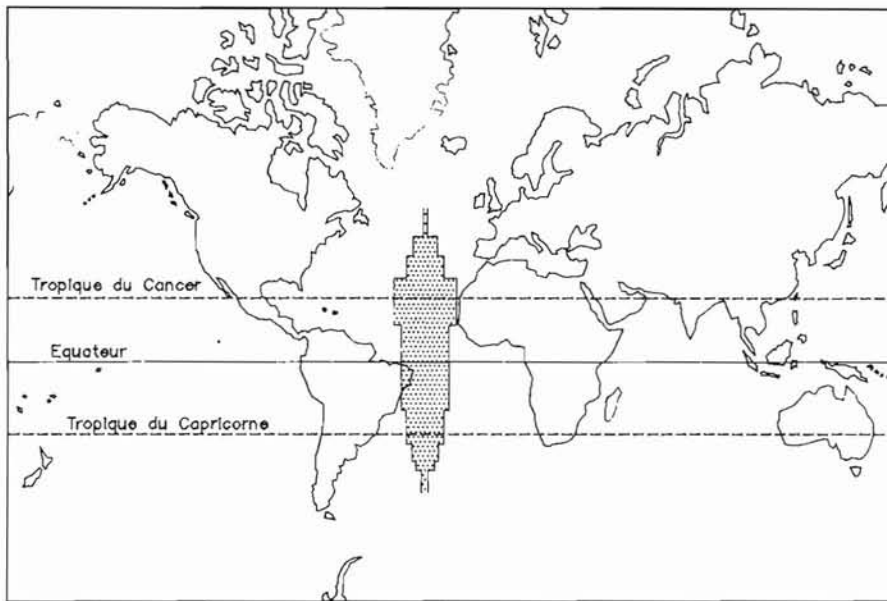


Figure 121. – La répartition mondiale de *Gracilaria verrucosa* entre le 47°N et le 45°S.

Le développement est plus limité dans les aires tempérées froides, mais la qualité de l'agar approche celle de l'agar bactériologique. La zone en grisé concerne l'ensemble des océans et non l'Atlantique seul.

fortes variations des facteurs écologiques, du 60° de latitude nord au 40° de latitude sud (Kling, 1978), depuis les eaux tempérées froides aux eaux tropicales. Chapman (1977) pense qu'elle peut aller jusqu'au 47° de latitude nord et Mayer (1986) jusqu'à 45° de latitude sud.

Sa biologie a été revue récemment par Yamamoto (1978) au Japon, Chang et Xia (1976) en Chine continentale, Shang à Taïwan (1976), Umaheswara Rao (1972) en Inde, Kim (1970), Cable (1974) et Santelices (1989) au Chili, Kraft (1977) en Nouvelle-Zélande, Bodard (1966), Kling (1978), Destombe (1987), Lefebvre (1986), Christiaen (1986) en Europe, Mac Lachlan et Edelstein (1977) en Amérique du Nord.

Répartition bathymétrique

G. verrucosa occupe sur l'estran, dans les cuvettes sableuses ou vaseuses parsemées de rochers, une place où elle est rarement émergée (Lefebvre, 1986). En mer, elle atteint des fonds de 25 m, mais 98 % de la population se situe entre 0,5 et 10 m avec un optimum entre 3 et 4 m (Kim, 1970). Elle ne supporte pas plus d'une heure d'émergence. Dans cette position, il n'y a pas beaucoup de compétitions avec les autres espèces excepté *Agardhiella tenera* (Kim, 1970) et *Sargassum muticum*.

Elle se fixe par son disque basal sur toute sorte de substrats (sable, débris de coquilles, rochers) et même sur le byssus des moules ; elle peut continuer à se développer, enfouie en partie dans le sable. C'est d'ailleurs un moyen de culture que l'on utilise couramment. Elle affectionne aussi bien les chenaux ensablés que les zones marécageuses peu profondes et saumâtres quand la marée ou un courant permet un renouvellement d'eau suffisant (Gayral, 1966). La densité peut varier de 1 à 5 kg m⁻². On a signalé des plants de 3 m de longueur constituant en groupe une biomasse de 12,8 kg m⁻² (Kim, 1970).

CYCLE DE REPRODUCTION SEXUÉE

Le cycle de *G. verrucosa* a été pressenti dès 1925 par Phillips et confirmé par Newton (1931). Il correspond au type II de la classification de Umezaki (1977). Il a été également étudié par Segawa *et al.* (1955). Il s'apparente au cycle type « *Polysiphonia* » (Figure 122) avec trois générations successives : les gamétophytes mâle et femelle, haploïdes ; le carposporophyte, diploïde, porté par le gamétophyte femelle, et le tétrasporophyte diploïde.

Les gamétophytes et les tétrasporophytes sont considérés comme morphologiquement identiques (Bird *et al.*, 1977). On constate cependant que les plants mâles

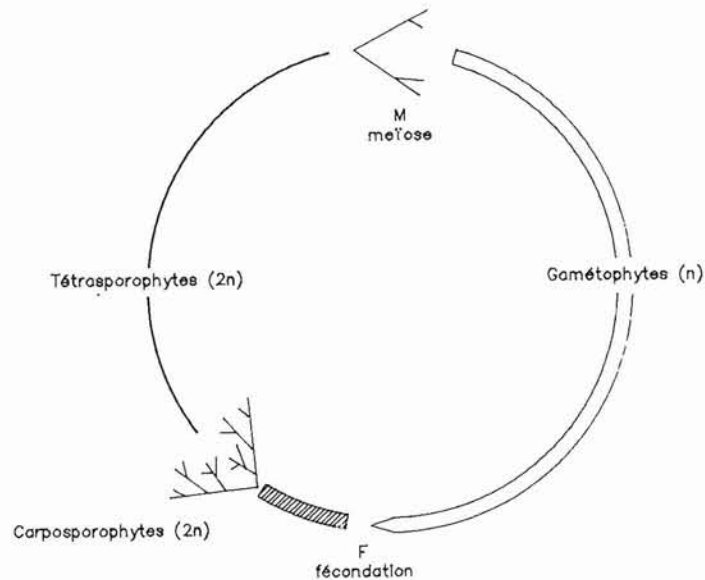


Figure 122. – Cycle de reproduction sexuée de *Gracilaria verrucosa*.

C'est le cycle typique « *Polysiphonia* » trigénétrique haplodiplontique ; mais, on note de nombreuses anomalies au moment de la méiose et de la production des carpospores, ce qui pourrait expliquer le polymorphisme et la large distribution de l'espèce.

sont en général plus courts que les plants femelles. Le cycle est dit trigénétique à deux générations libres isomorphes. Il a pu être obtenu *in vitro* par Ogata *et al.* (1972).

Tétrasporyte

La formation des tétraspores s'effectue sur les nouveaux rameaux dont les extrémités se renflent. Des cellules du cortex interne s'arrondissent, augmentent de taille en accumulant de l'amidon, puis subissent une division méiotique. Les tétraspores sont en général cruciés, rarement tétraédriques, parfois déformés par les pressions internes et groupés en sores épais placés sur des protubérances. Jones (1959) indique que la protubérance n'apparaît qu'au moment de la sporulation et qu'elle est d'autant plus visible que les spores sont volumineuses et le cortex épais, ce qui nécessite une pression d'expulsion plus élevée, d'où le gonflement.

De ce fait, la téraspore est de forme variable. Borgesen (1932) la considère comme « arrondie », Jones (1959) et Kim (1970) comme « ovoïde », Umaheswara Rao (1976) comme « allongée ». Elle mesure entre 20 et 46 μm selon Jones (1959), entre 25 et 27,5 μm selon Trono (1986). L'émission s'effectue par rupture de la cuticule qui se reconstitue immédiatement. D'après Umaheswara Rao (1976), elle serait uniquement diurne.

Dans les conditions naturelles, la téraspore germe sans période de repos. Le disque parenchymateux auquel elle donne naissance en 10 jours (Ogata *et al.*, 1972) peut persister cependant longtemps, jusqu'à ce que les conditions deviennent favorables. Il passe rapidement de 15 à 100 μm par divisions anticlinales et périclinales avec apparition de poils décolorés et rayonnants qui persistent ensuite dans les zones de croissance. (Segawa *et al.*, 1955). Jones (1959) observe que la coalescence des disques basaux augmente de façon sensible la fréquence d'apparition des frondes. La première fronde gamétophytique s'élève du disque au bout d'un mois. Elle atteint 10 mm de longueur 20 jours plus tard.

Gamétophytes

Les gamétophytes mâles et femelles sont morphologiquement semblables même si le processus de croissance paraît quelque peu différent.

Gamétophyte mâle. La formation des spermatocystes est le fait de cellules terminales de courtes ramifications latérales. Ils se situent de ce fait dans des cavités plus ou moins profondes ayant au maximum 51 μm d'ouverture et 43 μm de profondeur (Kim, 1970), ce qui correspond tantôt au type « *Textorii* », tantôt au type « *Verrucosa* » définis par Yamamoto (1975), rarement au type « *Chorda* », bien que cela ait été signalé (Lefèbvre, 1986). Perdant une partie de leurs pigments, ils pâlissent puis libèrent leur contenu cytoplasmique : chaque spermatocyste donne un gamète mâle de 3 à 5 μm de diamètre émis tantôt par un pore, tantôt par simple rupture de la cuticule.

Gamétophyte femelle. A partir d'une cellule péricentrique, qui jouera le rôle d'auxiliaire, se développe l'axe carpogonial à 3 cellules composé de 2 cellules compagnes plurinucléées et du carpogone uninucléé piriforme dont le prolongement (trichogyne) fait saillie à la surface de la fronde.

La spermatie se fixe sur la pointe du trichogyne. Son contenu cytoplasmique progresse au travers de celui-ci et vient féconder le carpogone en combinant ses chromosomes à ceux du gamète femelle pour former un noyau à $2n$ chromosomes.

Anomalies du cycle. Des spores peuvent accidentellement germer dans les tissus du tétrasporophyte en donnant un gamétophyte réduit à l'organe de reproduction mâle ou femelle. Ainsi, des cryptes contenant des spermatocystes ou des cystocarpes ont été observés sur des sporophytes.

Carposporophyte

Le zygote ainsi formé grossit, englobe les deux cellules compagnes et des cellules végétatives adjacentes plurinucléées dont les noyaux dégénèrent. Il finit par englober également la cellule péricentrique à l'origine du rameau carpogonial. *Gracilaria* ne présente pas de cellule auxiliaire bien identifiée (Oliveira, 1968 ; Edelstein *et al.*, 1976) si ce n'est la cellule péricentrale qui pourrait en être l'homologue (Figure 123).

Le cœnocyte obtenu multiplie son noyau à $2n$ chromosomes. Certains des noyaux fils individualisent autour d'eux du cytoplasme et forment des cellules qui participent à l'édification, au-dessus du cœnocyte, d'un tissu à $2n$ chromosomes : le carposporophyte dont les ramifications terminales se désarticulent en cellules à $2n$ chromosomes, les carpospores, ovoïdes de $13-17\ \mu\text{m}$ sur $23-67\ \mu\text{m}$ ou sphériques (diamètre $20-24\ \mu\text{m}$). Pendant qu'a lieu cette évolution, les cellules corticales se multiplient pour former le péricarpe assurant la protection et la nutrition du gonimoblaste ; de même, les tissus végétatifs sous-jacents se développent pour édifier une sorte de pédoncule. L'ensemble constitue le cystocarpe qui apparaît comme une sorte de verrue à la surface du thalle, d'où le nom de « *Verrucosa* » que Hudson a, dès 1762, attribué à l'espèce.

Les cystocarpes se répartissent sur tout le gamétophyte ; ils sont néanmoins plus nombreux dans les parties distales. Leur nombre n'est pas constant ; on peut en compter de quelques uns à plus d'une centaine par fronde. Leur taille varie de $300\ \mu\text{m}$ à $2\ \text{mm}$ de diamètre (Lefèbvre, 1986). Selon Chang *et al.* (1984), le péricarpe des *Gracilaria* chinois a de 115 à $150\ \mu\text{m}$ d'épaisseur, possède 6 à 8 couches de cellules dont 2 très pigmentées à l'extérieur ; au Canada, il est plus large (163 à $218\ \mu\text{m}$) avec 9 à 10 strates ; en Grande-Bretagne, il dépasse $260\ \mu\text{m}$ d'épaisseur (entre 275 et 425) avec plus de 10 couches composées de cellules arrondies au contenu clair.

Yamamoto *et al.* (1978) ne croît pas à cette différence de taille et pense que les observations de Chang *et al.* (1984) ont été réalisées sur des cystocarpes d'âge différent. L'aspect du cystocarpe varie en effet sensiblement avec l'âge. Pendant la première période, l'espace entre l'enveloppe corticale et le tissu gonimoblastique est

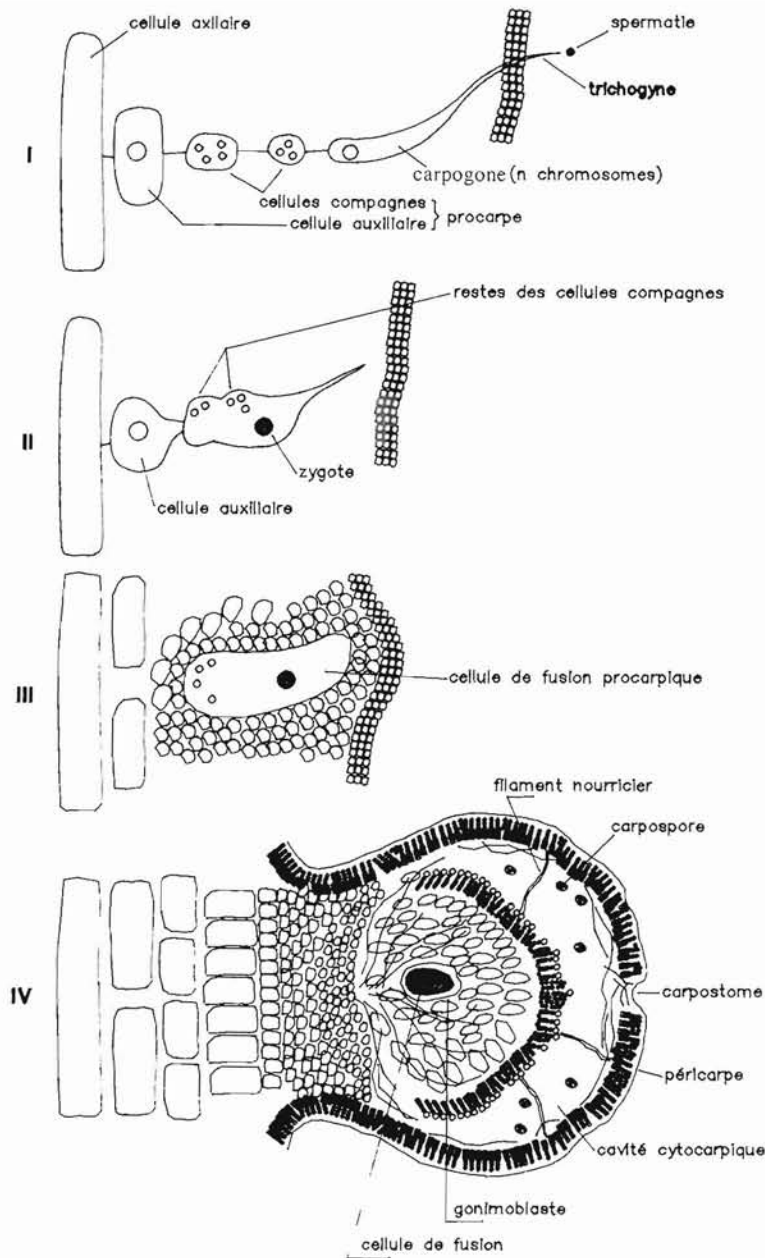


Figure 123. – Cycle de reproduction de *Gracilaria verrucosa* : évolution du procarpe et formation du cystocarpe.

Lorsque le cystocarpe est jeune, l'espace entre le gonimoblaste et le péricarpe est occupé par des cellules nourricières qui cèdent ensuite la place à des filaments.

occupé par des cellules, parfois de grande taille (Papenfuss, 1966), parfois de petite taille (Dawson, 1949), au contenu sombre, riches en réserves. Elles ont pour rôle d'assurer pendant un temps un apport nutritif aux tissus à 2n chromosomes. Progressivement, elles deviennent plus claires, plus arrondies et acquièrent une grande vacuole, ce qui est considéré par Sjöstedt (1926) comme une dégénérescence et une perte de la fonction nutritive puisque beaucoup d'entre elles meurent. L'espace entre la strate corticale et le tissu diploïde se vide mais des filaments, en groupes ou dispersés, partant des lobes du gonimoblaste, établissent alors la liaison entre ce dernier et les parois végétatives ; ils assurent à leur tour la fonction nutritive.

On note également la présence de filaments, à disposition variable, entre le plancher du cystocarpe et les tissus gamétophytiques sous-jacents (Kraft, 1981). Les carpospores mûres s'échappent en glissant à travers le mucilage qui obstrue l'ostiole (carpostome) creusée dans la voûte du péricarpe. Chacune germe exactement comme la spore en constituant par division radiale subdichotomique un disque parenchymateux, ébauche du disque basal qui portera les frondes tétrasporophytiques.

Durée du cycle et sex-ratio

La fertilité est obtenue aisément 4 mois après la germination de la spore ou de la carpospore. Dans les conditions normales, il est en fait plus difficile de garder les plants stériles que de provoquer la fertilité. La durée du cycle se situe entre 8 et 10 mois dans les conditions de laboratoire (Eclairage de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, photopériode de 12 h, milieu SWM3, 20°C). En créant une situation identique, Mac Lachlan et Edelstein (1977) obtiennent le même délai avec *Gracilaria foliifera* (Forsk.) Borg. Il n'y a pas de formation de rameau carpogonial tant que les plants femelles sont séparés des plants mâles, preuve que la présence de frondes mâles est indispensable au développement de l'organe femelle.

En laboratoire, on observe un sex ratio de 50-50, alors que, dans la nature, le nombre de pieds mâles est faible par rapport à celui des gamétophytes femelles et des sporophytes qui sont dominants (60 % du peuplement). On est donc amené à penser que :

- les spermatocystes sont peu visibles et passent inaperçus ;
- ils sont plus fragiles et détruits plus rapidement à l'opposé des sporophytes qui, étant robustes, deviennent relativement plus nombreux en conditions difficiles, notamment près des limites de l'aire de répartition (60 % de la population) et dans la zone intertidale (Hoyle, 1977) ;
- les tétrasporophytes se perpétuent peut-être par apoméiose, comme le supposent Hoyle (1978) et Hansen (1983).

Périodes de fertilité

La fertilité varie selon les conditions climatiques, c'est-à-dire selon les lieux (Figure 124).

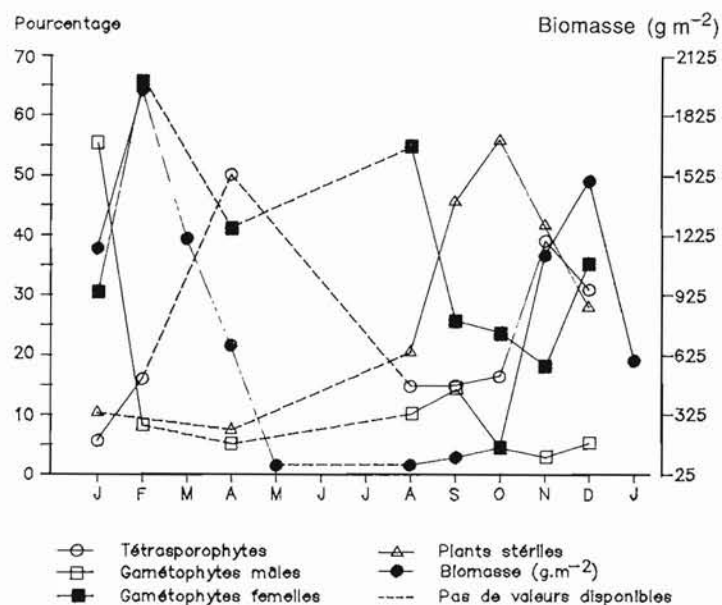


Figure 124. – Structure d'une population de *Gracilaria verrucosa* aux Philippines.

Biomasse, pourcentages de gamétophytes, de sporophytes et de plants stériles. Les rapports sont différents selon les lieux.

Dans les eaux tropicales et équatoriales, on rencontre des échantillons fertiles durant toute l'année (Trono *et al.*, 1976) avec exceptionnellement un pourcentage de gamétophytes plus élevé que celui des sporophytes. Dans les zones tempérées, il y a une nette variation annuelle. Greville (1830) observe un maximum de cystocarpes entre juin et septembre avec, le reste de l'année, la persistance de quelques plants fertiles. Rosenvinge (1931) en signale pendant avril, juillet-août et octobre tandis que les sporocystes sont présents surtout en juin-juillet et les spermatocystes en juillet-août. En Colombie Britannique (Saunders et Lindsay, 1976), les sporophytes sont matures de mai (15 %) à juillet (36 %) ; les spermatocystes sont rares sauf en mai ; le pourcentage de cystocarpes progresse de juin à août.

En France, Feldmann (1954) constate la présence de cystocarpes en janvier, en avril, de juillet à octobre, enfin en décembre. Jones (1959) montre qu'en Grande-Bretagne, il y a une libération d'éléments reproducteurs tout au long de l'année sauf en décembre-janvier pour les tétraspores, février-mars pour les carpospores, décembre pour les spermaties. La variation annuelle révèle un maximum en juin pour la production de gamètes, en août pour les carpospores. La période où il y a le plus faible taux de cystocarpes se situe en avril-mai ; on en trouve de plus en plus de juin à novembre et de moins en moins de décembre à mai. La présence des organes de reproduction ne signifie pas nécessairement qu'il y ait émission d'éléments reproducteurs. La maturation demande dans la nature, selon Jones (1959), 1 à 2 mois. Ainsi, les tétraspores apparaissent dès le début de l'année sur les nouveaux ra-

meaux, mais les premières libérations de spores n'ont lieu qu'à partir de mars. L'émission s'amplifie à mesure que le thalle produit de nouvelles ramifications. En octobre, la plupart des spores ont été émises et les rameaux porteurs sont éliminés par la houle.

D'autres rameaux naissent pendant l'automne ; ils généreront également des tétraspores qui seront libérées en novembre. On remarque que la fertilité élevée a lieu au moment où la croissance est forte. La plupart des thalles sont le plus souvent prolifiques en juin-juillet-août, période calme très favorable à la fixation des cellules reproductrices.

Dans les zones battues, les plants sont souvent en hiver réduits à leur base, ce qui explique l'absence d'éléments reproducteurs dans ces lieux à cette période.

Fonctionnement du cystocarpe

Les travaux de Lefèbvre (1986), *in situ* et en laboratoire, indiquent que les cystocarpes émettent les carpospores de façon asynchrone et progressive de la base vers le sommet. Le fonctionnement, identique pour tous, comporte trois étapes étalées sur trois mois : une phase de « démarrage » (6 jours), une phase de fonctionnement optimal durant laquelle l'émission s'effectue par pulsations suivant les cycles lunaires, et une phase de dégénérescence au cours de laquelle la sporulation se ralentit.

Le passage de l'agitation au calme accélère la libération, de même que l'élévation de la température. Par contre, la chute de la température et notamment l'approche de 0°C arrêtent le fonctionnement du cystocarpe. Ce blocage est réversible au retour de conditions favorables. Lorsque le thalle est volontairement ou accidentellement découpé, les cystocarpes réagissent simultanément selon un processus « d'urgence » par une libération accélérée sans phase de démarrage. De même si, en situation normale, la sédimentation et la fixation demandent quelques heures, en cas de cassures, les carpospores issues des cystocarpes isolés du pied fixé sédimentent plus vite et adhèrent plus rapidement au substrat. Le facteur lumière joue un rôle essentiel tant au niveau de l'émission qui est accélérée que de la sédimentation et de la germination des carpospores.

REGÉNÉRATION

Comme la plupart des Gigartinales, *G. verrucosa* possède une remarquable capacité de créer au niveau des cassures ou des blessures de nouvelles « initiales » qui reconstituent les tissus manquants et assurent la croissance. Cette propriété concerne aussi bien les plants fixés que les fragments détachés et le disque basal. On peut donc sectionner un thalle et espérer la repousse ; on peut aussi utiliser un morceau de thalle comme bouture, celle-ci ayant la possibilité d'édifier une fronde entière. Enterrée sous 10 cm de sable qui empêche toute photosynthèse, la bouture est capable de subsister pendant plus de 90 jours sans augmenter de taille ou de poids et en

utilisant ses propres réserves (Santelices *et al.*, 1984). La repousse n'a lieu que lorsque les mouvements de fond déplacent le sable et découvrent le fragment.

Ces fragments et les disques basaux jouent un rôle aussi important que la reproduction sexuée pour le maintien et l'extension des peuplements (Saunders et Lindsay, 1977 ; Luxton, 1980 ; Santelices *et al.*, 1984), principalement dans les eaux à faible salinité (20-25 ‰) où il n'y a presque pas de gamétogénèse et à la limite de l'aire de répartition où, comme au nord du Japon, il n'y a qu'une partie du cycle sexué (Yamamoto, 1978). Dawes *et al.* (1974) signalent un phénomène identique respectivement pour *Hypnea* et *Eucheuma*.

Lefèbvre (1986) note que les basses températures inhibent l'émergence des frondes mais favorisent le développement du disque qui devient appareil de résistance. Ainsi, durant les hivers rigoureux qui provoquent la destruction des frondes, la base survit et produit des repousses l'année suivante.

CROISSANCE

Elle est assurée par l'apex de l'axe principal et par ceux des ramifications.

Estimation quantitative

Jones (1959) évalue la croissance des *G. verrucosa* de Grande-Bretagne en plongeant les thalles dans un volume connu d'eau de mer et mesure l'augmentation de ce volume. Il constate une faible production entre novembre et avril de l'ordre de 1 % j⁻¹, suivie d'une brusque élévation à partir de mai-juin (2,6 % j⁻¹) et d'une lente diminution en été (1,6 1,9 % j⁻¹) avant la baisse d'octobre (0,5 % j⁻¹) qui correspond à une période de forte « défoliation » (perte de ramifications). Si la forme de la courbe est identique pour les gamétophytes et les tétrasporophytes, ces derniers bénéficient d'une croissance plus rapide. La baisse de production d'automne et d'hiver entraînant une forte réduction de taille est nettement plus marquée pour les gamétophytes femelles que pour les mâles. Jones (1959) attribue cette différence au fait que, par le carpostome au travers du mucilage, pénètrent des agents pathogènes qui accélèrent la dégénérescence des frondes femelles : les pertes deviennent rapidement plus importantes que les synthèses. Il en est de même pour tous les plants lorsque la température est inférieure à 8°C, c'est-à-dire en novembre et en avril. Or, si l'éclairement frôle le minimum en novembre, il atteint 80 % du maximum en avril. Ceci conduit à penser que le facteur limitant est la température et non la luminosité. A chaque élévation de la température correspond une accélération de la croissance. Au-dessous de 8°C, les pertes dépassent la production les gamétophytes femelles se détériorant plus pendant l'hiver, la reprise de croissance est pour eux plus lente : ceci se traduit par un retard de 15 à 30 jours par rapport aux plants mâles et aux tétrasporophytes.

Le taux et l'évolution de la croissance varient selon que les plants vivent dans les zones chaudes sans grande variation saisonnière, dans les marais à renouvellement ou dans les étendues saumâtres. En Israël, Friedlander et Lipkin (1982) signalent une croissance maximale de $6,6 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (poids frais). Doty (1977) avance pour Taïwan $5,6 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ et Edelstein (1977) $8,9 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Expérimentalement, on a pu montrer que *G. verrucosa* était, dans les meilleures conditions, capable de capter 7,3 % de l'énergie solaire, soit 4 % (Hanisak, 1987) de celle apportée par les radiations rouges (Photosynthetically Active Radiations ou PAR). La production théorique optimale pourrait atteindre dans les meilleures conditions $125 \text{ t. ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (poids sec), c'est-à-dire une des plus fortes productions du monde végétal.

Paramètres influençant la production

Le fait que l'algue soit cosmopolite conduit à penser qu'elle est capable de supporter de fortes variations.

Salinité – *G. verrucosa* est euryhaline ; elle accepte des salinités de 15 à 50 ‰. La meilleure croissance est obtenue entre 20 et 35 ‰. (Kling, 1978). Mais, la biomasse la plus importante, résultant des gains et des pertes, correspond aux lieux où la salinité est telle que les plants restent stériles et ne présentent donc pas de dégénérescence de parties fertiles. Ceci advient lorsque la salinité se situe en dessous de 26 ‰ (Trono *et al.*, 1981).

Température – Le développement optimal a été noté dans l'intervalle 20-28°C par Causey *et al.* (1946), entre 25 et 29°C par Bird (1974). Il n'y a pas de différence de croissance entre 20 et 25°C. L'algue est cependant eurytherme puisqu'elle peut vivre entre 4 et 38°C. Mais, en dessous de 8°C, les pertes deviennent supérieures aux gains (Jones, 1959) et le thalle se réduit au disque basal qui ne produira de nouvelles frondes que lorsque la température atteindra une valeur favorable. Il n'y a pas de reproduction sexuée en dessous de 18°C (Kim, 1970).

Eclairement – L'intensité lumineuse ne semble pas être un élément fondamental puisque l'espèce se contente pour survivre d'un éclairage très faible. Ce facteur influe sur la succession des générations, la sporulation (Lefèbvre, 1986), la germination (Bird *et al.*, 1979), la pigmentation, la morphogénèse et le taux de croissance. Sous de trop fortes intensités ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), les frondes se décolorent et la croissance s'arrête ; la valeur optimale serait autour de $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Kim (1970), Edelstein *et al.* (1976) pensent qu'elle se situe plus haut ($220 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en éclairage continu). Mais Kling (1978) démontre qu'un flux photonique de 90 à $108 \text{ W m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ est suffisant pour les germinations tandis que les fragments de thalles acceptent entre 80 et $320 \text{ W m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, l'optimum étant à 160. Le maximum d'efficacité est réalisé pour les radiations bleues et jaunes (Kling, 1978 ; Lefèbvre, 1986).

L'épaisseur de la couche d'eau diminuant l'intensité et la qualité de l'éclairage, le taux de croissance diminue avec la profondeur. En décembre 1968, dans la baie

de Conception au Chili, Kim (1970) obtient un taux de 8 % j^{-1} à 1 m, 5,3 % à 3 m, 2,4 % j^{-1} à 5 m, tandis qu'en mars il note respectivement 3,5 % j^{-1} , 2,2 % j^{-1} , 1,6 % j^{-1} . Les thalles qui parviennent à la plus forte croissance sont ceux fixés entre le niveau des plus basses mers et 50 cm au-dessous, ce qui effectivement correspond aux intensités définies par Edelstein *et al.* (1976), soit 220 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Epiphytisme – A partir de juin, certains plants de *G. verrucosa* portent des épiphytes qui deviennent de plus en plus abondants jusqu'à provoquer un arrêt de croissance et la dégénéscence des thalles. Le phénomène est amplifié dans les marais lorsque le renouvellement est insuffisant. Parmi ces épiphytes, les plus à craindre sont les Ectocarpales, *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp., *Ceramium* sp., *Polysiphonia* sp., les diatomées (Kim, 1970, en a compté plus de 100 espèces), *Cocconeis scutellum* Ehrenberg, *Grammatophora marina* (Lyng.) Kutzing. Les bryozoaires causent aussi des dommages importants : en se fixant sur les frondes qu'ils alourdissent, ils sont la cause de cassures lorsque la mer devient houleuse.

Turbidité – *G. verrucosa* vit de préférence dans les zones sableuses et doit supporter des variations importantes de la turbidité, qui, réduisant l'intensité lumineuse, limitent la photosynthèse. Certains champs implantés près des estuaires de cours d'eau qui charrient beaucoup de limon sont plus fragiles et plus pâles que ceux poussant dans des eaux plus claires (Kim, 1970).

Emersion – Ogata *et al.* (1972), Kim (1970), Lefèbre (1986), Destombe *et al.* (1987) ont porté leur attention sur des peuplements de *G. verrucosa* intertidaux. Lorsque le climat est très humide, l'algue peut survivre une journée entière hors de l'eau ; mais, sous le soleil, elle ne résiste pas plus d'une heure.

Nutrition – L'algue se développant dans des lieux très divers, on n'a pas pu mettre en évidence par les observations naturelles, l'influence des taux de nutriments sur le métabolisme de l'espèce. Jones (1959) signale que, paradoxalement, la plus forte croissance a lieu au moment où le taux d'azote est le plus bas.

UTILISATIONS DE *GRACILARIA VERRUCOSA*

G. verrucosa est employé pour l'agriculture, pour l'alimentation humaine, pour la nourriture animale et pour l'extraction d'agar. En agriculture, il constitue un amendement réalisé, tantôt à partir d'algues fermentées mélangées à la semence de printemps, tantôt à partir de liquide ou de poudre répandu sur les racines ou sur les feuilles.

Les Philippins, Indonésiens, Coréens, Chinois et Japonais consomment *G. verrucosa*, soit frais (sous le nom de « ongonori »), en salade, séché ou en gelée faite avec des frondes réduites en poudre.

L'intérêt pour la pisciculture réside dans la réalisation d'un équilibre entre l'algue rouge qui fournit la matière végétale et les poissons herbivores qui, par leurs rejets azotés, stimulent la croissance de la Rhodophycée. Le pisciculteur doit veiller au maintien de cet équilibre. L'utilisation de l'espèce comme agarophyte date de la guerre nippo-américaine quand l'agar japonais vint à manquer en Occident. Un certain nombre de travaux ont évalué la possibilité d'employer *G. verrucosa* comme biomasse pour la production de méthane (Hanisak, 1980, 1987).

Production de l'agar

Extrait selon le procédé appliqué aux Gélidiales, l'agar de *G. verrucosa* ne présente pas de valeur commerciale, sa force de gel (quand il gélifie) étant très faible. Aussi préfère-t-on appliquer en préliminaire un traitement alcalin à la soude pendant 50 à 70 mn, à 95°C, dans la proportion de 5 t d'algues (poids sec) pour 100 000 l de soude à 3 ou 5 %. L'opération élimine des esters sulfuriques et transforme des unités α -L-galactopyranose en 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose, ce qui accroît la force du gel (Wang et Yang, 1980) sans cependant atteindre celle du polymère extrait des Gélidiales. Ce sont généralement des agars alimentaires et non pharmaceutiques.

Teneur – La teneur en agar varie sensiblement selon la variété de *G. verrucosa* à laquelle on se réfère et, pour une même variété, selon le lieu de prélèvement, la saison, l'état physiologique, l'étape de développement, les conditions de culture, le degré de nettoyage, le mode d'extraction, etc.

Ainsi, Kojima *et al.* (1952) montrent que la présence de calcium associé à la soude augmente la quantité d'agar extraite de 45 à 54 % dont 31,6 % donne une force de gel de 500 g cm⁻². Durairatman et Queroz-Santos (1980) constatent que, sur un même lot, le taux d'agar obtenu après traitement à la soude est voisin de 24 % alors que sans traitement il peut atteindre 42 %. Saunders et Lindsay (1976) observent des teneurs oscillant entre 26 et 35 % pour les algues intertidales, entre 12 à 16 % pour celles de l'étage infralittoral.

De même, les rendements sont différents selon les concentrations en produits chimiques, soude ou acide, les temps d'action, la température que l'on applique. La teneur est aussi modifiée par le taux d'azote du milieu dans lequel vit le thalle. Elle peut baisser de 31 à 23 % en moins de 30 jours lorsque la concentration en azote augmente (Christiaen, 1986). Stadler (1984) explique que la présence d'azote entraîne la production de protéines et de photosynthétates, ce qui provoque l'élévation de la teneur en matière sèche et, par comparaison, une baisse relative de la teneur en agar (cf l'effet « Neish » observé chez *Chondrus crispus*). Hoyle (1984), Christiaen (1986) et Penniman (1983) ne remarquent pas de différence entre les thalles gamétophytique et sporophytique, mais pour Kim et Henriquez (1978), Whyte *et al.* (1981), les rendements des pieds femelles sont plus élevés (26 %) que ceux des sporophytes (20 %). Les teneurs trouvées dans la bibliographie ne peuvent donc être données qu'à titre indicatif. Elles se situent entre :

- 12 et 35,5 % en Colombie Britannique (Saunders et Landsay, 1976),
- 23 et 37 % à Porto Rico (Dias-Piferrer et Perez, 1964),
- 14 et 16,9 % en Israël (Friedlander *et al.*, 1982).
- 38,1 et 42 % au Chili (Tagawa *et al.*, 1963),
- 27 et 31 % en France (Christiaen, 1986).

Qualité – La qualité est liée directement à la constitution de la molécule. Or, celle-ci est, encore plus que la teneur, sujette à des variations. Yaphe (1984) classe les agars de *G. verrucosa* en deux groupes.

- Groupe I : ce sont les moins nombreux, caractérisés par une proportion significative d'agarose neutre avec une faible concentration de radicaux méthoxyl car la température de fusion reste basse. Leur valeur s'approche de celle des agars pharmaceutiques. Certains présentent du 6-0-méthyl-D-galactopyranose à la place du D-galactopyranose (Isumi, 1972) ;
- Groupe II, aux propriétés gélifiantes moins marquées. Sur certaines séquences, des esters sulfuriques et pyruvates, en faible quantité, sont portés par du 6-0-SO₃-L-galactopyranose, du 4-0-SO₃-D-galactopyranose ou du 4-6-0-1 carboxyéthylène-D-galactopyranose. Parfois, on observe (Arasaki *et al.*, 1983) également du 6-0-méthyl-D-galactopyranose, du 4-0-méthyl-3,6 anhydro-L-galactopyranose, du 2-0-méthyl-L-galactopyranose et du xylose, en proportions comparables à celles trouvées chez *G. tikvahiae* et *G. foliifera*.

La teneur en hexose de la molécule est environ de 48 % alors qu'elle est de 65 % chez *Gelidium amansi*, celle en galactose peut aller de 27 à 41 %, celle en méthylgalactose de 2 à 21 %. Bird *et al.* (1987) révèlent par analyse pyrolytique que les parties âgées du thalle diffèrent des zones jeunes par une teneur plus faible en D-galactopyranose et en esters sulfuriques ainsi que par une augmentation des groupements 4-0-méthyl-galactopyranose, ce qui confirme les mesures de Craigie *et al.* (1984).

Il ne semble pas qu'il y ait d'incidence décelable de la ploïdie sur la composition de l'agar. Le pic caractérisant le 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose paraît plus marqué dans la phase à n chromosomes, ce qui pourrait expliquer la légère supériorité de la force de gel.

La qualité de l'agar dépend d'un très grand nombre de facteurs qu'il est difficile de contrôler simultanément, d'où la difficulté d'obtenir un gélifiant aux normes fixes. Le fait d'utiliser constamment la même variété (ce qui est déjà une gageure) ne suffit pas. Le moment et le lieu où est faite la récolte, les conditions de culture, le mode de séchage et d'extraction, l'état physiologique de l'algue, et d'autres éléments plus subtils, influent sur la qualité de l'extrait. Il faut sans doute chercher l'explication de cette variabilité dans les travaux de Christiaen (1986) qui lie étroitement, pour une même algue, la composition et les propriétés momentanées de l'agar à l'activité métabolique de l'instant. Il définit deux situations opposées.

Situation A – Lorsque les conditions sont favorables à la croissance, la cellule synthétise de l'amidon dont une partie sera transformée en précurseurs des polymères matriciels et amenée par des vésicules de transfert dans la paroi à travers le plasm-

lemme en même temps que des enzymes. Ces précurseurs se transforment en polymères à courtes chaînes, c'est-à-dire en un agar peu polymérisé, peu gélifiant. Les enzymes réduisent partiellement les chaînes polysaccharidiques construites lors de la saison précédente ; elles provoquent la fixation de radicaux OSO_3^- , des méthylations et la disparition de 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose. L'ensemble de la paroi devient souple et hydrophile (Figure 125). La perméabilité à l'eau favorise : un courant de

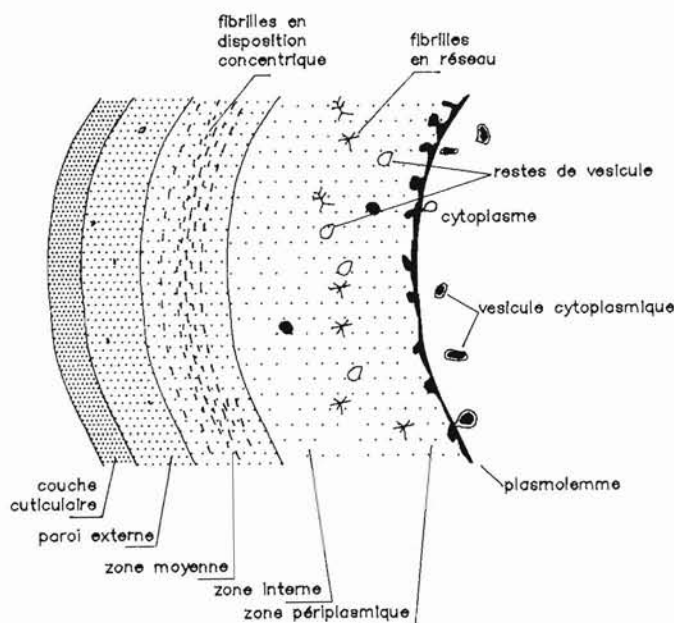


Figure 125. – Structure de la paroi de la cellule de *Gracilaria verrucosa*.

Le schéma a été dessiné d'après une photographie prise au microscope électronique par Christiaen (1978). La cellule peut intervenir sur les propriétés hydriques de sa paroi.

l'extérieur vers l'intérieur apportant les nutriments nécessaires au fonctionnement métabolique qui, de ce fait, s'accélère et un courant de l'intérieur vers l'extérieur pour l'expulsion des déchets.

La souplesse de la paroi facilite en outre le réaménagement cellulaire indispensable, étant donnée la production de nouvelles cellules-filles. Il faut souligner que cette situation, intéressante du point de vue de la synthèse de biomasse, se caractérise par la formation d'un agar sulfaté, pauvre en ponts hydrophobes, donc peu gélifiant et commercialement sans grande valeur.

Situation B – Les conditions extérieures deviennent défavorables car la température et l'éclairage baissent, entraînant un ralentissement du métabolisme. Si le courant d'eau à travers la paroi cellulaire se maintenait, il transmettrait ces conditions à

l'intérieur. La cellule réagit donc par envoi d'enzymes dans la matrice qui, d'une part, détachent les radicaux OSO_3^- et éliminent les méthylations, d'autre part élèvent le nombre de groupements 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose et la polymérisation des chaînes polyholosiques. La paroi devient compacte, rigide, hydrophobe, faisant un écran isolant entre la cellule et le milieu environnant. On peut assimiler cet état à un état de résistance qui se maintiendra tant que les conditions resteront difficiles.

Dans ce cas, la production tissulaire est faible, mais l'agar, très polymérisé, pauvre en radicaux OSO_3^- et riches en ponts hydrophobes, possède une forte capacité de gélification. La paroi polysaccharidique joue donc en quelque sorte le rôle d'une écluse régulant le flot hydrique.

Entre ces deux situations extrêmes, la qualité de l'agar évolue, soit vers le « plus gélifiant et hydrophobe », soit vers le « peu gélifiant et hydrophile » en fonction des teneurs en radicaux sulfate, pyruvate, méthyle ou acétyle et en ponts hydrophobes. Il n'y a donc pas de composition chimique définitivement établie, d'où la variation permanente de la qualité. Même la température de gélification qui, pour la plupart des agars est reconnue comme à peu près constante pour une espèce donnée, varie de 20 % chez *G. verrucosa*.

Ainsi, le cultivateur se trouve face à deux difficultés : la première dans le choix des plants à cultiver, rendu délicat du fait d'une taxonomie confuse ; la seconde dans l'opposition entre les deux intentions, produire le plus possible de biomasse, c'est-à-dire placer l'algue dans la situation A, et obtenir de l'agar de haute qualité, ce qui ne peut advenir que si *Gracilaria* vit dans la situation B où il n'y a pas croissance.

L'extraction alcaline, en contraignant la formation de 3,6 anhydro- α -L-galactopyranose permet de récupérer artificiellement une partie de la force de gel que la situation A a contribué à réduire. La proportion des différents composants de l'agar d'un plant donné dépend des capacités de l'algue à produire les enzymes qui orchestrent la formation de ces composants. Au stade final de l'évolution découlant de la situation A ou B, cette proportion devrait donc être la signature caractéristique de l'espèce. Mais, on ne peut hélas jamais être certain de l'instant où l'évolution a atteint son terme. En outre, la capacité de l'espèce à élaborer ces enzymes varie certainement avec l'âge puisque l'agar des frondes jeunes n'a pas la même composition que celui des axes âgés (Bird *et al.*, 1987). Il semble donc peu probable que l'on puisse se baser sur la constitution de l'agar extrait ou de l'agar analysé par spectrographie infrarouge, RMN ou pyrolyse pour améliorer la taxonomie du genre.

Selon le stock de *G. verrucosa* soumis à l'extraction alcaline, les produits obtenus présentent des forces de gel variant de 100 (très basse qualité) à 900 g cm^{-2} . La température de gélification dépasse en général 38°C et est inférieure à 45°C, celle de fusion se situe entre 75 et 87°C. Le taux moyen de radicaux pyruvates approche 0,16 % du poids sec. La teneur en sulfate oscille largement entre 2 et 5,6 %, celle en anhydrogalactose de 37 à 43 %. Le rapport entre les sucres totaux (S) et l'anhydrogalactose (H) s'exprime par la formule S-H/H : il est de 1,3 à 1,7 %. La teneur en eau doit être inférieure à 18 %.

L'agar commercial extrait de *G. verrucosa* possède en général une teneur en eau inférieure à 18 % et des teneurs en MgO , CaO , SiO_2 respectivement de 0,16 %, 0,46 % et 0,06 %. Il n'atteint pas la qualité des agars pharmaceutiques. On l'utilise

principalement dans l'alimentation pour la protection des plats cuisinés et des produits surgelés, pour la préparation rapide de desserts, dans la fabrication du fromage, dans la nourriture pour animaux domestiques. Dans le domaine médical, il sert de laxatif, d'émulsifiant et de stabilisant. Dans l'industrie, il intervient dans la fabrication des pellicules photographiques et cinématographiques, dans les empreintes dentaires, dans les lubrifiants, dans la tannerie, dans les cires et les vernis.

Utilisation alimentaire

La composition générale chimique de *G. verrucosa* est aussi fluctuante que la taxonomie du genre et la teneur en agar peut être résumée par les quelques données ci-après (Citharel, 1971 ; Kim, 1970 ; Arasaki, 1983).

La teneur en matière sèche varie de 13 à 17 % dans les jeunes rameaux, de 18 à 25 % dans les axes principaux (Christiaen, 1986).

Le taux de protéines est en moyenne de 7 à 8 %, mais il fluctue de 4 % dans un milieu carencé en azote à 14 % dans une eau plus riche. En conditions optimales de culture, on peut même parvenir à un taux de 20 %.

De ce fait, le pourcentage d'azote dans les tissus peut aller de 1,3 à 5,3 %.

La citrulline représente 29,8 % de la teneur totale en acides aminés. On note également une proportion importante en arginine, proline, ornithine et lutéine.

Le pourcentage de glucides a été estimé entre 45 et 58 %. Le taux de cellulose paraît stable à 7,3 %.

La teneur en lipides n'atteint pas 1 %.

Les informations concernant les vitamines ont été rapportées sur le tableau 27.

Tableau 27 – Contenu en vitamines d'une fronde de *G. verrucosa* en France durant le mois de mai.

B 1	0,12 mg kg ⁻¹
B 2	0,20 mg kg ⁻¹
Niacine	4,00 mg kg ⁻¹
C	11 mg kg ⁻¹
B 6	0,11 mg kg ⁻¹
B 12	0,7 µm kg ⁻¹
Acide folique	28 µg kg ⁻¹

Le taux de OSO_3^- est compris entre 2 % et 5,66 %, celui de SiO_2 entre 0,3 % et 0,5 % tandis que la teneur en MgO est proche de 0,60 %.

La combustion totale de 100 g de tissus secs forme 7 g de cendres.

La teneur en chlorophylle a (Liu *et al.*, 1980) évolue selon la saison de 29 mg kg⁻¹ en mars à 200 mg kg⁻¹ en octobre.

La proportion de substances volatiles ne concerne que 0,094 % du poids sec (Katayama, 1962).

Cette composition n'a rien d'exceptionnel pour une algue, teneur en agar mise à part ; cependant, l'algue est consommée dans certains pays d'Extrême-Orient.

PEUPELEMENTS NATURELS ET LA CUEILLETTE

Les grandes ressources en *G. verrucosa* se situent :

- en Asie, le long des côtes pacifiques du Japon et des Philippines, le long des rivages de Java, du Sri Lanka et du sud de l'Inde, dans le golfe du Bengale, autour de Taïwan et de Hong Kong, en Thaïlande, au Vietnam, au Cambodge et en Malaisie ;
- en Afrique sur les rivages du Mozambique et de l'Afrique du Sud ;
- dans le Sud européen (Italie méridionale et adriatique) ;
- en Amérique du Sud, sur la plupart de la côte du Pérou et du Chili, dans le sud de l'Argentine et du Brésil.

L'exploitation est surtout active à Taïwan, aux Philippines et au Chili.

A Taïwan et aux Philippines, la récolte s'effectue à la main dans les marais et sur le littoral où les peuplements offrent de fortes densités ($4,2 \text{ kg m}^{-2}$) et une croissance de $4,70 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Ce pic a lieu de novembre à février lorsque la mer est calme, la salinité élevée et les pluies rares. Le minimum de prélèvement correspond à la période juillet-août lorsque la mousson de sud-ouest provoque fortes vagues, pluies violentes et baisse de salinité. C'est dans ces circonstances que l'espèce *Acanthophora spicifera* devient un compétiteur dominant dans les champs de *Gracilaria* jusqu'à constituer 30 % de la biomasse. La gracilaire n'a pas de reproduction sexuée durant la période de faible salinité : le maintien du peuplement s'effectue uniquement au moyen de régénération à partir des disques basaux et à partir de fragments épaves refixés.

Au Chili, le *Gracilaria* dominant est identifié comme *Gracilaria lemaneiformis* (Bory) Weber Van Bosse par Santelices *et al.* (1979), comme *Gracilaria chilensis* par Bird *et al.* (1987), comme *G. verrucosa* (Hudson) Papenfuss par Tawaga, Kojima et Kono (1963), comme *G. confervoïdes* par le Département de « la Pêche et de la Chasse » (Cable, 1974). Moeller *et al.* (1988) sont plutôt de l'avis de Bird *et al.* (1987). L'exploitation s'effectue principalement autour de Conception, des rivières Lenga et Tubul, de l'île Santa Maria, de l'estuaire de la Maullin jusqu'à l'embouchure du rio Pudeto. Elle occupe plus de 200 pêcheurs et leur famille. La cueillette se pratique à la main avec l'eau à mi-cuisse dans la zone intertidale, en bateau et avec un outil dans la zone subtidale. On utilise trois types d'outils (Figure 126) :

- Un râteau à long manche, le « gancho », casse les frondes 5 à 6 cm au-dessus du disque basal ; il ramène rarement la plante avec le caillou ou la coquille sur laquelle elle est fixée ;
- Le « trebol » ressemble au « scoubidou » des goémoniers bretons : c'est un crochet fixé perpendiculairement à une perche ; le pêcheur le fait pivoter de manière à ce que les algues s'y enlacent. L'outil est sélectif dans la mesure où il ne peut saisir que des frondes de plus de 70 cm de longueur.

– L'« araña » ou « araignée » a l'aspect d'un parapluie renversé et sans toile, avec 12 baleines incurvées vers le centre. Les frondes se coincent entre les dents et sont brisées 8 à 10 cm au-dessus du disque basal. L'outil est tiré sur 50 m, remonté et délesté des frondes prélevées puis remis à l'eau pour un nouveau transect. Un bateau, équipé de 4 « arañas », navigant à 2,2 nœuds, avec 2 hommes travaillant 8 h par jour, parvient à un rendement de 5 t j⁻¹ (poids frais).

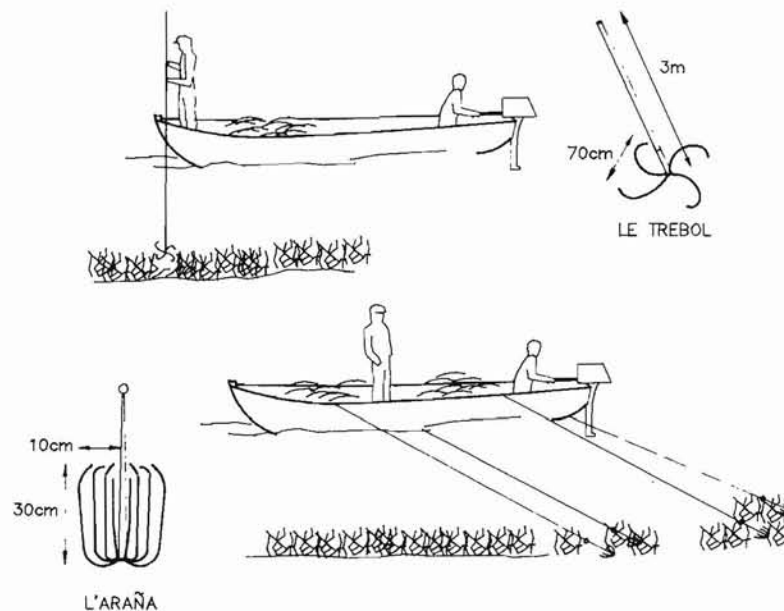


Figure 126. – Cueillette des peuplements sauvages au Chili.

En fait, les deux systèmes employés (trebol et araña) sont de plus en plus abandonnés au profit du râteau et de la plongée en narguilé qui donnent des rendements plus importants et détériorent moins les peuplements.

La biomasse récoltée correspond au tiers de la biomasse totale. Tandis que les pêcheurs s'activent à la cueillette, les femmes et les enfants s'occupent de nettoyer et de sécher les thalles au soleil jusqu'à ce que la teneur en eau s'abaisse à 18 %, ce qui demande approximativement 4 h. Pour ce faire, on étale les algues sur le sol et on les retourne toutes les heures ou on les dépose sur des tamis grillagés suspendus, ce qui permet une meilleure circulation de l'air et ne rend plus obligatoire les retournements (Cable, 1974). Après la mise en balles, la récolte est amenée à la coopérative où un deuxième nettoyage et un séchage plus poussés sont réalisés avant l'expédition vers le port d'exportation. Pour les périodes trop humides durant laquelle le séchage naturel risque de poser problème, des séchoirs à air chaud pulsé sont disponibles mais on essaie de les utiliser le moins possible, en raison du coût énergétique.

Le maintien de la ressource est conditionné par la manière dont les récoltants organisent la cueillette. Ils évitent au maximum de détruire les disques basaux et la

partie souterraine des plants qui régénèrent rapidement des frondes dressées en 15 jours. D'après Santelices *et al.* (1984), un peuplement coupé au niveau le plus bas peut produire 384 g an⁻¹ (poids sec) dont 80 % entre novembre et mars. Le rendement annuel est identique que la récolte ait lieu tous les mois ou tous les deux mois. Saunders et Lindsay (1977) en Colombie Britannique, Luxton (1980) pour la Nouvelle-Zélande, signalent la disparition définitive de peuplements naturels à la suite de la destruction du substrat. Etcheverry Daza (1958) a attiré l'attention sur le fait qu'il y a une très abondante libération de spores et que celle-ci joue également un rôle dans le maintien du stock pour le renouvellement des plants et des disques arrachés. Il conseille de ne récolter qu'après l'émission des éléments reproducteurs.

La récolte maximale a été obtenue au cours des années 1983 et 1984 avec 18 000 t sèches. Depuis ces dates, la production par cueillette plafonne à 10 000 t. La baisse est liée à une diminution des prix et à la surexploitation de certaines zones qui ne donnent plus de bons rendements, ce qui rend les gains moins attrayants. La plus grande partie de ce tonnage est exportée sous forme d'algues brutes sèches, une autre partie sous forme de poudre d'algues « semi-raffinées », c'est-à-dire déjà traitées par une base forte (NaOH). L'ensemble rapporte au Chili près de 4 millions de dollars par an. Enfin, une dernière partie est utilisée sur place pour l'extraction de 1 000 t d'agar dont l'exportation crée une rentrée de 16 millions de dollars par an, soit 4 fois plus que la vente de l'algue séchée. Les objectifs des pays producteurs comme le Chili sont de gérer au mieux la ressource naturelle pour éviter la dégradation des peuplements, la surexploitation, la surproduction et la baisse des cours, d'extraire le maximum d'agar sur place et de développer la culture de façon à réguler la quantité et la qualité.

CULTURE DE *G. VERRUCOSA*

Les premiers essais de culture ont été réalisés à Taïwan, il y a environ 25 ans ; d'abord empirique, la technique a été améliorée au fur et à mesure des acquis scientifiques. Le Chili s'est lancé dans cette voie vers 1983 ; il produit actuellement 1 200 t de *G. verrucosa* cultivées et envisage de parvenir à 4 000 t avec 420 concessions accordées représentant 2 700 hectares. D'autres pays feront sans doute de même car de nombreuses expériences sont en cours.

ENSEMENCEMENT A PARTIR DE BOUTURES

Culture à Taïwan, Vietnam et Chine

La culture est réalisée en dispersant des fragments de *G. verrucosa* dans des marais en communication avec la mer par un système de vannage, ou creusés directement dans la zone intertidale.

Type de marais – Chaque marais couvre en moyenne un hectare. Il est nécessairement relié à la mer et à une arrivée d'eau douce, ce qui permet de maintenir la salinité autour de la valeur optimale : 25 ‰. Si celle-ci monte au-dessus de 37 ‰ ou baisse en dessous de 8 ‰ pendant plus de 4 jours, la croissance diminue fortement et l'algue se décolore de manière irréversible. Le cultivateur ajoute ainsi, selon le cas, plus d'eau de mer après les pluies, plus d'eau douce pendant les fortes chaleurs. La profondeur est de 50 à 150 cm ; le fond doit se situer à une dizaine de centimètres au-dessous du niveau de la mer à marée basse. Le renouvellement de l'eau en sera plus aisé. Le substrat est en principe sableux. L'algue préfère le sable fin (diamètre 3,9 mm) au sable très fin (moins de 2 mm) et à la vase qui sont plus facilement remis en suspension par l'agitation, élèvent la turbidité et, en se redéposant, recouvrent les frondes. Si la surface du marais dépasse l'hectare, il est indispensable d'installer autour une palissade de bambou en protection contre le vent sinon celui-ci parviendrait à provoquer des courants et des vagues qui déplaceraient et grouperaient les algues en tas ; avec pour conséquence la diminution de la croissance par effet d'ombrage et, à la longue, l'apparition de fermentations. Dans certains lieux particulièrement ventés, le marais est même cloisonné par des filets disposés verticalement.

Lorsque les courants du reflux risquent d'entraîner les plants, un filet à mailles de 15 cm est tendu en aval du marais : il retient les algues emportées. Le pH doit être maintenu légèrement alcalin (entre 8 et 9) au moyen des changements d'eau. S'il est supérieur à 9, l'algue n'a plus la possibilité d'utiliser le carbone qu'elle assimile uniquement sous forme de bicarbonate (Hanisak, 1987). Avant l'utilisation, le marais est mis à sec et séché plusieurs jours au soleil de manière à détruire toutes les algues commensales et leurs éléments reproducteurs. La remise en eau provoquera en outre une libération fertilisante d'azote inorganique.

Semence – Le fermier sélectionne un stock de *G. verrucosa* dont l'élasticité, la couleur sombre et la ramification témoignent du bon état. Il découpe les plants en boutures de 20 à 30 cm. Le transport sur le site de culture a lieu au petit matin de façon à éviter l'exposition au soleil. Pour empêcher un début de déshydratation, les boutures sont recouvertes de sacs de toile préalablement trempés dans l'eau de mer. Pour les transports sur de grandes distances, on mouille fréquemment les sacs avec de l'eau de mer enrichie.

Les boutures sont dispersées de façon uniforme à raison de 4 000 à 5 000 kg à l'hectare, rarement plus, ce qui correspond à une densité de 0,4 à 0,5 kg m⁻². Dans certains cas, on les emmaillote dans un fin filet plombé pour que le courant ne puisse les entraîner.

Gestion de la croissance – Le renouvellement de l'eau permet de maintenir le marais au voisinage des conditions optimales de croissance de l'algue. Si la luminosité est trop élevée, la température trop basse ou trop haute, le vent trop influant, le niveau d'eau est porté à 60 ou 80 cm. Si le pH ou la salinité s'éloigne de l'optimum respectif, le changement d'eau doit devenir plus fréquent. En général, il a lieu 2 à 3 fois par jour et concerne 50 à 70 % du volume (Shang, 1976). La strate d'eau au-dessus des

algues ne doit pas être inférieure à 30 cm entre mars et juin, 80 cm de juillet à octobre sous peine d'une destruction des pigments chlorophylliens par les radiations ultra-violettes auxquelles *G. verrucosa* est particulièrement sensible (Hanisak, 1987). La photosynthèse est inhibée par des éclaircissements supérieurs à $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Ryther *et al.*, 1975). Le métabolisme est accéléré par l'adjonction de fertilisants soit organiques (3 kg ha^{-1} d'urée ou 160 à 180 kg ha^{-1} de fumier de porcs) ou inorganiques (nitrate d'ammonium). L'apport ne doit pas dépasser $1 \mu\text{M}$ de N sous peine de favoriser les autres algues (Deboer, 1981).

Epiphytes et algues commensales – Il n'est pas rare que les algues commensales et les épiphytes, parmi lesquels, *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp., *Chaetomorpha* sp., *Cladophora* sp., *Ectocarpus* sp., *Elachista* sp., *Polysiphonia* sp., *Ceramium* sp. et les diatomées envahissent le marais et les boutures, réduisant la lumière et absorbant rapidement les sels nutritifs. L'apport d'engrais en permanence tend à aggraver ce phénomène. Souvent, soulevées par l'oxygène issu de leur propre photosynthèse, ces espèces viennent flotter à la surface où elles se décolorent et meurent ; puis, elles se déposent sur le fond parmi les plants de *Gracilaria* et sont à l'origine de fermentations anaérobies parfois létales pour tout le marais. Le cultivateur doit impérativement les enlever au râteau ou à la main tant qu'elles sont flottantes.

La lutte contre ces « mauvaises herbes » est particulièrement difficile. On choisit d'apporter les engrais par période, la gracilaire étant capable, comme *Chondrus crispus*, de se constituer une réserve d'azote avec laquelle elle peut maintenir une forte croissance pendant 6 à 7 jours. Le deuxième moyen pour réduire les épiphytes consiste à travailler avec une forte densité de thalles au m^2 (2 à 3 kg). Enfin, on fait appel aux brouteurs qui préfèrent les frondes tendres des épiphytes à la fronde plus dure de *G. verrucosa*. Parmi ces animaux, les poissons *Chamos chamos*, *Fundulus heteroclitus* et *Tilapia* sp. sont les plus fréquemment utilisés pour la destruction des chlorophycées et de cyanobactéries. Il faut évidemment les enlever au moment où, ayant éliminé les épiphytes, ils risqueraient de s'attaquer aux jeunes ramifications de *Gracilaria*.

Récolte – La première récolte peut être réalisée 2 à 3 mois après l'ensemencement, les suivantes, tous les 20 à 40 jours de juin à novembre. La fréquence est dictée par la croissance de l'algue, (c'est-à-dire la biomasse), la saison et également le prix de vente sur le marché (Chiang, 1980). Les rendements sont très variables selon les lieux, la fréquence du renouvellement, l'apport d'engrais, la gestion du marais. La croissance peut aller de 11 à 66 et même 82 % par semaine (Yang, 1982), soit $5,6 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. (Doty, 1977). Tripet *et al.* (1981) se fondent sur $30 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (poids sec). Shang (1976) montre qu'on peut parvenir à 100 t avec 10 renouvellements par jour, mais qu'en général, la marée ne permettant que 1 à 2 renouvellements quotidiens, on obtient entre 11 et $27 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (poids sec). Le facteur limitant est, d'après Bird (1987), le rapport $\text{CO}_2/\text{CO}_3\text{H}^-$. La production annuelle totale de Taiwan (poids sec) s'élève depuis 1981 à 13000 t (Trono, 1988).

Conditionnement – La récolte est soigneusement lavée dans l'eau même du marais pour enlever la boue, les sables, les larves de poissons ou de mollusques, les coquil-

lages. On élimine les épiphytes à la main. Puis, on étale les plants soit à même le sol, soit sur un lit de bambous, soit sur un treillis horizontal, jusqu'à ce que la teneur en eau soit réduite à 18-20 %. On les retourne fréquemment pour obtenir un séchage homogène. Le rapport entre le poids sec net et le poids frais brut est de 1/10 (10 kg frais donnent 1 kg sec). Les algues destinées à l'exportation doivent contenir moins de 18 % d'épiphytes, moins de 20 % d'eau, moins de 1 % de sable et vase, moins de 1 % de coquillages. L'agar extrait est de qualité moyenne puisque la force de gel varie de 150 à 400 g cm⁻². Près de 1 000 t sont traitées à la soude et envoyées au Japon à 2 000 \$ la tonne, le reste est simplement expédié séché à 300 \$ la tonne.

Une grande partie de la récolte (11 000 t) est utilisée pour la nourriture des ormeaux (*Haliotis*). Depuis 1985, la culture de *G. verrucosa* est associée à la production de crevettes (*Penaeus monodon*), de crabes (*Scylla serrata*) et de poissons (*Chamos* sp.). L'ensemencement d'un hectare demande 5 t (poids frais) de *Gracilaria*, 10 000 jeunes crabes, 10 000 larves de crevettes, 50 000 larves de poissons. Des poissons broyés et des escargots écrasés servent à alimenter les crabes. Les prélèvements sont réalisés tous les 3 mois pour les crabes, tous les 5 à 6 mois pour les crevettes. Le taux de survie atteint 80 % pour les premiers, 80 à 90 % pour les secondes. Le profit de cette polyculture est trois fois supérieur à celui de la monoculture.

Culture au Chili

Soutenu par le Fond de développement productif de la CORFO, le Chili s'est lancé résolument depuis 1981 dans la culture des algues. Sur les 10 000 t (poids sec) obtenues en 1990, plus de 1 000 tonnes de *G. verrucosa*, dénommé « pelillo » par les riverains, proviennent de « plantation » de boutures (Figure 127). *Gracilaria* sp. se développe sur un substrat composé de 60 % de sable, de 30 % de vase et de 10 % de matières organiques. L'opération consiste à enterrer une partie de l'algue dans le sable à une profondeur de 10 à 15 cm (Santelices *et al.*, 1984). On peut la réaliser avec une longue fourche ou à l'aide d'une bêche dans des zones peu profondes et dans la partie inférieure de l'étage intertidal, au moyen d'un boudin en plastique alourdi quand la profondeur dépasse 2 m.

Zone peu profonde ou émergente – Lorsqu'on utilise la fourche, le fragment d'algue est étalé sur le sable entre les deux dents de la fourche qui sert à l'enfoncer dans le sédiment. Avec la bêche, on creuse une excavation de 10 cm de profondeur et 15 cm de diamètre sur le fond de laquelle la base de la bouture est placée puis enterrée. Santelices et Fonk (1979) ont établi que la meilleure croissance est obtenue lorsque les plants sont espacés de 40 cm. La bêche mesurant précisément 40 cm de longueur permet de déterminer cette distance.

Zone profonde – Lorsque les fonds dépassent 3 m, on a recours à l'un des trois types de procédés suivants :

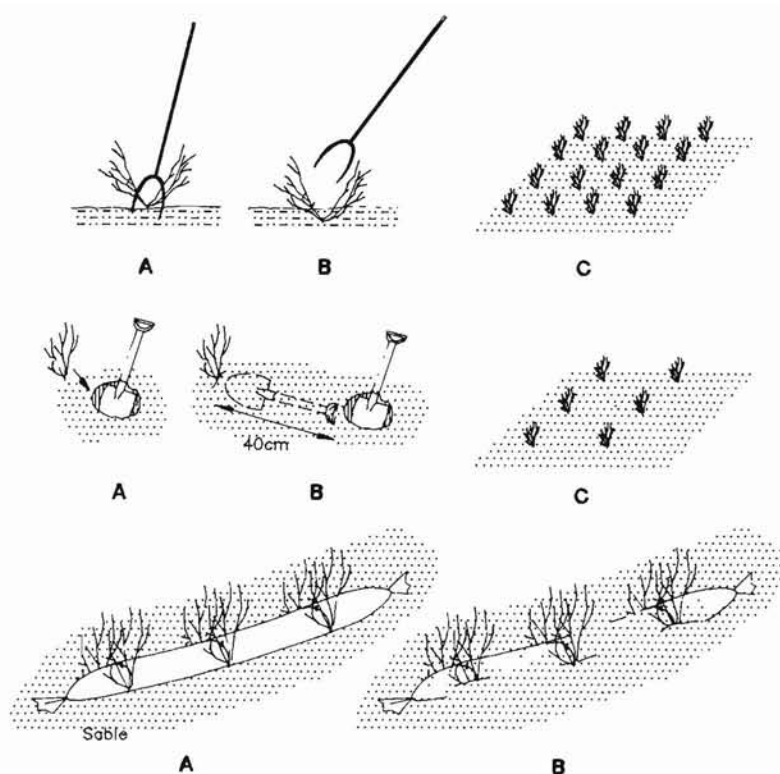


Figure 127. – Les procédés de culture au Chili

- en haut, les boutures sont enfoncées dans le sable avec une fourche ;
- en deuxième ligne, les boutures sont en partie enterrées à l'aide d'une bêche ;
- en bas, le système utilisé dans les zones profondes : les boutures sont fixées sur un boudin rempli de sable tamisé ; de nombreux champs sont créés de cette manière.

Le procédé de la « fourchette » – Cette méthode s'apparente à celle de la fourche décrite plus haut. Dans ce cas, le long manche est remplacé par une courte poignée que le plongeur sous-marin tient bien en main et avec laquelle il enfonce la touffe d'algue dans le sable (Westermeyer *et al.*, 1988).

Le procédé du « boudin de sable » – Le plus souvent, on fait appel au « boudin de sable ». A partir d'une gaine souple et légère en polyéthylène (1 kg pour 100 m), on confectionne des morceaux de 90 à 100 cm de longueur. On ferme une extrémité par un cordon et on remplit avec du sable tamisé la chaussette ainsi obtenue. Puis, on étrangle l'autre extrémité avec un fil (Pizarro et Barrales, 1986). Si le fond est principalement formé de sable, on travaille avec une gaine de 4 cm de diamètre ; s'il est plutôt vaseux, on préfère un diamètre plus important qui évitera l'enlèvement. Des boutures constituées de thalles de 50 à 60 cm de longueur sont attachées tous les 15 cm sous le boudin au moyen d'un élastique, la partie médiane contre le tube,

les latérales dressées de part de d'autre du tube. Cette opération s'effectue, soit à terre dans une case en bordure de mer si les conditions climatiques sont mauvaises, soit directement sur la barque par mer calme.

Le cultivateur réalise des essais préliminaires en plaçant plusieurs tubes dans différentes directions pour sélectionner celle pour laquelle le courant a le minimum de prise sur le boudin. C'est cette position qui est par la suite adoptée.

Pour assurer l'alignement, on tend un fil au ras du sol sur 10 m. Un premier plongeur dépose le long du fil, l'un après l'autre, les boudins portant les boutures ; un deuxième les aligne convenablement et les place dans un sillon de façon à ce qu'ils ne risquent pas de briser les plants en oscillant sous l'effet de la houle. Progressivement, les tubes s'enfoncent dans le sable qui finit par les recouvrir et les plants poussent au-dessus. Ainsi se constituent les champs de culture. On dispose deux boudins par m², ce qui correspond à une densité de 1,2 kg m⁻². Chaque parcelle couvre une superficie de 100 m² qu'on enseme en 1 h. L'avantage de la méthode réside dans la rapidité avec laquelle on peut installer le peuplement. L'inconvénient est lié au fait que les gaines de plastique ne sont pas biodégradables et constituent une pollution. Le rendement moyen de tels peuplements est de 20 t ha⁻¹ an⁻¹ (poids sec).

Le procédé du cordage tendu – Il s'agit d'une méthode qui s'apparente aux « monolignes » utilisées aux Philippines pour *Eucheuma*. On y a recours soit quand le fond est trop vaseux, soit quand il est au contraire caillouteux. Un cordage de 4 m de longueur et de 3,5 à 5 mm de diamètre, constitué de trois torons, est tendu, parallèlement au courant, entre deux piquets de bois fixés dans le substrat. On écarte les torons et on coince entre eux un fragment de *Gracilaria* de 50 à 100 g tous les 33 cm. Les cordages sont parallèles et à 50 cm d'intervalle.

La position du dispositif dans la couche d'eau est importante pour la croissance des boutures : trop près de la surface, elles souffriraient d'un excès d'éclairement ; trop près du fond, elles s'useraient à son contact. On estime que les meilleures conditions sont réunies lorsque la couche d'eau a 3 m de hauteur et que la bouture est à 50 cm du fond. Dans le cas d'eau turbide, il est préférable de placer les plants plus haut. Avec cette technique, les algues bénéficient d'un espace plus important et d'une circulation par dessus et par dessous. On obtient ainsi les meilleures croissances et les pertes sont relativement faibles ; cependant, le montage est assez long à réaliser. On parvient à des rendements de 50 à 60 t h⁻¹ an⁻¹ en hiver (c'est la saison la plus chaude au Chili).

L'entretien – Durant la période de croissance, le cultivateur surveille avec beaucoup d'attention son peuplement. Il remplace les plants brisés, arrachés, malades, recouverts de trop d'épiphytes et ceux qui ont un trop faible développement par des fragments pris sur des thalles manifestant une forte croissance. La lutte contre les prédateurs constitue également une priorité. Les herbivores les plus craints sont, dans la zone intertidale, les berniques *Siphonaria lessoni* et *Collisella* sp. Mais les gastéropodes *Tegula atra* Lesson, *Prisogaster niger* Wood, *Fissurella nigra* Lesson et les amphineuriens *Chiton latus* Sowerby ou *Acanthopleura granulata* (Gmelin) causent également des dégâts importants dans les peuplements sauvages et cultivés de *Gracilaria*, notamment dans le sud chilien (Westermeier *et al.*, 1988).

Jara (1990) signale dans la région de Puerto Monte au sud du Chili l'infestation des cultures de *Gracilaria* par des annélides polychètes de la famille des Néréididés, *Platynereis australis* Schmarda et *Perinereis vallata* Grube. Ces annélides de petite taille (moins de 0,2 g) consomment les rameaux secondaires, si bien que la fronde se trouve réduite à un simple axe. Les expériences en laboratoire indiquent que ces broueteurs sont capables d'absorber jusqu'à 0,021 g humides de *Gracilaria* par jour. Dans le cas d'une invasion maximale, correspondant en moyenne à 2 650 animaux par m², la biomasse détruite dépasse 75 g m⁻² j⁻¹. L'étude de la population de ces annélides révèle une courbe de fréquence unimodale ; ceci suggère qu'il s'agit d'un brusque recrutement de larves, suite à une situation inhabituelle, liée soit à la disparition d'un prédateur de ces larves, soit à une absence de compétition. Le phénomène pourrait être inquiétant s'il cessait d'être occasionnel.

La récolte – Dans tous les cas, la récolte a lieu lorsque les touffes mesurent entre 80 et 100 cm de longueur ; elle se fait à pied sec dans la zone intertidale, en plongée avec narguilé en zone profonde. On coupe l'algue avec un couteau ou une faucille en laissant en place un reliquat de 15 à 20 cm de hauteur qui générera un nouveau plant. Si l'ensemencement est effectué en janvier, février ou mars, la première « moisson » pourra être obtenue en mai, les suivantes en septembre-octobre, décembre-janvier, avril-mai, etc.

La récolte peut être gardée dans des nasses grillagées, ancrées juste à la sortie du port, en-dessous du niveau des plus basses mers, dans l'attente de bonnes conditions climatiques ou d'une meilleure situation du marché ; en tout état de cause, la circulation d'eau à l'intérieur de la nasse doit être importante ; malgré cela, ce stockage ne peut être que de courte durée sous peine de fermentation qui dégraderait les thalles et la qualité de l'agar. Le plus souvent, on préfère sécher les algues : lors du débarquement, un système de va et vient, employé surtout dans le Nord permet d'amener la récolte sur les aires de séchage. On la déshydrate, soit étendue à même le sol, soit étalée sur des claies, soit suspendue à des fils. Une fois séchée, elle est mise en balles.

D'après Lopehandia (1986), 10 % de la production sont obtenus par la méthode du « boudin » de sable qui permet un revenu appréciable. C'est pourquoi 420 nouvelles concessions ont été demandées et accordées en 1987. Près de 2 700 hectares sont donc actuellement affectés à la culture de *Gracilaria*, ce qui pourrait placer le Chili au 1^{er} rang mondial. Plus de 2 000 familles sont concernées, soit à peu près 8 000 personnes. La récolte, lorsqu'elle a été soigneusement séchée, donne un agar alimentaire de bonne qualité dont la force de gel après extraction alcaline atteint 900 g cm⁻² ; dans certains cas, on peut l'utiliser comme agar bactériologique.

Culture dans d'autres pays

La Thaïlande et Hawaï appliquent depuis quatre ans la méthode de Taïwan. Mais la qualité des algues obtenues rend difficile la vente sur le marché mondial. Les essais ont été réalisés selon la même technique au Sri Lanka (Jayasuriya, 1990),

en Israël (Friedlander *et al.* 1982), aux Philippines (Trono *et al.*, 1976) et en Malaisie (Doty et Fisher, 1987) ; la Chine utilise des radeaux flottants (Figure 128).

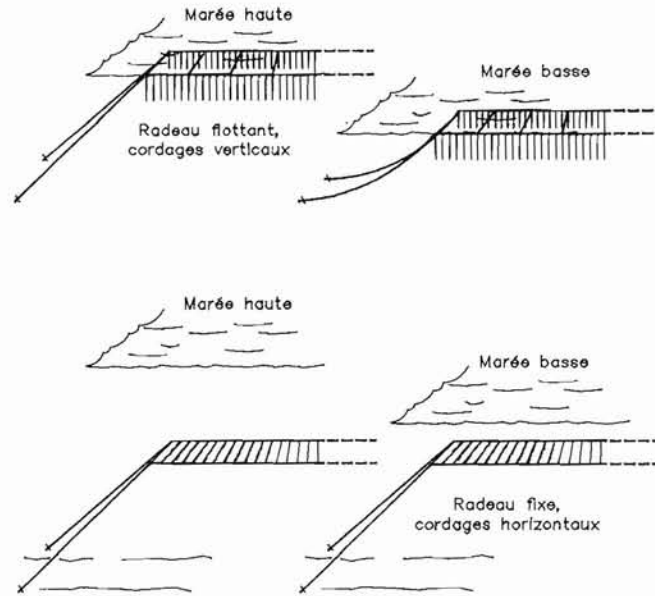


Figure 128. – La culture sur radeau aux Caraïbes et en République de Chine.

Les radeaux sont soit flottants avec des cordages suspendus portant les boutures tous les 10 cm, soit fixés entre deux eaux, c'est-à-dire près de la surface à marée basse, sous 5 à 6 m d'eau à marée haute ; dans ce cas, les cordages portant les boutures sont horizontaux.

En Floride, on a créé des marais artificiels (Hanisak, 1987) constitués par une excavation de 25 000 l tapissée d'une feuille de PVC souple. Sans aération provoquée mais avec un renouvellement total 2 fois par jour et addition de nutriments par à-coups deux fois par semaine, on arrive au printemps à une croissance de $5 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (poids sec), lorsque la hauteur d'eau est de 40 cm, $8 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (poids sec) lorsqu'elle est de 80 cm. En été, la luminosité trop élevée décolore les thalles ; la température qui dépasse 40°C est létale pour les plants qui viennent alors flotter en surface : le vent accumule les algues en tas, sièges de fermentations anaérobies. Les diatomées envahissent la mare. Les amphipodes causent d'importantes pertes par broutage des points de croissance. On parvient à atténuer ces difficultés en installant une puissante aération. Mais le coût d'exploitation devient alors trop élevé si l'algue est destinée uniquement à la production d'agar.

Les chercheurs de la Woods Hole Oceanographic Institution ont testé d'autres systèmes tels que la technique de « race-ways » (Ryther 1982) semblable à celle utilisée pour *Chondrus crispus*, une technique par aspersion (Hanic *et al.*, 1969 ; Moeller *et al.*, 1988), la culture en cage (Lapointe *et al.*, 1978 et 1979) et la culture sur cordages, en tentant d'optimiser tous les facteurs.

Essais en « race-way » (bassins à courant d'eau) – La croissance s'étant révélée en relation étroite avec le taux de renouvellement d'eau, celui-ci a été fixé à 30 fois par jour. Un apport de nutriments trop élevé favorisant le développement des épiphytes, la concentration en azote a donc été abaissée de 100 μmol à 10 μmol et celle en phosphore de 10 μmol à 1 μmol et apporté par à-coups (méthode de « pulsing »). Dans un milieu très riche, l'algue est en effet capable de stocker en 6 h, même à l'obscurité contrairement à la plupart des compétiteurs, assez de nutriments pour maintenir une croissance optimale pendant 7 jours (Ryther *et al.*, 1978). L'absorption d'azote à partir d'ions ammonium est plus rapide qu'à partir d'ions nitrates bien que l'effet des deux sources sur la croissance soit identique.

Un clone de *G. verrucosa* hautement performant, dénommé ORCA, a été identifié en 1977 dans un peuplement du lagon de la « Rivière Indienne » (Canada). Il a été multiplié végétativement pour fournir des boutures aux diverses expériences. La croissance obtenue dans ces conditions atteint en juillet un maximum de 34,8 $\text{g m}^{-2} \text{j}^{-1}$ (poids sec), soit en extrapolant à l'hectare 127 t an^{-1} (poids sec) alors que le minimum en janvier est encore de 12 $\text{g m}^{-2} \text{j}^{-1}$ (poids sec).

La fréquence des changements d'eau élevant considérablement les frais d'exploitation, les chercheurs ont essayé de la réduire tout en maintenant une forte croissance. Dans ce cas, les facteurs limitants sont le pH qui s'élève au-delà de la valeur limite (9,5) et le carbone qui n'est plus suffisant en concentration et n'est pas assimilable pour l'algue (Blakeslee, 1986). Si l'on opère sans renouvellement, en maintenant le pH à 8 et la teneur en carbone (sous forme de bicarbonates) à 2 μmol , le taux de développement est 5 fois supérieur à celui obtenu lorsque le pH est à 9,5 ; il est équivalent à celui correspondant à un renouvellement de 8 fois le volume total par jour. Le meilleur rapport paraît être 1/7 pour P/N, de 13,5 pour C/N (Hanisak, 1987). Malgré les hauts rendements donnés par cette méthode, on se heurte à un important investissement de base et à prix d'exploitation très élevé, sans commune mesure avec celui du *G. verrucosa* asiatique produit par une main-d'œuvre, certes nombreuse, mais très peu rémunérée. On peut envisager d'apporter les nutriments à partir d'un upwelling artificiel et d'utiliser comme source de carbone la méthanisation de la biomasse, avant ou après l'extraction de l'agar. Mais les tentatives ont été décevantes car, si la méthanisation a lieu avant, le processus de fermentation dégrade l'agar qui n'est alors plus utilisable, et, si l'extraction du polymère a lieu d'abord, les résidus de l'opération sont trop acides et, de ce fait, méthanisent mal (Bird *et al.*, 1987). Ce dernier problème pourrait sans doute être résolu par un contrôle de pH.

Culture par aspersion – Les thalles de *Gracilaria* sont disposés sur une grille plastifiée et arrosés en permanence par de l'eau de mer enrichie avec un débit de 50 $\text{l m}^{-2} \text{mn}^{-1}$. L'eau récupérée sous la grille est renvoyée dans le pulvérisateur par une pompe. Avec un renouvellement de 20 fois le volume par jour, la croissance donne 20 $\text{g m}^{-2} \text{j}^{-1}$ (poids sec). Le problème majeur est celui du développement des épiphytes qu'il est impossible de contrôler et qui finissent par recouvrir la gracilaire. En outre, en été, les thalles deviennent blanchâtres sous l'influence des rayons ultraviolets (Rheault et Ryther, 1983).

Essais en cage – Les boutures sont fixées à l'intérieur de cages faites d'un grillage plastique et suspendues à différents niveaux dans des zones riches en nutriments. La production varie avec le site et la profondeur. Près du littoral, durant les deux premières semaines, on a mesuré à 1 m de la surface des taux de développement intéressants de l'ordre de $30 \text{ à } 32 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (poids sec) ; mais, par la suite, les invertébrés et les algues de toutes espèces parviennent à obstruer les mailles de la cage et provoquent la dégénérescence de *Gracilaria* à partir de la 4^{ème} semaine. En conditions plus océaniques, l'influence du « fouling » est moins marquée, mais le milieu étant plus pauvre, la croissance reste modeste.

Culture sur corde – Des fragments de *G. verrucosa* de 10 à 20 cm de longueur sont insérés (Figure 129 – 130 – 131) sur des cordages de 0,8 mm de diamètre tendus dans des marais à différentes profondeurs, en milieu enrichi ou non, avec un renouvellement d'eau de 2 volumes par jour. Dans tous les cas, après une période de croissance lente, les plants se sont recouverts d'épiphytes et ont dégénéré. La haute température et le fort éclaircissement ont été considérés comme responsables de cette évolution. En Inde (Raju et Thomas, 1971), en Chine, dans la région de Quingdao (Li *et al.*, 1984), à l'île Santa Lucia en mer des Caraïbes, cette technique n'a donné de bons résultats que lorsque les cordages étaient tendus en mer.

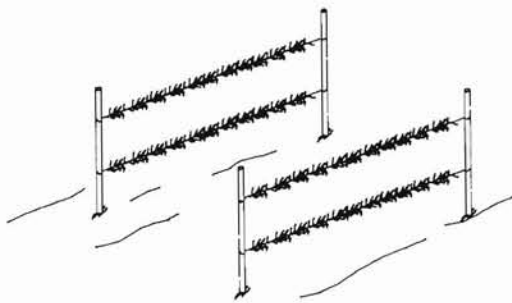


Figure 129. – Méthode testée dans les Caraïbes.

Le procédé des monolignes tendus entre des piquets enfoncés dans le sol rappelle celui utilisé aux Philippines pour les *Eucheuma* ; les monolignes sont ici tendus par deux.

Au Myanmar, quelques exploitations produisent du *Gracilaria* en marais et en mer en utilisant des filets. En mer, le filet de 50 m de longueur et 1 m de largeur est maintenu verticalement par un équilibre entre 50 flotteurs et des contrepoids de 3 à 5 kg. Cinquante à quatre-vingt-dix installations de ce type constituent une sorte de « long line ». Dans les marais, le même filet est disposé horizontalement accroché sur des piquets en bambou à intervalles de 5 m. En février-mars, les femmes et les enfants attachent des boutures au croisement des fils du filet. La coupe, faite à la main, a lieu tous les 30 jours, d'avril à septembre. Pendant cinq récoltes consécutives, on laisse un tiers du thalle en place ; à la 6^{ème} fois, tout le thalle est prélevé et on attache une nouvelle bouture. A partir de septembre, la salinité étant basse en raison de la mousson, les frondes pâlisent. La croissance ne reprend qu'en janvier. Le rendement dépend de l'entretien du peuplement (renforcement de la fixation des boutures mal attachées, remplacement des plants malades, disparus ou à faible croissance,

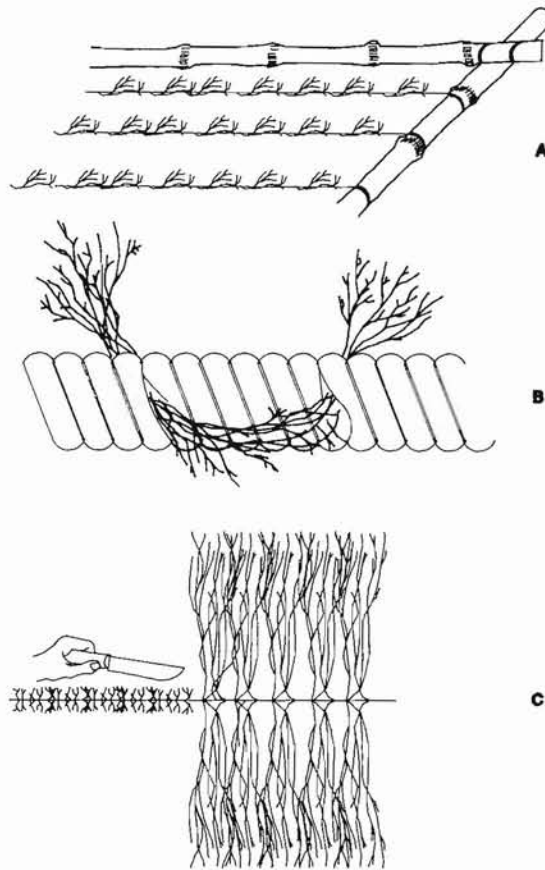


Fig. 130. – Différents systèmes de culture de *Gracilaria verrucosa* dans les Caraïbes.

Sur des radeaux (A) immergés à 2-3 m de la surface, les boutures sont introduites entre les torrons; la récolte a lieu par coupe, la partie restant sur le cordage régénérant une nouvelle touffe.

élimination des algues commensales telles que *Nostoc*, *Microcoleus*, *Padina*, *Acanthophora*, destruction des gastéropodes et des bivalves polychètes. Il peut atteindre $13,4 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (poids sec). L'agar extrait possède une force de gel de $300 \text{ à } 400 \text{ g.cm}^{-2}$.

En Chine (Li et Chong, 1984 ; Xin, 1989), la culture de *Gracilaria* est depuis 1981 réalisée dans les provinces du sud (Guangdong, Guangxi, Fujian) et dans l'île de Haïnan, tantôt selon la méthode utilisée à Taïwan, tantôt à partir de spores. Liu *et al.* (1980) estiment que 6700 hectares pourraient être employés pour cette culture avec une production de 15 000 t (poids sec) si on utilise la méthode des radeaux flottants. Des essais ont été menés dans la région de Qingdao bien que la température soit relativement basse et la période de croissance courte (de début mai à fin juin). Les boutures, de 10 à 15 cm de long, sont disposées tous les 20 cm sur des cordages verticaux partant de la surface. Elles ne dépassent pas 60 cm au moment de la récolte.

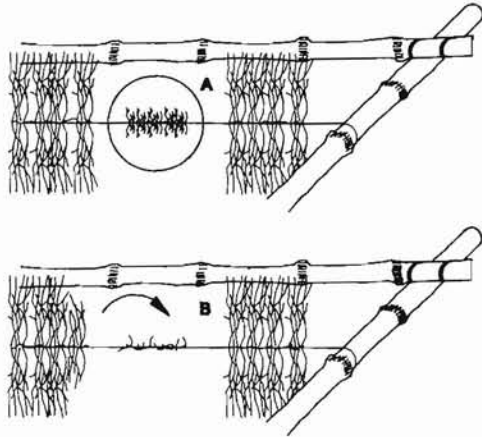


Figure 131. – La gestion de la culture : lors du développement des boutures, celles qui ont une croissance faible.

(A) sont remplacés par des fragments prélevés sur des plants révélant une forte croissance (B). Le cultivateur homogénéise ainsi le développement du peuplement.

Il n'est pas possible d'ensemencer plus tôt car, la croissance en mars et en avril étant faible, les épiphytes supplanteraient rapidement la Rhodophycée.

En Malaisie, les expériences menées par Doty (1977) n'ont pas donné de bons résultats à cause du développement des épiphytes *Ulva reticulata*, *Hypnea*, *Polysiphonia* et des brouteurs, notamment *Siganus javus*.

En Indonésie et aux Philippines (Llana, 1990) où *Gracilaria lichenoides* et *G. verrucosa* font partie de l'alimentation, quelques cultures sont effectuées dans les marais par dissémination au hasard de fragments au-dessus de fond sableux.

En Thaïlande, un vaste programme de développement pour la production de *Gracilaria* a commencé mais la récolte reste pour l'instant inférieure à 50 t ; elle est souvent contaminée par les épiphytes (Saraya, 1990).

La Corée du Sud aurait produit, en 1985, 4 t de *Gracilaria verrucosa* de bonne qualité. Il semble que des suites seront données à cette expérience.

Au Brésil, *G. verrucosa* constitue quantitativement une importante ressource naturelle jusque dans les eaux hypersalines du lagon Araruama (état de Rio de Janeiro). Des expériences de production en bassins en milieu enrichi avec une forte agitation par air comprimé et un renouvellement de 8 volumes par jour, n'ont pas donné de bons résultats en raison, là encore, de la prolifération des compétiteurs végétaux (Yoneshigue-Braga, 1980).

En Colombie Britannique, Whyte et Englar (1977) cultivent *Gracilaria* dans des eaux provenant de l'élevage de poissons, comme l'ont fait Destombes *et al.* (1987) à Gravelines (France, Pas-de-Calais), Harlin *et al.* (1977) dans l'élevage de *Findulus heteroclitis*, Ryther *et al.* (1977) en Floride dans l'élevage de mollusques. On observe que l'algue fixe l'ion ammonium à raison de $25 \mu\text{mol j}^{-1} \text{g}^{-1}$ de poids frais à 15°C , $60 \mu\text{mol j}^{-1} \text{g}^{-1}$ à 20°C , tout en restant en parfaite santé, ce qui correspond à 112 % de la quantité rejetée par les poissons. *Ulva lactuca*, considérée comme un bon fixateur des ions ammonium, ne possède en fait sur ce point qu'un quart de la capacité de *G. verrucosa*, d'où l'idée d'utiliser cette dernière algue à la fois pour l'épuration des rejets de l'aquaculture et la production d'agarophyte (Hanisak, 1987).

ENSEMENCEMENT À PARTIR DE SPORES OU DE CARPOSPORES

L'utilisation des éléments reproducteurs est plus délicate que l'emploi de fragments dans la mesure où il faut contrôler les facteurs générant une émission brutale et massive. En outre, le délai entre la germination de l'élément reproducteur et la première récolte est beaucoup plus long que celui qui sépare la fixation de la bouture et la première coupe. Mais, *G. verrucosa* est une algue de petite taille et la création de peuplements par bouturage nécessite beaucoup de travail et main-d'œuvre ; elle s'avère, d'un prix élevé. L'emploi de spores permettrait d'ensemencer rapidement de grandes quantités de supports, rocs, filets ou cordages. Il serait possible, également, de parvenir à des hybridations pour améliorer soit les capacités de croissance, soit la qualité du gel.

A Santa Lucia, dans la mer des Caraïbes, on réussit à ensemer les cordages à partir de spores en tendant ceux-ci dans un peuplement dense de *G. verrucosa*. Mais le succès est lié à la chance car il faut mettre le cordage à l'eau juste au plus fort de l'émission (difficile à prévoir) pour éviter que trop d'algues commensales et d'animaux le colonisent, ce qui est le plus souvent le cas.

Un bon ensemenement au moyen de spores ou de carpospores ne peut être obtenu qu'au laboratoire où l'on peut provoquer une libération massive au moment souhaité en agissant sur certains facteurs. Le procédé qui paraît le plus efficace est celui employé par Doty et Fisher (1987) en Thaïlande. Dans une large cuvette en plastique, mesurant 50 cm de hauteur, on place soit, sur le fond, des coquilles vides ou des cailloux, soit, en suspension, des cadres entourés d'une cordelette (collecteurs comparables à ceux utilisés pour *Laminaria japonica* ou *Undaria pinnatifida*). On remplit la cuvette d'eau de mer stérilisée et enrichie. Une grille plastifiée est disposée à environ 40 cm du fond. Des thalles fertiles prélevés dans la nature parmi ceux montrant la plus forte croissance sont étalés sur la grille après avoir été soumis à une légère déshydratation. On prend soin qu'ils soient recouverts d'une fine strate d'eau. Les spores ou les carpospores émises sédimentent et se fixent sur les coquilles ou les cailloux. Dans le cas des collecteurs suspendus, on provoque une agitation pour que les éléments reproducteurs soient amenés au contact de la cordelette. Grâce à des lames de verre placées çà et là dans la cuvette, on peut évaluer sous le microscope, 24 à 48 h plus tard, la quantité des spores fixées et le pourcentage de germinations. Au cours du transport vers le rivage, les supports sont placés en milieu très humide et à l'obscurité. Sur les lieux sélectionnés pour la culture, les coquilles et les cailloux sont éparpillés à la pelle de manière à obtenir un plant tous les 100 cm. Pour les cadres, on prépare d'abord la zone d'implantation en égalisant le terrain, en plantant des piquets en ligne parallèle au mouvement de l'eau, à intervalle de 5 m, en tendant entre eux un cordage porteur de 8 mm de diamètre, en éliminant les algues et les animaux indésirables. La cordelette ensemenée est déroulée du cadre et enroulée autour du cordage porteur ou plaquée et attachée contre lui. La position du cordage porteur doit être telle qu'à marée basse les frondes ne touchent pas le fond où elles seraient détruites par frottement ou par les brouteurs.

De nombreux travaux ont porté sur les facteurs qui amplifient l'émission ou améliorent le taux de germination. Lefebvre (1986) montre que la libération des carpospores est accélérée lorsqu'on fragmente le thalle fertile, ce qui lève, semble-t-il, un phénomène d'inhibition provenant de l'apex ; une période d'agitation suivie d'une période calme augmente l'intensité de la libération ; enfin, les radiations bleu-vert permettent la production de grands disques solidement fixés tandis que les radiations rouges favorisent l'éclosion des frondes aux dépens du disque qui reste petit et mal fixé.

Kim (1970), Xim (1989) stimulent la libération des carpospores par un séchage à l'obscurité pendant 3 h à 50 % d'humidité, ou pendant 5 h à 75 %. Mais cette pratique n'a aucun effet sur les tétraspores (Umaheswara Rao *et al.*, 1981). Le moment de la journée est important selon Xim (1989) : la libération maximale a lieu entre 8 et 10 h, le minimum entre 14 et 18 h. Pour Xim (1989), les meilleures conditions pour la germination et le développement des carpospores sont une température de 13°C, une photopériode de 16 h sur 24 et une salinité de 34 ‰, ce qui ne correspond pas à celles définies par Bird *et al.* (1977), à savoir une température de 25°C (Xin, 1989), une photopériode de 12/12 sous 500 W cm⁻², un milieu calme, et une salinité de 30 ‰. D'après Bird *et al.*, (1977), diverses substances chimiques telles que l'hétérauxine (entre 0,1 et 1,0 µg l⁻¹) et l'EDTA (10⁻⁴ mol) stimulent également la libération des spores.

Dans les conditions naturelles les tétraspores germent immédiatement, sans période de repos, mais ces mêmes auteurs parviennent à les maintenir à l'état latent pendant 6 semaines en les plaçant à 5°C et à l'obscurité ou sous un faible éclairage. Après germination, ces spores forment des disques parenchymateux de petite taille qui peuvent résister longtemps dans des conditions défavorables et reprendre un développement normal lorsque le milieu devient convenable.

MARCHÉ DE *GRACILARIA VERRUCOSA*

La production de *G. verrucosa* oscille bon an mal an autour de 370 000 t (poids frais). La culture en fournit pour l'instant un peu plus du tiers (130 000 t). Taïwan reste le premier cultivateur suivi par le Chili. Contrairement à ce qui se passe pour les carraghénanes et les alginates, l'agar est extrait par de nombreuses mais petites unités localisées près des zones de récolte.

En outre, la production n'est pas exclusivement tournée vers l'extraction de l'agar. L'alimentation humaine en Extrême-Orient, notamment dans le sud-est lors des fêtes islamiques, la nourriture de poissons et de mollusques d'élevage (principalement des ormeaux) en absorbent une bonne part si bien que les fluctuations du marché des agarophytes n'ont qu'un impact limité sur les prix (excepté en Amérique du Sud où *Gracilaria* n'est utilisé que pour sa teneur en agar). Les prix pratiqués dépendent plus des tractations locales que de règles internationales sauf s'il s'agit d'exportation pour laquelle le prix de la tonne d'algues sèches et propres se situe

entre 2 600 et 3 600 F. Le coût de production pour une année et pour un hectare a été calculé (Tableau 28).

Tableau 28 – Coût de production et revenu d'un hectare de culture de *Gracilaria* à Taïwan en 1989.

Main d'oeuvre	9 470 F
Investissements (boutures, fertilisants, maintenance)	7 700 F
Taxes, pertes	1 880 F
PRIX DE REVIENT	19 050 F
PRIX DE VENTE (13 t à 3 000 F la t)	39 000 F
BENEFICE	19 950 F

L'exploitation, qu'il s'agisse de cueillette, de culture extensive ou de culture intensive, est le fait d'une entreprise familiale travaillant sur un hectare, rarement deux, n'utilisant un complément de personnel que lors de l'ensemencement et de la récolte. C'est le plus souvent une polyculture puisque *Gracilaria*, crevettes, crabes et poissons se développent en harmonie dans les mêmes marais, ce qui accroît sensiblement le revenu.

CONCLUSION

Malgré les différents essais réalisés dans de nombreux pays et le nombre d'études qui ont été menées, la phyculture de *Gracilaria verrucosa* n'a pas sensiblement progressé du point de vue technique au cours de ces dix dernières années.

La difficulté de choisir la variété à cultiver en raison d'une systématique confuse, les fluctuations imprévisibles d'une même variété, les soins à apporter pour produire une matière première de qualité, les difficultés d'une extraction que l'on ne maîtrise pas totalement, le revenu modeste qui en est tiré par rapport aux efforts nécessaires, sont sans doute responsables de cette situation. Alors que les productions d'algino-phytes et de carraghénophytes ont été soutenues financièrement par les sociétés d'extraction pour l'amélioration des techniques en amont et l'amplification des débouchés en aval, peu a été fait pour *Gracilaria*, sans doute parce qu'une grande partie du tonnage échappe à l'industrie. Les informations rapportées par Barbaroux lors d'une mission d'étude en juin 1991 poussent à penser que certains cultivateurs de *Gracilaria* préfèrent convertir leurs marais pour y élever exclusivement des crevettes plutôt que de poursuivre la phyculture. Cette tendance risque de s'amplifier.

Tant qu'on ne parviendra pas à en semer de grandes surfaces au moyen de spores, on aura recours au bouturage qui nécessite beaucoup de main-d'œuvre et de temps. Vu les faibles rémunérations des personnes dans les pays en développement, la culture ne pourra s'établir de manière compétitive dans les pays développés à main-

d'œuvre correctement rétribuée, à moins d'en arriver à une technique semblable à celle employée pour *Chondrus crispus* avec laquelle le personnel nécessaire, est, en raison d'une automatisation poussée, réduit au minimum. Une telle méthode aurait de plus l'avantage d'aboutir à une production élevée et à un agar de haute qualité pouvant trouver des applications dans des branches rémunératrices.

Ryther et Hanisak (1981) se demandent si la capacité méristématique de *G. verrucosa* ne permettrait pas de cultiver de manière rentable cette espèce à la fois pour la production d'agar et de biomasse méthanisable. Ils tracent le plan d'une ferme prototype qui pourrait, selon eux, être installée dans des eaux peu profondes ou dans l'espace intertidal des zones tropicales ou intertropicales (Mexique, Floride ou mer Caraïbe). Elle devrait avoir 19 km de circonférence, couvrir 5 344 ha et être divisée en sections, chacune soumise à tour de rôle à la récolte. Le fermenteur serait au centre. La culture pourrait être réalisée tout au long de l'année sur des filets tendus verticalement. L'ensemencement aurait lieu en éclosérie à partir de spores. Cependant, les calculs révèlent que, même dans les conditions de croissance optimale obtenue par des nutriments provenant d'un upwelling artificiel, le coût de l'énergie serait de 20 à 30 fois supérieur à celui de l'énergie fossile. En outre, on ne sait extraire l'agar de la biomasse méthanisée ni provoquer la fermentation des *Gracilaria* dont on a préalablement extrait l'agar (Bird *et al.*, 1987).

La sélection d'individus performants ou la création de souches en laboratoire au travers de manipulations génétiques pourrait peut-être modifier cette situation. Comme on a pu le lire, la nomenclature incertaine du genre ne facilite pas les études ; mais, elle est sans doute le reflet de l'existence de divers génomes dont les combinaisons peuvent être enrichissantes.

On évoque également la possibilité future d'utilisation de protoplastes que Christiaen et Stadler (*Com. pers.*, 1986) ont pu obtenir ; mais, comme pour les autres espèces, *Chondrus crispus*, *Undaria pinnatifida*, *Laminaria japonica*, pour l'instant, le taux de germination de ces éléments unicellulaires en plants de *Gracilaria* est trop faible pour qu'on puisse espérer utiliser ce procédé comme mode d'ensemencement.

La culture de *Gracilaria* est en fait en attente. Si les recherches actuellement en cours conduisaient à cultiver, à un prix de revient raisonnable, des espèces du genre *Gelidium* dont l'agar est de haute qualité, la culture de *Gracilaria* pourrait se limiter aux tonnages destinés à l'alimentation humaine et animale. Dans le cas contraire, *Gracilaria verrucosa* pourrait rester l'agarophyte de recours.

La dégradation de la situation économique des pays de l'Est, gros consommateurs d'agars alimentaires mais actuellement peu solvables s'est traduite en 1991 par une diminution de la demande mondiale en agar, et, par conséquent, en agarophytes du type *Gracilaria* ; corrélativement, les prix à la production ont baissé. Même le Chili, malgré sa production de *Gracilaria* de bonne qualité, se trouve en difficulté. On ne peut prévoir comment évoluera cette situation. D'une part, apparaissent, à l'horizon de 1993, les « gélanes », colloïdes concurrents d'origine bactérienne ayant des propriétés comparables à celles de l'agar floridéen. D'autre part, on envisage de remplacer le revêtement en aluminium qui tapisse les parois intérieures des boîtes en carton ou en plastique devant contenir des liquides consommables par une pellicule d'agar. Si cette dernière tendance se concrétise, elle ouvrira pour l'agar de type « chilien » un immense débouché.

QUATRIÈME PARTIE

**LES ALGUES
ALIMENTAIRES**



CHAPITRE IX

LA CULTURE DE *PORPHYRA*

Utilisées principalement sous la forme de feuilles séchées, les algues du genre *Porphyra*, plus connues sous le nom de Nori, sont de délicieux « légumes de mer », nutritifs, très appréciés des consommateurs japonais, coréens et chinois. Ses propriétés organoleptiques, sa haute teneur en protéines et en vitamines liées à des vertus médicinales prouvées, notamment dans le traitement du cholestérol (Arasaki et Arasaki, 1983), en ont fait l'algue alimentaire la plus consommée dans les pays asiatiques. Près de 90 % de la production mondiale s'effectue au Japon, en Chine et en Corée.

Au début du IV^e siècle, cette algue servait déjà aux sujets de l'empereur nippon Yamato pour payer leurs taxes à la cour impériale. On l'utilisait également dans les rituels destinés à honorer l'esprit des ancêtres (Nisizawa, 1987). Les historiens coréens ont trouvé des traces des premiers essais de culture en 1623 en baie de Kwangyang (Gong, 1990) ; les premières tentatives de production eurent lieu dans l'estuaire de la rivière Sumida en baie de Tokyo. Leur méthode était essentiellement fondée sur l'augmentation de la surface de fixation pour les *Porphyra*, à l'aide de fagots de bambous ou de branchages fichés dans le sol, légèrement au-dessus du niveau moyen des eaux, pendant la période septembre-octobre.

Des observations régulières et minutieuses avaient permis de sélectionner les endroits et les périodes propices à un bon captage. Un certain nombre d'inconvénients découlait de cette manière de procéder dont les principaux sont l'irrégularité du captage en fonction des années, la fixation d'espèces compétitrices, la dépendance étroite du cycle de reproduction de l'algue, la circonscription des aires de culture aux environs des peuplements naturels.

En Chine, les données les plus anciennes concernant la consommation de *Porphyra* sp., tant dans l'alimentation de tous les jours que dans la médication, remontent à 533-534 (Tseng, 1984) ; les premières tentatives de cultures datent du début du XVII^e siècle quand les apprentis cultivateurs grattaient, au début de l'automne, la

surface des rochers pour éliminer toutes les espèces compétitrices de *Porphyra*, juste avant que celui-ci n'émette ses spores. C'est à partir de 1926, au Japon, que s'est développée la technique de culture sur filets faisant suite aux installations de claies de bambous fendus. Jusqu'au début des années cinquante, une partie du cycle biologique de *Porphyra* sp. était inconnue. La découverte en 1949 par Drew de la phase « *Conchocelis* » de ce végétal a permis de combler cette lacune et a marqué un tournant vers le développement de la culture moderne.

A partir de là, les progrès accomplis ont permis l'accroissement spectaculaire de la production de cette algue. Un certain nombre de dates importantes ont marqué cette évolution.

- En 1960, fut introduit l'ensemencement artificiel des filets par des conchospores provenant de filaments de *Conchocelis* conditionnés sur coquille.
- L'année 1967 fut marquée par l'utilisation des filets flottants qui ont permis l'extension des concessions vers le large. Deux années plus tard, la possibilité de stocker les filets à basse température fut mise au point, entraînant une stabilisation des potentialités de récolte.
- A partir de 1973, la technique du « free-living » de *Conchocelis* libéra les cultivateurs des contraintes imposées par le cycle de reproduction et l'habitat naturel de *Porphyra*. La conséquence fut l'augmentation considérable des surfaces cultivées (Nisizawa, 1987).

L'évolution des techniques de production en Corée suivit de très près les progrès effectués au Japon. L'utilisation des filets cryoconservés et des filets flottants devint effective au début des années 70. En Chine, les premiers travaux sur la possibilité de culture des *Porphyra* datent de 1959 et aboutirent 7 ans plus tard à une production conséquente.

Sur la dizaine d'espèces de *Porphyra* cultivées au Japon, deux le sont plus particulièrement, *P. tenera* Kjellman et *P. yezoensis* Ueda. Cette dernière a, au cours des années, pris une place prépondérante en raison d'une meilleure résistance aux maladies et aux changements brutaux du milieu. En outre, elle se prête aisément à la mécanisation.

La cohabitation entre activités de culture et expansion industrielle ne va pas sans poser un certain nombre de problèmes ; le développement rapide de l'industrie japonaise durant les années 60 a conduit à une pollution aérienne et marine telle qu'elle a réduit la superficie des surfaces cultivables pour *Porphyra* (Chen, 1989). Ainsi, en baie de Tokyo qui fut un des plus grands centres de production de cette algue, de nombreuses concessions durent être abandonnées pour cause de contamination des plants cultivés. Des situations semblables se répètent dans l'ensemble des pays d'Extrême-Orient suite aux aménagements côtiers, à la création de nouvelles zones industrielles et à l'extension des villes.

Un certain nombre de pays, à une échelle bien moindre, ont engagé des travaux sur la possibilité de culture le long de leur littoral. A Taïwan, il existe une petite production de *Porphyra*. Le Chili procède à des essais sur une espèce locale *Porphyra colombina*. Aux Etats-Unis, *Porphyra torta* est expérimentée dans le Puget Sound, tandis qu'une culture à grande échelle est réalisée avec les espèces asiatiques *P. tenera* et *P. yezoensis*. En Europe, seuls les Irlandais et les Gallois ont une longue tradition

de consommation d'algues appartenant au genre *Porphyra*. Cette habitude tend à se perdre. Il subsiste cependant des activités locales telles que la fabrication de « pain d'algue » (Robinson, 1986). Parmi les espèces susceptibles d'être exploitées, *P. linearis* a tout particulièrement retenu l'attention des chercheurs.

BIOLOGIE DU GENRE

Les algues du genre *Porphyra* se présentent sous la forme d'une fine lame ovoïde plus ou moins allongée et lobée sur son pourtour. Elles se développent généralement dans la partie supérieure de la zone intertidale. Le cycle de reproduction est caractérisé par l'alternance de deux générations morphologiquement différentes : un stade foliacé qui constitue le stade gamétophytique et un stade microscopique filamenteux appelé *Conchocelis*, capable de perforer les coquilles de mollusques et correspondant à la phase sporophytique.

Les thalles macroscopiques présentent des types de maturation extrêmement variés. Le cycle est dit digénétique hétéromorphe de type haplodiplontique.

Mais, comme le notent Dixon *et al.* (1969), dans le cas de *Bangia* et de *Porphyra*, il est possible de dresser plusieurs cycles pour une même espèce, tant au laboratoire que dans le milieu naturel et il faut se garder de considérer un seul cycle, généralement très théorique, comme étant seul valable, car ne correspondant qu'à la réponse du végétal à un ensemble de paramètres bien déterminés. Aussi est-il très important de mentionner lors de l'élaboration d'un cycle, les différentes conditions et leur évolution lors de l'étude.

Jusqu'au début des années 50, un certain nombre de lacunes existaient dans le déroulement de la vie de *Porphyra* et sur les lignées carpogoniales de *Porphyra linearis*. Les observations de Magne (1952) le soulignent. Les caryocynèses observées lors de la formation des carpospores étaient en effet normales et non réductionnelles, ce qui posait le problème de la place de la méiose dans le cycle. Faisant suite aux travaux de Drew (1949, 1954), Tseng et Chang (1954) ainsi que Kornmann (1960) prouvèrent qu'il existait bien une continuité entre le stade filamenteux dit « *Conchocelis* », initialement considéré comme une algue à part entière nommée *Conchocelis rosea* par Batters (1892), et l'apparition de thalles foliacés à partir de « monospores » émis par les filaments matures de *Conchocelis*. En l'absence d'observations et de conclusions précises sur la reproduction de ces algues, Conway (1964), Conway et Cole (1977) proposèrent d'appeler « spores alpha » les carpospores et « spores bêta » les spermaties. Hawkes, en 1978, démontra la réalité de la fécondation chez *P. gardneri* par les méthodes de la microscopie électronique. Il est depuis couramment admis que la reproduction sexuelle est le mode de multiplication le plus répandu chez les *Porphyra*. Mumford et Cole (1977) relèvent néanmoins qu'il existe des espèces apomitiques qui, bien que développant des aires sexuées et passant par un stade filamenteux, ne voient pas pour autant changer leur nombre de chromosomes. Le cycle théorique communément présenté comme étant celui de *Porphyra* est basé sur le développement de *Porphyra tenera* en baie de Tokyo.

LONGÉVITÉ

Les algues germent à partir de conchospores à n chromosomes libérées par des sporocystes. Elles apparaissent comme de petites masses érigées après la mi-octobre. Elles grandissent rapidement pour atteindre une taille de 15 à 20 cm à la seconde moitié de novembre, puis deviennent fertiles durant l'hiver quand la température de l'eau oscille entre 3 et 8 °C. En avril, les frondes commencent à dégénérer jusqu'à disparaître entre mai et juillet. Elles sont donc annuelles.

ASPECT MACROSCOPIQUE DES PLANTS FERTILES

La lame de *Porphyra* est un gamétophyte soit mâle, soit femelle, soit hermaphrodite.

Lorsqu'ils sont fertiles, les plants mâles ou la partie mâle des thalles hermaphrodites se caractérisent par la présence d'un liseré blanchâtre. Une vue de surface au microscope révèle que cette bordure claire est constituée d'une ou deux rangées de carapaces cellulaires vides (a), suivies d'une ou deux rangées de glomérules (b) formés d'une centaine de granulations (Figure 132).

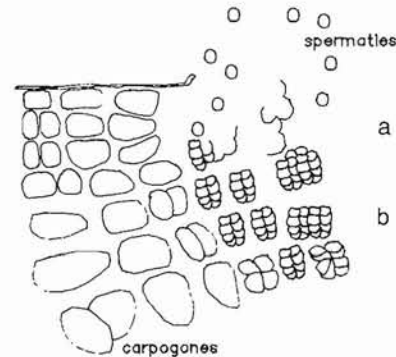


Figure 132 – Frange d'un thalle de *Porphyra* présentant une plage de carpogones à côté d'une aire de spermaties.

Les pieds femelles ou les aires à caractère femelle des thalles hermaphrodites se reconnaissent à la présence d'une frange blanchâtre soulignée par une zone rouge intense. Sous le microscope, le liseré blanc se compose d'enveloppes cellulaires vides (g), suivies, en allant vers l'intérieur du thalle, d'amas sombres composés de 8 (f) puis 4 (e), puis 2 (d) enfin d'une cellule arrondie et rouge vif.

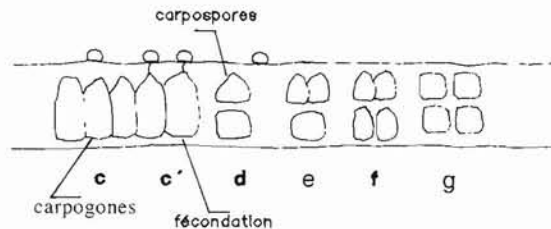


Figure 133 – Évolution des cellules reproductrices femelles et des carpospores (vue en coupe).

CYCLE DE REPRODUCTION

Le cycle de reproduction se caractérise par la présence de cycles secondaires fondés sur l'émission de monospores, tant au niveau de la phase sporophyte que de la phase *Conchocelis* (Figure 134).

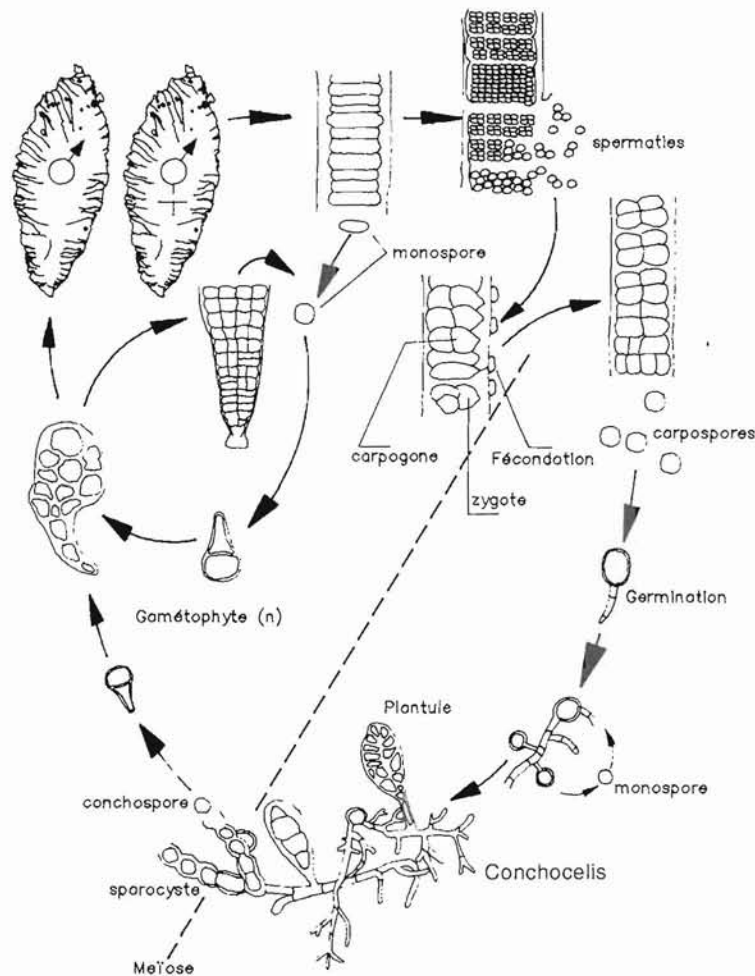


Figure 134 – Cycle théorique de *Porphyra tenera*.

Formation des gamètes mâles – En bordure des zones mâles, des cellules deviennent des spermatocystes (Figures 132 et 135) en perdant une partie de leur phycoérythrine : elles divisent leur contenu en une centaine d'éléments arrondis (b) qui sont libérés en nuages par éclatement de la paroi du spermatocyste (a). Ces éléments, arrondis, sans flagelle, d'environ 4 μm de diamètre, sont des spermatis.

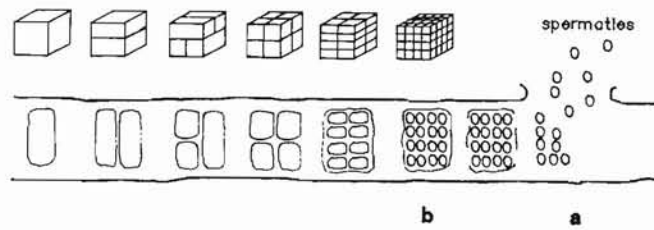


Figure 135 – Évolution des cellules reproductrices mâles.

Les premières divisions se font perpendiculairement à la surface de l'algue. Après une succession de clivages, une cellule initiale donne naissance à 64 spermaties (vue en coupe).

Formation des gamètes femelles – Les zones femelles différencient des cellules qui accumulent des réserves amylacées, s'arrondissent (c) et forment un léger dôme à la surface du thalle (Figure 133). Ces cellules denses sont des oosphères; on pourrait les nommer aussi carpospores car le dôme n'est pas sans rappeler le trichogyne des Floridés.

Fécondation – Ce dôme joue en effet le même rôle: la spermatie vient s'y accoler. Le contenu du gamète mâle pénètre dans le cytoplasme de l'oosphère (Hawkes, 1978) et donne naissance à un zygote (c'), cellule au contenu encore plus sombre que l'oosphère. Il est cependant difficile à l'œil peu habitué de reconnaître l'oosphère du zygote.

Émission des carpospores – La cellule zygote (Figure 133) se divise par mitoses en 2 (d), puis en 4 (e), puis en 8 (f) zygotes-fils (Giraud et Magne, 1968; Chen *et al.*, 1970; Yabu, 1975; Mumford et Cole, 1977; Kito, 1978; Hawkes, 1978). Ceux-ci constituent une sorte de groupement à $2n$ chromosomes, vivant quelques temps sur le thalle femelle avant d'être libérés dans le milieu. Ce comportement annonce le carposporophyte (ou gonimoblaste), parasite du gamétophyte chez les Floridés. Par analogie, les zygotes-fils émis par le thalle de *Porphyra* sont nommés carpospores.

DÉVELOPPEMENT DU *CONCHOCELIS*

Après s'être fixée, la carpospore germe en un filament ténu, de plus en plus ramifié, appelé *Conchocelis*. Pour évoluer vers la maturation et la production d'éléments reproducteurs qui permettent de boucler le cycle en donnant naissance aux gamétophytes mâles ou femelles, les filaments de *Conchocelis* pénètrent généralement dans une coquille calcaire à l'intérieur de laquelle ils se développent en creusant des galeries où ils sont à l'abri. Dans un premier temps, ils progressent verticalement du bord supérieur de la coquille vers le bord inférieur; une fois ce dernier atteint,

ils remontent vers le bord supérieur et ainsi de suite. Simultanément, des rameaux latéraux horizontaux naissent de ces files verticales et créent en s'anastomosant un pseudo-tissu qui devient de plus en plus dense. La gravité n'influe pas sur la croissance des filaments.

Les caractéristiques de la coquille sont très importantes. Ainsi, les coquilles présentant des formations en nids d'abeille, comme *Actina pectinata japonica*, ne permettent pas la progression de *Conchocelis*. La perforation est facilitée par le fait que le *Conchocelis* a un pH acide (entre 5 et 6), ce qui provoque la décomposition du calcaire. Des essais avec des substrats inorganiques ont donné des résultats identiques à ceux décrits ci-dessus. On a même utilisé la coquille de l'œuf de poule qu'il est facile de réduire ensuite pour récupérer le *Conchocelis* (Hue, 1990, com. pers.). Il suffit d'un éclaircissement de 0,1 à 1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour obtenir la croissance des filaments, ce qui est bien inférieur aux besoins d'une lame. Pourtant, les pigments photosynthétiques sont de même nature. Une trop forte luminosité (40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) bloque le développement si les filaments ne sont pas protégés. Une addition de bicarbonate de sodium accélère la croissance et la vitesse de perforation. Dans le substrat calcaire, de nombreuses cellules des filaments subissent, à terme, une division méiotique : chacune se transforme en 4 éléments à n chromosomes : les spores, appelées ici conchospores (Giraud et Magne, 1968).

Le développement du stade *Conchocelis* semble très variable en fonction de l'espèce. Chez *Porphyra umbilicalis* (Kornmann, 1960) le *Conchocelis* est susceptible de sortir de la coquille et de mener une vie épiphytique sous une forme arborescente. Chez *Porphyra perforata*, il ne pénètre pas du tout dans les coquilles (Hollenberg, 1958). Par contre, Kurogi (1953) décrit un certain nombre d'espèces de *Porphyra* dont le développement du stade *Conchocelis* est totalement inféodé au substrat calcaire d'un coquillage précis. Yamasaki (1954) confirma ces observations. Conway et Cole (1977), pour leur part, décrivent deux espèces, *P. subtrumens* et *P. sanjuansis*, qui ne présentent pas de phase *Conchocelis* au cours de leur cycle.

La position de la méiose dans le cycle de l'algue est encore aujourd'hui controversée. Les travaux de Giraud et Magne (1968) et de Kito (1978) conduisent à penser que la méiose a lieu au moment de la maturation des conchospores, tandis que Miura et Kunifuji (1980), Miura et Merrill (1982) et Ma et Miura (1984) notent la présence de phase typique de méiose au niveau de conchospores en germination. Burzycki et Waaland (1987) montrent chez *P. torta* Krishnamurthy que la méiose se produit au moment des deux premières divisions cellulaires affectant conchospore en train de germer.

De nombreux sporocystes sont formés en jours courts et à des températures de 21°-27 °C. La libération des conchospores est favorisée par un cycle de jours courts et des températures comprises entre 18° et 21 °C. Dans le milieu naturel, les filaments de *Conchocelis* émettent généralement les conchospores à la fin de l'automne jusqu'au début de l'hiver. La formation des spores correspond à une activité cyclique présentant une période d'une quinzaine de jours. Leur libération se déroule dans la matinée avec un pic entre 6 h et 8 h du matin. Aucune émission n'a lieu dans l'après-midi ou dans le courant de la nuit. Ces caractéristiques remarquables furent mises à profit dans la planification des cultures : la libération des conchospores peut par exemple être bloquée en plaçant les coquilles en photopériode de jours longs. La production

de *Conchocelis* n'est pas uniquement possible qu'à partir de carpospores. Kornmann (1986) a observé dans des cultures expérimentales de thalles de *Porphyra* placés en milieu appauvri et en lumière atténuée la formation de cellules capables de donner naissance à de nouveaux filaments de *Conchocelis*.

DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTULE

Sur l'ensemble des espèces de *Porphyra*, 45 selon Kraft (1981), la plupart présente une alternance de génération de type hétéromorphe corrélativement avec une alternance du nombre de chromosomes (*P. umbilicalis*, *P. yezoensis*, *P. tenera*, *P. pseudolinearis*, *P. schizophylla*, *P. perforata* et *P. kanakaensis*). D'autres, bien que présentant le même type d'alternance, ne voient pas changer leur contenu chromosomique (*P. variegata* et *P. brumalis*). D'autres, enfin, ne présentent ni alternance de génération ni cycle sexuel apparent, la reproduction se faisant uniquement par l'intermédiaire de monospores (*P. sanjuanensis*). La conchospore germe en un jeune gamétophyte qui devient visible à l'œil nu courant octobre.

La plantule possède la propriété de se désagréger par sa partie apicale en cellules individuelles, les monospores, dont chacune générera une nouvelle plantule. Cette capacité à former des monospores varie selon l'espèce.

La croissance des thalles est fortement dépendante des conditions du milieu. Cependant, l'évolution des techniques de culture a fait reconsidérer un certain nombre de points. Ainsi, autrefois, il était admis que les eaux à faible salinité représentaient le milieu le plus favorable, ce n'est plus le cas de nos jours.

Conway (1964) relève dans la littérature un certain nombre d'observations concernant une particularité du genre *Porphyra*, à savoir l'existence de plants nains susceptibles de se reproduire par émission de monospores. Ueda (1929) a signalé pour la première fois ce phénomène chez *Porphyra tenera*. Tseng et Chang (1955) confirmèrent ces données pour la même espèce tandis qu'Hollenberg (1958) et Kornmann (1960) firent des observations identiques respectivement sur *Porphyra perforata* et *P. leucostica*. Travaillant sur *P. umbilicalis* et *P. purpurea*, Conway (1965) a montré que la formation de ces plants particuliers à partir de carpospores était dépendante des saisons, les éléments émis au mois de juin donnant exclusivement des formations naines. Leur rôle serait assimilable à une forme de résistance capable de trouver refuge dans de petites crevasses ou sur les aspérités des coquilles de bivalves.

ESPÈCES CULTIVÉES

Au Japon, à chaque espèce correspond un nom vernaculaire. Par contre, en Chine et en Corée, les *Porphyra* reçoivent l'appellation générale respectivement de «Zicai» et de «Kim». Les espèces les plus largement cultivées sont les suivantes :

Porphyra yezoensis Ueda

Connue au Japon sous le nom de «Susabi-Nori» (Figure 136), c'est originellement une algue d'eau froide vivant sur les rochers face au large, dans la zone de balancement des marées. Elle a une préférence pour les salinités élevées. Les essais de transplantation effectués par les Japonais depuis 1955 ont permis d'obtenir des plants plus eurythermes et euryhalins. Tanaka (1952) l'a décrite le long de la côte nord est du Japon, sur la côte ouest de l'île d'Hokkaido et en Corée. Elle fut introduite en Chine vers la fin des années 50 dans la région de Huanghai. L'espèce présente une très grande diversité morphologique allant de la forme ellipsoïde (de 15 cm de long sur 22 cm de large) à la forme lancéolée (de 36 cm de long sur 3 cm de large). En culture, il est préférable d'obtenir des plants présentant une forme lancéolée, ce qui permet d'accroître notablement la récolte (Miura, 1975).

La base est cunéiforme chez les plants allongés et cordiforme ou ombiliquée chez les individus plus larges. La première division longitudinale a lieu quand la plantule présente 6 à 8 cellules. C'est une espèce signalée tantôt comme monoïque tantôt comme dioïque, dont les zones fertiles sont confinées sur les bords du thalle. Les spermaties sont disposées en deux rangées verticales selon le modèle 64 (2,4,8) et les carpospores suivant l'arrangement 16 (2,2,4) (Wynne, 1971). Les jeunes frondes ont entre 3 et 10 cm de longueur à la fin de l'automne et au début de l'hiver (octobre-décembre). Elles se multiplient rapidement de manière végétative en émettant une multitude de monospores. Cette libération intense, en éliminant les parties apicales, tend à donner alors à l'algue une forme triangulaire typique. A partir de décembre, les individus deviennent fertiles. Dans le cas des thalles monoïques, la répartition des aires sexuées peut être éminemment variable, les parties mâles et femelles pouvant occuper chacune une moitié de thalle ou se présenter sous forme de lanières interpénétrantes. On peut encore observer une mosaïque formée de plages mâles et femelles.

Avant l'introduction des nouvelles méthodes de culture, *P. tenera* représentait l'essentiel de la matière première cultivée. Depuis 1950, ainsi que le rapporte Kang

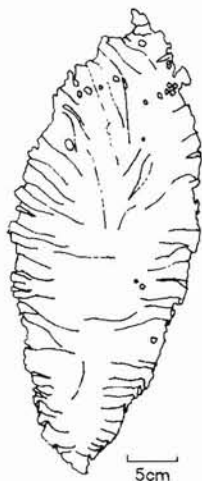


Figure 136 – *Porphyra yezoensis*, l'espèce la plus cultivée.

Elle se caractérise par une résistance accrue aux maladies et une très importante période de libération de monospores.

(1971), la nouvelle espèce sélectionnée, *P. yezoensis*, prend une place prépondérante dans la plupart des sites de culture et jusque dans les peuplements naturels traditionnellement attribués à *P. tenera*. Déjà, en 1957, Miura notait la prédominance de *P. yezoensis* en baie de Tokyo à la suite de son transfert depuis l'île d'Hokkaido aussi bien au niveau des champs cultivés que naturels. L'introduction de cette espèce en Corée à partir de 1960 entraîna également très rapidement son installation dans le milieu naturel. En certains endroits, comme l'embouchure de la rivière Nakdong dans le sud du pays, *P. yezoensis* prédomine dès 1970 dans une région où on ne relevait en 1941 que l'espèce *P. tenera*.

L'hégémonie de *P. yezoensis* trouve son explication, selon Suto (1957) et Kurogi (1961), dans les caractéristiques écologiques différentes des espèces considérées. Les conchospores de *P. tenera* sont en effet émises avant et pendant un laps de temps plus court que celui de *P. yezoensis*. Cette dernière espèce présente, en outre, l'avantage de produire des monospores d'octobre à mars et d'être plus résistante tant aux maladies qu'aux variations des conditions du milieu. Grâce à un taux de survie plus important, donc à terme une production de carpospores plus importante, *P. yezoensis* prend au fur et à mesure la place des algues autochtones (Figure 137).

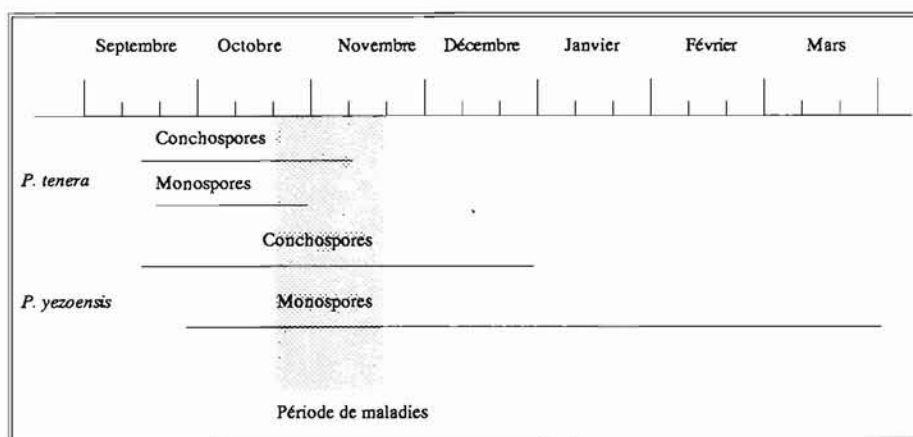


Figure 137 – Comparaison des temps d'émission des conchospores et des monospores de *P. tenera* et *P. yezoensis*.

Porphyra tenera Kjellman

Elle est commercialisée sous le nom d'Asakusa Nori au Japon (Figure 138). C'était l'algue la plus commune dans la zone intertidale. Elle est particulièrement bien adaptée aux variations de température et de salinité. *P. tenera* était particulièrement répandue dans les eaux à salinité faible, comme les embouchures de rivières, les baies et les mers intérieures.



Figure 138 – *Porphyra tenera*, espèce de référence quant aux propriétés organoleptiques des algues du groupe.

Elle fut longtemps la principale espèce cultivée puis fut supplantée par *P. yezoensis*.

Quand les cultivateurs ont commencé à sélectionner les plants en fonction de la qualité des produits et de la rapidité de croissance, elle s'est vue supplantée par *P. yezoensis* surtout depuis l'introduction des cultures flottantes faisant appel de manière importante à la production de monospores. En effet, les plants de *P. tenera* ne sont susceptibles de fournir des monospores que jusqu'à une taille de 1 à 2 mm contre 2 cm pour *P. yezoensis*.

La forme de l'algue est généralement lancéolée ou linéaire. Les bords présentent des ondulations très régulières ; la taille peut varier de 17 cm de long sur 1 cm de large à 1 m de long sur 20 cm de large. La base est ronde ou cunéiforme. Elle offre une couleur pourpre pouvant tendre tantôt vers le rouge tantôt vers le bleu. En section transversale, les cellules mesurent de 15 à 25 μm de hauteur et 15 à 25 μm de diamètre. En règle générale, on observe des individus monoïques. Les spermatocystes et les oocystes se forment le long du bord de l'algue, puis gagnent peu à peu l'ensemble du thalle. Les spermatocystes se présentent en longues bandes décolorées au milieu d'oocystes fortement colorées. Parfois la partie mâle se développe en premier, ce qui aboutit à une séparation franche des aires sexuées. Chaque spermatocyste contient 64 spermatis et chaque oocyste 8 carpospores. Dans les eaux oligotrophes, la lame devient jaunâtre : elle n'a alors qu'une faible valeur commerciale. Bien que supplantée par le « Susabi-Nori », *P. tenera* reste la référence du point de vue de la qualité.

Porphyra pseudolinearis Ueda

Cette espèce croît également dans la zone de balancement des marées, face au large et demande à être baignée par des eaux à salinité élevée. Elle est principalement cultivée dans les régions où elle se trouve de manière endémique (préfecture de Miyagi). Contrairement aux deux espèces précédentes, la production de monospores est absente. Ceci conduit à des cycles de culture extrêmement courts, la récolte des plants laissant les supports complètement à nu.

Porphyra kuniedai Kurogi

C'est une algue très courante sur les côtes du nord-est pacifique. D'aspect cunéiforme, elle se caractérise par des plis profonds allant des bords de la lame jusqu'à

la base. La taille moyenne oscille entre 8 et 10 cm de longueur sur 4 à 13 cm de largeur. L'espèce est monoïque et les parties fertiles mâles se développent sous la forme de fins rubans normalement au bord de la lame. La libération des carpospores est relativement restreinte tant en quantité que dans le temps. Ceci pose quelques problèmes au niveau de l'ensemencement des coquilles mais est compensé par une libération extrêmement abondante de monospores durant toute la vie de l'algue, même au stade adulte.

Porphyra akasaki Miura

Comme pour *P. pseudo linearis*, la culture de cette espèce est limitée à certaines baies du Japon, où elle se développe de manière endémique (Préfecture de Miyagi). De forme très variée, d'elliptique à linéaire en passant par lancéolée, le thalle est essentiellement caractérisé par des ondulations marginales très importantes. Les individus sont dioïques, les femelles étant plus larges que les mâles. Seuls les jeunes stades (0,1 à 1 mm) ont la capacité de former des monospores. Les oosphères occupent la totalité de la surface supérieure du thalle femelle alors que les spermato-cytes se limitent à un liseré jaunâtre à la périphérie du thalle mâle.

Porphyra seriata Kjellman

Les algues de cette espèce vivent préférentiellement dans les eaux très salées de la zone intertidale. On les voit souvent apparaître de février à avril sur les filets de culture de *P. tenera* ou *P. yezoensis* dont elles diminuent à ce moment la qualité en raison de reflets verdâtres qu'elles vont provoquer dans le produit fini. La forme générale de la lame est orbiculaire, ne subissant que peu de variations d'un individu à l'autre, avec des ondulations très marquées sur l'ensemble du thalle. L'algue est monoïque avec à maturité des aires sexuelles mâles à forme quadratique de 1 cm sur 1 cm.

Porphyra haitanensis Chang et Zeng Baofu

Endémique en Chine, *P. haitanensis* (Figure 139) représente la principale espèce cultivée dans le sud du pays. Son aire de répartition s'étend de la province de Fujian à celle de Zhejiang. Le thalle possède une forme allongée, lancéolée à subovale, une couleur rouge-verte, parfois parsemée de teintes brunâtres. Il vit sur les rochers des parties supérieure et moyenne de la zone intertidale ; il se développe de préférence dans les endroits soumis à un hydrodynamisme élevé. L'espèce est monostromatique. Toutefois, certaines parties peuvent présenter deux couches cellulaires. Dans les peuplements sauvages, la longueur totale varie de 12 à 18 voire 22 cm pour une largeur de 5 à 8 cm. Les plants cultivés sont en général plus longs et plus larges. Tseng (1983) signale des lames de 440 cm de longueur. En coupe transversale, les cellules

Figure 139 – *Porphyra haitanensis*, espèce d'eau tempérée chaude cultivée dans le sud de la Chine où elle remplace avantageusement *P. yezoensis*.



présentent les dimensions suivantes : 35 à 50 μm de hauteur et 15 à 20 μm de diamètre. On note la présence d'un chromatophore en étoile, rarement de deux. Les cellules rhizoïdales possèdent un aspect arrondi.

P. haitanensis est généralement dioïque, rarement monoïque. Dans ce dernier cas, les parties mâles et femelles se trouvent de part et d'autre d'une ligne pouvant être droite, courbe ou beaucoup plus tortueuse. Les spermatocystes contiennent entre 128 et 256 spermatis et les oocystes de 16 à 32 carpospores.

COMPOSITION CHIMIQUE

Porphyra étant principalement utilisée sous une forme séchée, les procédés de transformation ont pour objectif la conservation des qualités nutritionnelles et diététiques de l'algue.

Une des caractéristiques les plus remarquables de cette espèce concerne sa teneur en protéines qui varie de 25 % à 50 % du poids sec (Nisizawa 1987) en fonction de la qualité du produit. Les polysaccharides sont également présents en grande quantité (Tableau 29). Un pourcentage élevé en vitamines et en sels minéraux essentiels en augmente encore la valeur.

Tableau 29 – Composition chimique de *Porphyra tenera* en % par rapport au poids sec selon différents auteurs.

(Nisizawa, 1987 ; Indergaard, 1986 ; Miura, 1975)

Composés	Nisizawa	Indergaard	sup(Miura)	med(Miura)	inf(Miura)
Protéines	43,6	33-47	35,6	34,2	29
Lipides	2,1	0,7	0,7	0,7	0,6
Glucides fibres	2,0	4-7	4,7	4,8	7,0
autres	44,4	40	39,6	40,5	39,1
Cendres	7,8	8-16	8	8,7	10,9

PROTÉINES ET ACIDES AMINÉS

Le taux en azote est compris dans une fourchette allant de 4,6 à 7,5 %, ce qui place *Porphyra* parmi les algues macrophytes les plus riches. On note en général une teneur importante en arginine (Tableau 30), acide aminé qui se trouve plutôt en grande quantité dans les protéines d'origine animale. Les teneurs en lysine sont par contre très faibles et peuvent être d'un point de vue nutritionnel un facteur limitant. Les protéines des parois cellulaires des *Conchocelis* se caractérisent par leur haute teneur en arginine, en histidine et en acide aspartique, alors que les cellules de la phase gamétophytique sont plus riches en alanine et en glycine (Craigie, 1990).

La saveur particulière des feuilles de *Porphyra* est liée à l'abondance d'alanine, d'acide glutamique, d'acide aspartique et de glycine (Noda *et al.*, 1981). Selon Na-

Tableau 30 – Teneur en acides aminés liés et libres de *Porphyra* sp. (Nisizawa, 1987 ; Fujiwara, Arasaki, 1984).

Acide aminé	lié (N.6,25) en %*	libre en µg par g*
Alanine	9,92a-7,4b	15280a
Arginine	5,92-16,4	150
Acide aspartique	8,48-7	3220
Acide glutamique	9,28-7,2	13300
Cystine	0,3	-
Glycine	6,88-7,2	240
Histidine	1,18-1,4	100
Isoleucine	4-4	200
Leucine	7,68-8,7	310
Lysine	2,56-4,5	120
Méthionine	3,36-1,7	20
Phénylalanine	5,28-3,9	70
Proline	4,64-6,4	40
Sérine	4,8-2,9	370
Thréonine	3,2-4	460
Tryptophane	1,1-1,3	trace
Tyrosine	2,4-2,4	130
Valine	9,28-6,4	150
Taurine	-	12100

* de poids sec

kamura *et al.* (1968), il existe une synergie entre ces acides aminés et l'acide isocinique renforçant encore la saveur du produit. Le goût légèrement sucré est attribué à l'alanine et, dans une mesure moindre, à la glycine (Mac Lachlan *et al.*, 1971). Un acide aminé sulfaté, la taurine, est également présent en quantité extrêmement importante, plus de 1,2 % (Noda *et al.* 1975). Tsuji *et al.* (1981, 1983) ont démontré l'action bénéfique de cet amino-acide dans la régulation du taux de cholestérol et le traitement des calculs biliaires, notamment en combinaison avec l'arginine pour former la taurocyamine (Nisizawa, 1987).

Les pourcentages respectifs des acides aminés sont relativement proches de ceux de l'albumine de l'œuf de poule pris comme référence. Les rapports acides aminés essentiels sur protéines totales sont de 3 206 pour *Porphyra* contre 3 040 et 2 890 respectivement pour l'œuf et le lait maternel. D'après les essais de digestibilité, les protéines hydrosolubles de *Porphyra* seraient moins bien dégradées que celles des plantes terrestres (Tableau 31). En reprenant la conclusion de Fujiwara-Arasaki *et al.* (1984), il semble que si les protéines des végétaux marins sont de meilleures qualités, leur digestibilité est par contre moindre.

Tableau 31 – Digestibilité des protéines hydrosolubles de *Porphyra tenera*.

	pepsine (%)	pancréatine (%)	pronase (%)
<i>Porphyra</i>	56,7	56,1	78,4

GLUCIDES

Les glucides de réserve se présentent sous la forme d'amidon floridéen dont la structure se rapproche de celle de l'amylopectine plutôt que celle du glycogène. Cet amidon présente la particularité de n'être décomposable que par la β -amylase, ce qui le rend peu intéressant pour ce qui concerne sa valeur nutritive vis-à-vis des hommes. L'isofloridoside (galactosylglycérol), ayant un goût très proche du saccharose, participe très certainement à la saveur sucrée des « feuilles » de *Porphyra*. La teneur en isofloridoside semble très liée aux conditions du milieu ; elle s'abaisse lors de précipitations importantes (Tableau 32).

Tableau 32 – Composition en galactosylglycerol de certaines espèces.

Espèce	Date de récolte	$\mu\text{M/g sec}$ isofloridoside	$\mu\text{M/g sec}$ floridoside
<i>P. yezoensis</i>	début mars 69	355	170
	mi mars 69	163	126
<i>P. pseudolinearis</i>	début mars 69	424	214
	mi avril 69	387	241

Les polysaccharides structuraux chez *Porphyra* ne sont pas cellulosiques (Frei et Preston 1962), mais appartiennent au groupe des galactanes sulfatés comme le β 1-4 xylane et le β 1-4 mannane. La structure du mannane, en ruban, est par ailleurs très proche de celle de la cellulose, ainsi que l'a démontré Rees (1977), mais avec une flexibilité plus importante de l'hélice spatiale. Les cellules de la phase *Conchocelis* synthétisent les mêmes polysaccharides que les lames, mais à un degré moindre (MacLachlan, 1971).

La paroi cellulaire et la matrice intercellulaire renferment un polysaccharide non gélifiant présentant une faible teneur en agarose et une fraction importante en galactane sulfaté (Batey *et al.*, 1973). Sa structure chimique est à mettre en parallèle avec des polysaccharides sulfatés comme le funorane ou le laurenciane (Nisizawa *et al.*, 1987). Cependant, en extraction alcaline, transformant le galactopyranose en 3,6 anhydrogalactopyranose, on obtient un polymère gélifiant correspondant à un agar de qualité tout à fait moyenne.

Ayant provoqué des tumeurs par le sarcome 180, Hirase et Watanabe (1972) ont pu démontrer l'effet inhibiteur du porphyrane sur le taux de croissance des cellules oncogènes. Yamamoto et Maruyama (1985), en administrant à des rats par voie orale, de la poudre de *Porphyra* à raison de 2 % de leur ration alimentaire, ont empêché le développement de tumeurs à la suite de l'administration de 1,2-diméthylhydrazine.

LIPIDES

Chez *Porphyra* sp. la teneur en lipides ne dépasse pas 2 à 3 % ce qui, pour des Rhodophycophytes, représente un pourcentage relativement important. Une grande proportion se trouve sous la forme d'acides gras insaturés, principalement en C₁₆ (Pohl et Zurheide, 1979 ; Kayama *et al.*, 1983), comme l'acide palmitique et surtout en C₂₀, comme l'acide eicosapentanoïque (Araki *et al.*, 1986). Ceci marque une différence avec les plantes supérieures chez qui l'acide α linoléique est l'acide gras insaturé prépondérant (Arasaki *et al.*, 1983). Une « feuille » de *Porphyra* contient environ 30 à 45 mg d'acide eicosapentanoïque (Kayama *et al.* 1983). Cette molécule jouerait un rôle important dans la prévention de l'arthériosclérose (Dyerberg *et al.*, 1978) et, en tant que précurseur des prostaglandines animales, élèverait la valeur nutritive du produit (Ohno et Hara, 1981).

VITAMINES

On peut constater dans le tableau 33 que *Porphyra* possède une teneur très importante, en vitamines A, 20 fois plus élevée que celle du poivron, et dix fois plus forte que celle des épinards (Arasaki et Arasaki, 1983). Le contenu en vitamine C est supérieur à celui que l'on trouve dans les oranges et celui en vitamine B₁₂ est

Tableau 33 – Teneurs en vitamines de *P. tenera* et besoins journaliers de l'alimentation humaine.

Vitamines	A UI	B1*	B2*	Niacine*	C*	B6*	B12*	Acide folique
Arasaki, 1977								
qualité supérieure	44500	0,25	1,24	10	20	-	-	-
qualité moyenne	38400	0,21	1	3	20	1,04	13-29	8,8
qualité inférieure	20400	0,12	0,89	2,6	20	-	-	-
Miura, 1975								
qualité supérieure	33000	0,25	1,24	10	2	-	-	-
qualité moyenne	30000	0,21	1	3	2	-	-	-
qualité inférieure	17000	0,12	0,89	3	2	-	-	-
Besoins journaliers (DHSS 1979)	0,3-1,2 mg	0,3-1,3 mg	0,4-1, mg	-	20-60 mg	-	-	-

* : mg pour 100 g (poids sec)

comparable au niveau observé dans les viscères de mammifères (Nisizawa, 1987). Les données concernant la vitamine A sont exprimées en capacité rétinol (conversion du β carotène en vitamine A). Les besoins journaliers en A, B1 et B2 peuvent être satisfaits par une consommation de 10 g (poids sec) de *Porphyra* par jour. La qualité du contenu vitaminique du nori commercial se reconnaît à la couleur et au goût de la « feuille ». La préservation de la vitamine C exige que le produit soit conservé à l'abri de la lumière et au sec.

MINÉRAUX

Les teneurs moyennes des *Porphyra* en minéraux sont rapportées dans le tableau 34 avec le rôle que chacun est supposé jouer dans la cellule.

Les rapports de concentration des différents minéraux dans l'eau de mer par rapport à celles des tissus de l'algue reflètent les besoins de celle-ci et indiquent quels peuvent être les facteurs limitants dans les cultures. Ainsi, l'azote, le phosphore, le fer, le manganèse et le zinc sont généralement en-deçà des doses optimales (Deboer, 1981). Selon Noda et Horiguchi (1971), le zinc jouerait un rôle important dans la synthèse protéique de *Porphyra*. Ces auteurs ont démontré qu'en culture artificielle l'optimum de croissance est obtenu pour des teneurs de 3 mg l⁻¹ de zinc. Des déficiences en zinc se sont traduites par une baisse de croissance, une diminution de la synthèse de chlorophylles, une réduction de la teneur en phycobiline, avec pour corollaire une diminution de l'activité photosynthétique. L'apport d'iode permet, d'après Iwasaki (1961), de stimuler la phase *Conchocelis* de *Porphyra tenera*.

Les algues marines contiennent des quantités non négligeables d'arsenic, principalement sous une forme organique et plus particulièrement d'arsénosucres. Pour ce qui est de *Porphyra* sp., Shiomi (1990) a administré à des souris de l'arsenic organique provenant de « feuille » de Nori. Il a constaté que 86 % sont éliminés par les fécès et 13 % par les voies urinaires. Dans les fécès, il s'agit surtout d'arsénosucres. Dans les urines, on détecte 3 autres composants arséniqués, acide méthylarsénique,

Tableau 34 – Teneur en minéraux chez *Porphyra linearis* (Nisizawa, 1987 ; Arasaki, 1983) et dans l'eau de mer. Les données sont exprimées en $\mu\text{g g}^{-1}$

Elément	Nisizawa	Arasaki	Eau de mer	Rôle	Besoin quotidien
Ca	4 400	4 700	412	structural, activation d'enzymes, transport d'ions	1,1 g
P	6 500	-	0,068	structural, transfert d'énergie	1,4 g
Fe	130	230	0,003	groupes actifs dans les molécules de porphyrines et dans les enzymes	16 mg
K	24 000	-	406	Régulation osmotique, contrôle du pH, conformation des protéines	3,3 g
Mn	20	-	0,001	Transport d'électrons dans le photosystème II, maintien de la membrane chloroplastique	3,7 mg
Zn	100	-	0,004	Enzymes, métabolisme des auxines, structure des ribosomes	13 mg
Cu	14,7	-	0,002	Transport des électrons, enzymes	3,5 mg
I	5	-	60	-	-

acide di-méthylarsénique et arsénobétaïne, signes de l'existence d'une deuxième voie métabolique pour ce minéral. Le manganèse, de par son rôle dans la photosynthèse, est un élément essentiel. Bien qu'il n'existe que peu de données sur cet élément, Iwasaki (1967) a obtenu dans des cultures en « batch », une augmentation de la croissance de *Conchocelelis* pour des milieux en contenant de 55 à 300 $\mu\text{g l}^{-1}$.

LES PROCÉDÉS DE CULTURE

Les algues du genre *Porphyra* présentent des variations importantes dans leur cycle. Celles qui font l'objet d'une culture passent cependant toujours par une phase macroscopique économiquement intéressante pendant la période hivernale et une propagation par *Conchocelelis* durant l'été. Les techniques de culture adoptées par la majorité des cultivateurs depuis une vingtaine d'années comportent deux étapes (Figure 140).

– La production en éclosérie de *Conchocelelis* sous conditions contrôlées : cette procédure a débouché sur l'utilisation du « free-living », ce qui a permis de réaliser la sélection de souches performantes et l'extension des exploitations loin des sites de développement naturel.

– Le développement des thalles en mer qui a favorisé la création de champs au-delà de la zone intertidale, phase qui a profondément évolué ces dernières années.

LA PRODUCTION DES *CONCHOCELIS*

Développement sur les coquilles à partir de carpospores

Dans l'ensemble des pays producteurs, des techniques analogues sont employées pour la culture des *Conchocelis*. Les thalles devenant généralement matures à partir de décembre, la libération conséquente de carpospores commence en janvier pour

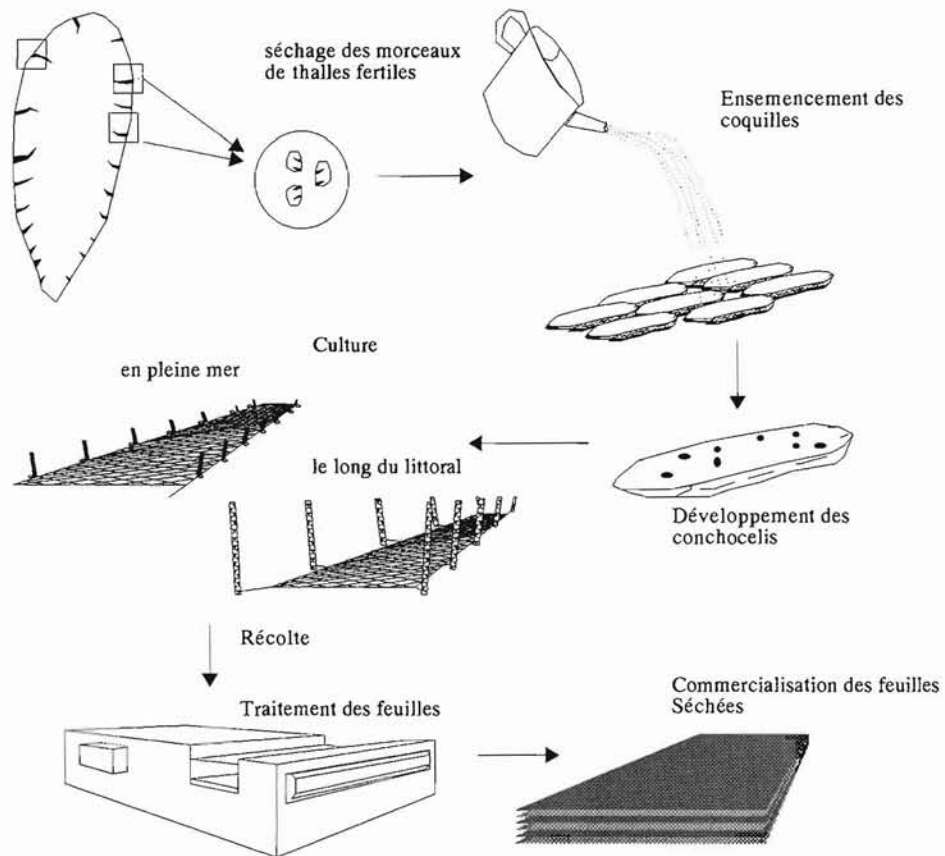


Figure 140 – Différentes étapes de la production.

s'achever vers avril au Japon et Corée. En Chine du sud, la collecte des carpospores a lieu début mai.

La culture peut commencer quand la température de l'eau de mer avoisine 10 °C. En dessous de 5 °C, on n'observe pas de développement de *Conchoceleis*.

Support calcaire

Les supports utilisés pour le captage des carpospores sont des coquilles d'huîtres ou de *Pecten* au Japon et en Corée ou de *Merethrix merethrix* en Chine en raison de leur abondance et de leur aptitude à promouvoir une bonne croissance des filaments perforants. Chez tous les bivalves, on ne retient que la partie plate se prêtant mieux au nettoyage. Les coquilles sont, au préalable, énergiquement brossées puis stérilisées par un passage de 20 mn dans l'eau bouillante. Les Japonais ont recours depuis une dizaine d'années à des substrats artificiels fabriqués à partir de feuilles de polyvinyle recouvertes de granules de calcite (Trono, 1986) pour pallier l'insuffisance de coquilles naturelles.

Solution de carpospores

Dans un premier temps, une solution de carpospores est préparée en immergeant, pendant 4 à 5 heures et sous une illumination de 40 à 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, des morceaux de thalles fertiles, préalablement séchés pendant une nuit. Il est également possible de broyer des morceaux de lames fertiles dans un mortier et de filtrer cette solution plusieurs fois (Robinson, 1986), ou plus simplement de répartir une certaine quantité d'algue séchée sur les coquilles. Celles-ci sont alignées dans des bacs et placées sous 5 cm d'eau. Dans le cas de l'utilisation de morceaux de thalles séchés, il faut en moyenne entre 15 et 150 g d'algues pour des bassins de 3,3 m².

La suspension de carpospores permet de mieux contrôler la quantité à répartir sur les coquilles. Après avoir estimé la superficie du bac il faut évaluer la dilution à effectuer sur le filtrat de carpospores pour approcher une densité de 100 individus par cm² (200 à 300 ind. cm⁻² en Chine). La détermination de la quantité Q de filtrat à verser par bac d'ensemencement se fait de la manière suivante. Cinq ml de filtrat sont dilués dans 5 cc d'eau. On prélève une goutte qui est examinée sous microscope au grossissement $\times 150$. Si A₁ est le nombre de cellules que l'on compte, Q est donné par la relation :

$$Q \text{ cc} = B \times C/A.$$

où A₁ = nb de cellules au grossissement $\times 150$
A = $2 \times A_1 \times 10^4$ = nb de cellules par millilitre
B = surface du bac de culture en cm²
C = nb de carpospores désirées par cm²
Q = volume de filtrat à prélever pour semer B cm²

La solution de carpospores est répartie le plus uniformément possible au-dessus des coquilles à l'aide d'une seringue. L'aspersion se fait en mars. Pendant la première quinzaine, les bacs sont maintenus à l'ombre à une température de 10 °C, ce qui favorise la fixation des carpospores sur les coquilles et la pénétration des premiers

filaments de *Conchocelis*. Afin de noter le nombre de points de pénétration, on procède à un test au « vert malachite » sur un fragment de coquille. Le nombre de points verts apparaissant à l'observation sous binoculaire correspond à autant de perforations de *Conchocelis*. Il est également possible d'utiliser de l'iodure de zinc qui colore ces dernières en marron. Les meilleurs résultats sont obtenus si la salinité est maintenue au-dessus de 26 ‰, la température comprise entre 10° et 15 °C et l'illumination entre 10 et 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Une exposition directe aux rayons du soleil est à éviter.

Bassins. Selon la stratégie adoptée, on fait appel soit à des bacs de dimensions restreintes : 51 × 36 × 30 cm au Japon, 60 × 40 × 15 cm en Corée, où les coquilles sont rangées à plat et côte à côte, soit à des bassins plus importants (dimensions : 360 × 180 × 60 cm) où les coquilles sont suspendues en chapelets. Ce dernier type de bassin peut accueillir jusqu'à 10 000 coquilles. Il est nécessaire de retourner périodiquement les lignes de coquillages à raison d'une ou deux fois par mois afin que tous les *Conchocelis* reçoivent la même quantité de lumière.

Chaque structure présente un certain nombre d'avantages et d'inconvénients. Ainsi, l'utilisation de grands bassins permet de bien contrôler les variations de température et de salinité ; mais, si une infection se déclare, le nombre de coquilles affectées sera bien plus important qu'avec les petites unités de culture.

Conditions physicochimiques. En Corée, l'apport de nutriments est effectué sous la forme d'urée, à raison de 1 g pour 10 l d'eau de mer. En Chine, les teneurs en nitrates et en phosphates sont maintenues à 0,1 mg-atome N (KNO_3) et 0,01 mg-atome P (KH_2PO_4). Les changements de milieu se font en fonction de la couverture en diatomées sur les coquilles et de l'évolution du pH de l'eau. Si le pH dépasse 8,5, le milieu doit impérativement être renouvelé. Un brossage énergique sous un jet d'eau douce permet d'éliminer efficacement les épiphytes sans nuire aux cellules de *Conchocelis*, à l'abri au sein des coquillages. Le nettoyage des coquilles doit être pratiqué tous les quinze jours en moyenne.

Il est possible d'assurer un développement harmonieux des filaments de *Conchocelis* en établissant un équilibre entre température et luminosité. La figure 141 donne une représentation graphique de la relation optimale entre ces deux paramètres (Hue, *com. pers.*). En général, le développement de blooms de phytoplancton traduit un éclaircissement trop important. Dans ce cas, une réduction de l'illumination, un brossage des coquilles et un changement de milieu s'avèrent nécessaires. Le tableau 35 résume l'évolution de la culture sur coquilles des *Conchocelis* en Corée.

Évolution des Conchocelis. Un mois après l'ensemencement, il est possible de voir à l'œil nu de petites taches rondes de couleur sombre, preuve du développement des cellules à l'intérieur du substrat. La croissance des filaments est suivie périodiquement en trempant pendant 30 mn des morceaux de coquilles dans la solution acide dite de « Pereni » composée de 40 cc de HNO_3 (5 %), 30 cc de CrO_3 (0,5 %), 30 cc d'alcool (95 %). Au bout de ce laps de temps, le calcaire superficiel est dissout et

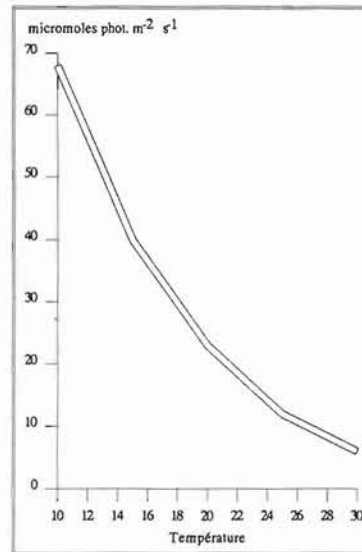


Figure 141 – Relation température-luminosité permettant d'obtenir un développement harmonieux des filaments de *Conchocelis* dans les coquilles, d'après Hue (*com. pers.*)

Tableau 35 – La culture du *Porphyra* en Corée.

MOIS	ETAT DES CULTURES	CONTROLE TEMPERATURE DE L'EAU
Février à Mars	Pénétration des carpospores dans les coquilles	Température de l'eau de 10° à 15 °C
Mi-mars à avril	Croissance des filaments de conchocelis	Température de l'eau entre 16° et 24 °C)
De mai à juin	idem	Formation des sporocystes quand température entre 18° et 25 °C
De juillet à août	idem	Prolifération des sporocystes Température doit être inférieure à 28 °C
Septembre	Maturation des filaments de conchocelis Libération des conchospores	Température comprise entre 24° et 22 °C

la pellicule formée par l'enchevêtrement de filaments de *Conchocelis* peut être délicatement prélevée et observée sous microscope. Il est possible de subdiviser la période de culture en trois phases : développement végétatif, croissance des sporocystes et formation des conchospores.

Développement végétatif – Jusqu'en mai, la température se situant entre 15° et 20 °C, on conserve des illuminations comprises entre 40 et 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en photopériode de jours longs (14-16 h). Les filaments de *Conchocelelis* connaissent une croissance intense au sein du substrat, ce qui se traduit macroscopiquement par une augmentation du diamètre des taches parsemant les coquilles. L'idéal est d'obtenir une ou deux colonies par cm^2 ; on évite ainsi les problèmes d'encombrements stériques qui ne manqueraient d'apparaître dans le cas de surdensité. Un aspect tacheté et un toucher lisse de la coquille (par opposition à granité) sont les signes d'un ensemencement et d'un développement corrects.

Formation des sporocystes – A partir de juin, la température commence à croître de manière importante. Il est nécessaire surtout en juillet-août de ne pas la laisser dépasser 28 °C. Cette phase correspond à la période de formation des sporocystes. La luminosité est maintenue à un niveau assez bas (10-20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en Corée). L'évolution des cellules est surveillée durant la période estivale, afin de pouvoir détecter à temps les possibles altérations liées à des infections ou à des facteurs abiotiques. Il est très important à ce stade de doser la quantité de lumière administrée aux coquilles de façon à éviter l'apparition de sporocystes avant le pic de température estival tout en favorisant l'accumulation de réserves qui seront ensuite nécessaires à la sporogénèse. En Chine, les cultivateurs veillent à ne pas dépasser 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en juillet puis descendent à 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ après la mi-août, ce qui conduit à la formation d'un maximum de sporocystes.

Sporogénèse – En septembre, intervient la troisième phase. La température de l'eau de mer commence à décroître, passant en moyenne de 28° à 24-22 °C à la fin du mois. Afin d'obtenir la maturation des sporocystes, on maintient l'intensité lumineuse très basse et on passe à une photopériode de jours courts avec 8 ou au maximum 10 h de lumière. Les conchospores apparaissent alors vers la fin septembre et sont émises massivement dans la première quinzaine d'octobre. Le devenir des cellules de *Conchocelelis* est étroitement dépendant des conditions de culture et plus particulièrement de la photopériode (Dring, 1967 ; Rentschler, 1967). L'effet stimulateur des jours courts sur la production de conchospores fut d'abord observé par Kurogi (1959) puis confirmé par Iwasaki (1961) en culture in-vitro. Ceci correspond d'ailleurs au comportement de l'algue dans le milieu naturel, les individus macroscopiques étant habituellement absents pendant la saison chaude et réapparaissant à partir d'octobre (Kurogi, 1961), tandis que la libération des conchospores est observée en septembre et en octobre (Kurogi et Hirano, 1956).

L'application de photopériodes en jours longs (> 10 heures) favorise la croissance des filaments et au-delà de 12 h de lumière quotidienne, on note un effet inhibiteur sur la production de conchospores. Iwasaki *et al.*, en 1963, expérimentant des photopériodes en jours longs sur des *Conchocelelis*, nota que ces derniers produisaient des structures cellulaires donnant naissance à de nouvelles colonies de *Conchocelelis*. La chronologie des opérations effectuées dans les écloseries coréennes, ainsi que les effets des paramètres les plus importants sont reportés dans le tableau 36 (Hue 1990, *com. pers.*). Le tableau 37 résume les conditions de culture de la phase *Conchocelelis* appliquées au Japon.

Pour la Chine, Tseng (1983) préfère celles rapportées au tableau 38.

Tableau 36 – Chronologie des opérations de culture de *Conchocelis* en Corée (Hue, *com. pers.* 1990).










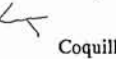
MOIS		FEVRIER	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPTEMBRE	
Evolution des conchocelis		Contrôle de la croissance des conchocelis			Apparition des sporocystes et développement		Maturation des sporocystes			
aspect des colonies et des coquilles	Bonnes conditions			Couleur brun-rouge	Couleur sombre		 Aspect sombre et violet. Formation de sporocystes à la surface		 Emission des conchospores	
	Manque de lumière						 Coquille de couleur sombre mais mate			
	Excès de lumière	Rouge clair		Brun clair		couleur vert-jaune				
		Surface de la coquille type peau de requin								
	Beaucoup de problèmes avec développement intempestif de diatomées Couleur de la coquille :verte									
Manque de N,P,K	Pas de coloration	Vert clair	Vert							
Mode opératoire	En culture suspendue retournement permanent			2 x par mois				1 x par mois		
	Nettoyage	Rien	1 x par mois		2 x par mois		Rien		2 x par mois	
	Changement d'eau		Remise à niveau							
	Equilibre par addition d'eau douce		Remise à niveau							
	fertilisant	Adapté à la couleur des coquilles				Complément en faible quantité		Rien		
	divers	Contrôle temp. -position des coquillages - Aération de la pièce							Avant l'ensemencement contrôle des param. temp., lumière, ph	
Condition de culture	TC milieu	15° C								
	Densité eau de mer	27 à 33 ‰								
	ph	8 - 8,8						Si ph > 8,8 changer l'eau		
	lumière	horizontal	40-60	40-60	40-60	30-40	20-30	20-30	10-20	10-20
suspendu		60-80	60-80	60-80	40-60	40-60	40-60	20-40	20-40	

Tableau 37 – Les conditions de culture de *Conchoceleis* appliquées au Japon.

	Croissance du <i>Conchoceleis</i>	Formation des sporocystes	Maturation
Température	17-19°C	25-28°C	20°C
Longueur de jour	12 heures	8 heures	8 heures
Illumination	18-20 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	14-18 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	

Tableau 38 – Les conditions de culture de *Conchoceleis* appliquées en Chine.

	Croissance végétative	Formation des sporocystes	Formation des conchospores
Température	20-25	20-25	15-20
Photopériode (Jour)	14-24	8-10	8-10

Développement par « free-living »

Obtention des carpospores – Une des phases les plus délicates lors des opérations de culture de *Conchoceleis* consistait à obtenir la libération massive de carpospores à partir d'individus prélevés dans le milieu naturel. Ceci limitait géographiquement l'implantation des écloséries aux environs immédiats des aires de développement naturel des espèces cultivées. En outre, cette méthode ne pouvait éviter la contamination du milieu par une grande variété de compétiteurs. Une technique mise au point dans les années 70 permet de résoudre ces problèmes : elle consiste à obtenir, à partir d'un petit nombre de carpospores, une grande quantité de filaments de *Conchoceleis* dans des conditions unialgales : le « free-living ». Autre avantage, on peut, à partir d'un même individu sélectionné pour ses qualités de texture, de goût et de croissance, assurer par multiplication des *Conchoceleis* une descendance infinie. En Corée, cette technique est utilisée depuis 1975 et près de 30 % des cultivateurs l'ont adoptée.

Pour disposer de carpospores destinées au « free-living », des frondes matures sont prélevées dans la nature et déjà soigneusement rincées à ce moment-là. Dans le cas d'espèces monoïques, on ne s'intéresse bien évidemment qu'aux plants femelles, reconnaissables au liseré de coloration rouge, contrairement aux mâles présentant des franges blanches. Au laboratoire (Figure 142), les parties fertiles sont découpées, lavées et brossées dans onze baignoires d'eau de mer stérile, à l'aide d'une brosse à poils souples, afin d'éliminer au maximum les épiphytes. La dernière opération consiste en un trempage dans de l'eau distillée pendant 30 sec à 1 mn. Suivent 5 rinçages en eau de mer stérile. Les fragments d'algues sont étendus sur une toile à blutter et mis à l'air à l'obscurité à 15 °C. Cette période de déshydratation varie de 3 à 24 heures en fonction du nombre et de la taille des morceaux. Il est conseillé de choisir des plants de petite taille qui se révèlent bien plus productifs que les grands. Quand la siccité du produit est que de l'ordre de 60 %, les parties fertiles (une dizaine de grammes) sont immergées dans 300 à 500 cc d'eau de mer stérile enrichie. Une agitation assez longue est nécessaire pour provoquer l'émission des carpospores

(3 à 6 heures). Le suivi au microscope permet de déterminer le rendement de l'opération. S'il s'avère que la densité de carpospores obtenue est trop faible, on peut procéder une nouvelle fois à l'opération de séchage.

Milieux de culture – Après filtration, la suspension contenant les carpospores est enrichie par adjonction d'un milieu de culture et quelques gouttes sont dispersées dans un certain nombre de boîtes de Pétri. Trois milieux sont utilisables, le ESP et ASP12 de Provasoli ainsi qu'un milieu plus simple n'amenant que les éléments essentiels (SWM III modifié). Leur composition est donnée dans le tableau 39. Souvent 2 à 3 $\mu\text{g l}^{-1}$ d'oxyde de germanium sont introduits dans le milieu afin de prévenir le développement de diatomées. L'ensemble de l'opération se déroule sous un éclairage de 40 à 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et à une température comprise entre 15° et 20 °C.

Développement des filaments – Les carpospores germent sous un éclairage faible et indirect de 10 à 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Au bout de 20 à 30 jours, on peut observer les *Conchocelis* à l'œil nu sous forme de petites boules d'un diamètre de 0,2 à 0,8 mm. Les cultures non contaminées sont sélectionnées et transférées dans des structures plus volumineuses (ballons, tubes, sacs...) de 10, 20 ou 30 litres, en conservant le même milieu de culture et en créant un bullage approprié (assez important pour maintenir les filaments en suspension, mais assez modéré pour éviter une trop forte évaporation). L'ensemble de cette technique est résumé dans la figure 142.

Une autre méthode, plus sélective, consiste à cultiver les carpospores dans des demi-coquilles d'œufs. Après la libération des carpospores, comme décrit précédem-

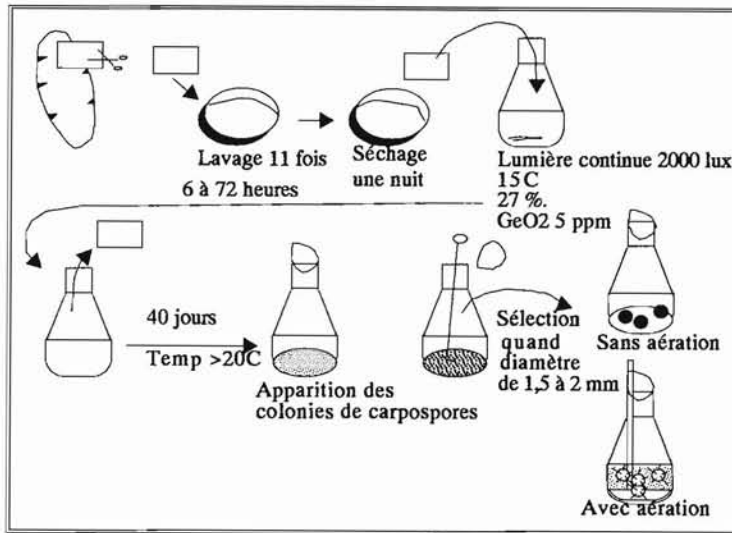


Figure 142 – Le « free-living » *Conchocelis*.

Cette méthode a permis le développement des cultures en dehors des sites de production naturelle.

Tableau 39 – Composition des trois milieux de culture utilisés lors de la culture en « free-living » des *Conchoecelis*.

ASP 12		SII sol (pour 1 ml)		PII	
H2O	1000 ml	NaBr	1,2 mg	EDTA	1 g
NaCl	28 g	AlCl3 6H2O	1,2 mg	H3BO3	1,144 mg
MgSO4 7H2O	7 g	SiCl2 6H2O	0,6 mg	MnCl2 4H2O	145 mg
MgCl 6H2O	4 g	Na2MoO4 2H2O	0,12 mg	FeCl3 6H2O	50 mg
KCl	0,7g	RbCl	0,03 mg	ZnCl2	10,5 mg
CaCl2 2H2O	1,5g	KI	1,5 mg	CoCl2 6H2O	4 mg
NaNO3	0,1g			H2O	1000 ml
K3PO4	10 mg				
Na2Glycérophosphate	10 mg				
Na2SiO3 9H2O	150 mg				
Vitamine B1	0,2 µg				
Biotine	1 µg				
Thiamine	100 µg				
PII sol	10 ml				
SII sol	10 ml				
TRIS	1 g				
Nitritriacétique	0,1 g				
pH	7,8 – 8,0				

PES SOL		PII	
NaNO3	350 mg	EDTA	1 g
Fe sol	25 ml	H3BO3	1,144 mg
PII sol	25 ml	MnCl2 4H2O	145 mg
Na2Glycérophosphate	50 mg	FeCl3 6H2O	50 mg
Vitamine B12	10 µg	ZnCl2	10,5 mg
Thiamine	0,5 mg	CoCl2 6H2O	4 mg
Biotine	5 µg	H2O	1000 ml
TRIS tampon	500 mg		
H2O	100 ml		

20 ml de PES pour 1000 ml d'eau de mer

SWM-III solution modifiée			PI sol	
NaNO3	85 g/l	2 ml	H3BO3	12,368 g
NH2PO4 2H2O	7,8 g/l	2 ml	MnCl2	1,385 g
Na2EDTA	5,6 g/l	2 ml	ZnCl2	0,109 g
FeCl3 6H2O	0,27 g/l	2 ml	CoCl2 6H2O	4,759 mg
TRIS tampon		500 mg	CuCl2 2H2O	0,034 mg
PI sol		2 ml	H2O	2000 ml
Eau de mer		1000 ml		
pH		7,5		

ment, une faible quantité de carpospores est prélevée et répartie dans des coquilles d'œufs placées dans des bacs d'eau de mer stérile enrichie en nutriments (ESP, ASP12,...). Cette méthode demande plus de temps que la précédente ; il faut en effet entre 3 et 4 mois pour obtenir des résultats intéressants, mais elle permet de repérer et de sélectionner les amas filamenteux présentant les meilleures capacités de croissance.

Le contrôle de la croissance des *Conchocelis* peut se faire au moyen de mesures pondérales mensuelles. Par filtration sur Büchner, on récupère un culot qui est pesé. Lorsque le poids dépasse 3 grammes par litre, il est nécessaire de diviser la culture dans plusieurs ballons. Au-delà de 3 g l⁻¹, la trop forte densité cellulaire soulève des problèmes de malnutrition, ce qui accroît les risques de maladies. Une croissance optimale permet, en 30 jours, de multiplier par un facteur 16 le poids des *Conchocelis*.

L'évolution physiologique de la culture peut être facilement suivie en observant le fin liseré coloré qui se forme sur le bord du ballon à l'interface eau-air. Les variations de couleur sont en étroite corrélation avec les problèmes nutritionnels des algues. Ainsi, un liseré rouge clair est le signe d'une culture en bonne condition, alors qu'une couleur marron-noir traduit une dégradation du métabolisme cellulaire. De même, des teneurs trop faibles en fer entraînent la formation d'une frange rouge sombre. L'insuffisance en nitrates est marquée par l'apparition d'une zone orangée et celle en phosphate par le développement d'une bande de couleur verte. Enfin, un liseré blanc marque la présence d'un grand nombre de cellules mortes. Une prolifération bactérienne trop importante entraîne la formation d'une bande jaune. Dans le tableau 40 sont résumées les principales variations de coloration ainsi que les remèdes afférents.

Tableau 40 – Relation coloration du liseré – état de la culture.

Aspect du liseré	Qualité	Remède
« rouge clair »	bonne croissance, bonne condition	
« marron noir »	mauvaise condition	
« orangé »	concentration en NO ₃ trop faible	changer le milieu mise au soleil pendant 20 mn ajouter NaOCl 5 ppm
« vert »	concentration en PO ₄ trop faible	
« rouge »	concentration en fer trop faible	mise au soleil – rentrer quand vert
« jaune »	pb bactérien	antibiotique au 1/10 000 ou 1/20 000
« blanc »	<i>Conchocelis</i> morts	

Conservation des souches de « free-living » – La sélection et la conservation de souches sont réalisables de manière relativement aisée. Les *Conchocelis* de l'espèce à conserver sont placés dans un erlenmeyer. La température est maintenue entre 20° et 23 °C et la luminosité à 40 μmol m⁻² s⁻¹. Les changements de milieu ont lieu tous les mois. Au bout d'un certain temps, les *Conchocelis* se présentent sous la forme d'une galette dont la périphérie est de couleur blanche, les cellules la composant étant mortes. Le centre, par contre, a gardé une couleur sombre, signe que les cellules y sont encore vivantes. La taille du disque a son importance, en ce sens qu'il est nécessaire de procéder à sa dilacération si son diamètre dépasse 1 cm. En suivant cette méthode, les cellules de *Conchocelis* peuvent être conservées indéfiniment.

Utilisation des Conchocelis obtenus par « free-living » pour l'ensemencement des coquillages – Pour permettre une bonne pénétration des filaments de *Conchocelis* dans les coquilles, il faut les réduire à une taille de 250 μm à l'aide d'un broyeur ou d'un mixer. On travaille avec de petits volumes de l'ordre de 50 à 100 cc maximum. Le risque majeur, dans ce cas, est la destruction des cellules par suite de l'augmentation de température due au fonctionnement de l'outil de coupe. Pour réduire ce risque, on broie par séquence de 1 mn suivie de 3 mn d'arrêt et dans un bain-marie à 10 °C. Les observations sous binoculaire permettent de suivre l'état physiologique des cellules et de procéder à un comptage. La dilution à utiliser est calculée comme dans le cas du filtrat de carpospores mentionné précédemment ; il s'agit d'obtenir un filament par mm^2 de coquille.

Les coquilles destinées à être inoculées sont placées dans les bacs de culture et recouvertes de 5 cm d'eau de mer stérile. On procède à l'aspersion du broyat à l'aide d'une seringue. Pour éviter que, sous l'effet de la lumière, les filaments ne libèrent des bulles d'oxygène par photosynthèse, ce qui les maintiendrait en surface, on place les bacs durant 3 jours sous éclairage réduit (illumination comprise entre 4 et 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Au bout de ce laps de temps, les coquilles sont disposées à 10 °C sous 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant 10 à 15 jours. La photopériode est calquée sur celle correspondant au moment de l'année où l'eau de mer présente une température analogue. On procède alors à une vérification de la qualité de l'ensemencement sous microscope après test au « vert malachite ». Si les résultats ne sont pas bons, l'ensemble du cycle doit être recommencé.

Production directe de conchospore à partir de « free-living » Conchocelis – Les colonies de *Conchocelis* sont systématiquement réduites jusqu'à obtenir une quantité très importante de filaments. Les ballons de culture sont alors placés dans des conditions particulières de lumière et de température. Maintenus à 24°-28 °C et 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sous une photopériode de 8J/16N (8 h d'éclairage suivies de 16 h d'obscurité), les filaments développent de nombreux sporocystes. La maturation de ceux-ci et la libération de conchospores sont obtenues en abaissant la température à 17°-18 °C et en augmentant l'intensité lumineuse de 20 jusqu'à 80 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. L'émission peut être amplifiée en émettant avant l'ensemencement. Dring (1967) a testé l'influence de la photopériode sur la sporogénèse lors de cultures en ballons de *Conchocelis* appartenant à l'espèce *Porphyra tenera* (Figure 143). Il a noté un fort accroissement du nombre de filaments en photopériode de jours longs. Par contre, le passage à des photopériodes en jours courts se solde par une augmentation de la quantité de sporocystes.

Ensemencement des filets

Préparation des coquilles – Quand la température des bacs de culture contenant les coquilles ensemencées grimpe de 20° à 27 °C, on peut observer de profonds changements morphologiques au niveau des cellules de *Conchocelis* qui progressivement se transforment en sporocystes. La maturation de ces derniers est obtenue en passant

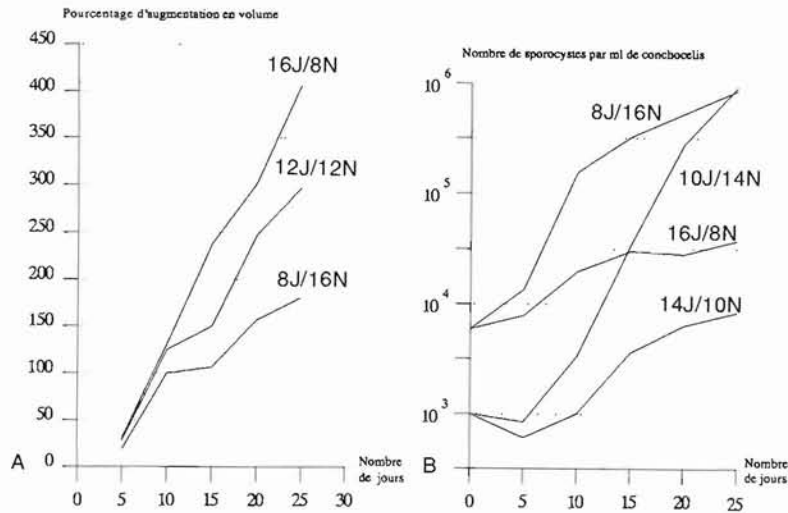


Figure 143 A – Développement des filaments de *Conchocelis* de *P. tenera* placé sous trois photopériodes différentes. Les jours longs favorisent la croissance des algues.

B – Développement des conchospores de *P. tenera* en fonction de la photopériode. Les cycles en jours courts favorisent la formation des sporocystes.

en jours courts 8J/16N ou 10J/14N et en diminuant la température. Les schémas de la figure 144 permettent de suivre cette évolution : les parois cellulaires d'origine s'estompent et chaque contenu cytoplasmique s'arrondit en une conchospore baignant dans une gelée. Le passage du stade I au stade VI peut être accéléré en diminuant rapidement la température.

Cette progression est d'une remarquable périodicité, ce qui permettra par la suite de programmer à coup sûr la libération au moment où il faudra ensemercer les filets. La durée D du cycle comprenant formation et émission des spores demande de 4 à 10 jours selon les conditions environnantes et les potentialités de l'espèce. Si D s'avère être, dans des conditions précises, de n jours, elle le restera tant que ces conditions seront maintenues. Pour déterminer D, on procède à la simulation suivante : un fragment de coquilles 2 × 2 cm prélevé dans le bassin est suspendu dans un bécher ; on le soumet à une température de 18-21 °C et une photopériode de 8J/16N. Une lame de verre est placée sur le fond du récipient. On l'observe tous les jours au microscope pour évaluer le temps D nécessaire à la libération des conchospores. Après cinq jours, on procède à un comptage pour déterminer le nombre de fixations par mm². On peut conclure que si l'on applique les mêmes conditions à l'ensemble des coquilles, la libération aura lieu au bout de D jours et donnera cinq jours après une densité de n conchospores par mm². Si ce nombre est jugé trop faible, il sera opportun de diminuer la température jusqu'à 15 °C.

En fonction d'impératifs météorologiques, il s'avère indispensable de pouvoir contrôler l'émission des conchospores en faisant varier les conditions environnantes.

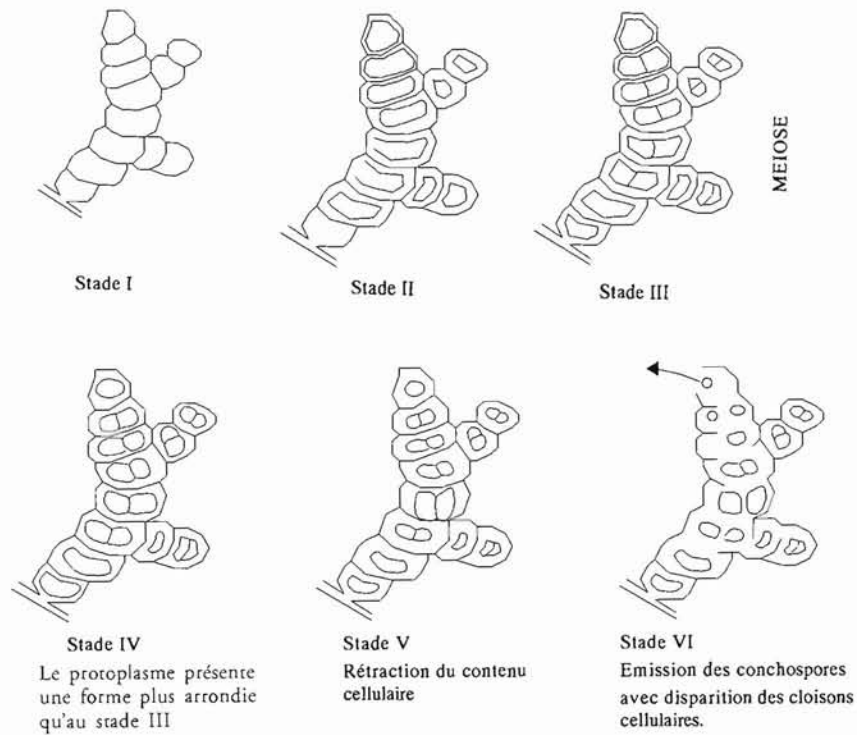
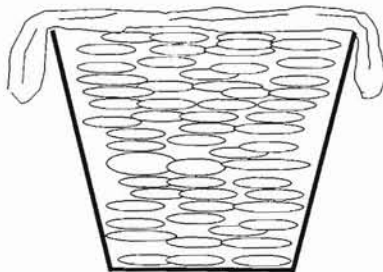


Figure 144 – Développement et maturation du sporocyste.

Au fur et à mesure, on note une rétraction du contenu cellulaire et une disparition progressive des parois cellulaires originales.

Accélération de la maturation des sporocystes

Première méthode – Supposons que l'on soit le 10 octobre et qu'on envisage d'ensemencer les filets pour le 23 octobre. Disposant de coquilles maintenues à une tem-



Les coquilles sont placées à l'obscurité en milieu humide et à 18 °C

Figure 145 – Accélération de la maturation des sporocystes.

En plaçant hors d'eau les coquilles dans un seau recouvert d'un linge humide, à l'obscurité et à température constante, on peut synchroniser l'émission des conchospores.

pérature supérieure à 20 °C, on les place entre 10° et 18 °C avec une photopériode 8J/16N. Le test a montré que les conchospores apparaissent en 5 à 8 jours.

– Les coquilles sont placées hors d'eau le 16 octobre dans un seau recouvert d'un linge humide (Figure 145) à l'obscurité totale et à température constante (à condition que celle-ci ne soit pas inférieure à 10 °C). Cette situation est maintenue pendant 6 jours.

– La veille de l'ensemencement des filets (le 22 octobre), les coquilles toujours à l'obscurité sont réparties dans des bacs avec de l'eau dont la température est supérieure à celle utilisée lors du stockage hors d'eau, 22/23 °C dans le cas de *Porphyra yezoensis*. Les différences de conditions entre a et b provoquent le stress qui favorisera l'émission massive mais celui-ci n'est pas décisif.

– On éclaire fortement et la température est amenée à 18 °C soit par le fait que les coquilles sont mises en mer, soit en modifiant les conditions des bassins. Ce deuxième stress déclenche l'émission massive.

Deuxième méthode – Une semaine à dix jours avant la mise sur filet, on procède à un changement quotidien du milieu en respectant la température normale de l'eau en pleine mer à la période concernée (comprise entre 22 et 23 °C en Corée en septembre-octobre). Un risque inhérent à cette méthode réside dans la libération précoce lors des changements de milieu.

Blocage des émissions de conchospores

Si les conditions requises pour la mise en mer des filets ne sont pas réunies (température trop élevée ou tempête), il est souhaitable de pouvoir bloquer la libération des spores pendant un certain temps. Ce blocage peut être obtenu en contrôlant un certain nombre de facteurs abiotiques, température, lumière, humidité du milieu salinité.

Première méthode – L'augmentation de la température jusqu'à 27 °C entraîne un arrêt dans le processus de libération des conchospores, arrêt pouvant aller jusqu'à 3 mois ; mais il faudra compter plus d'une semaine pour que les *Conchoceleis* acquièrent à nouveau leur aptitude à émettre des spores.

Deuxième méthode – La suspension peut également être obtenue par un abaissement à 5 °C. Les émissions de conchospores peuvent alors être inhibées pendant une à deux semaines. Il ne faudra qu'un à deux jours pour revenir à la normale.

Troisième méthode – Si, tout en maintenant la température égale à celle du milieu extérieur, on place les coquilles à l'obscurité totale, on peut retarder la libération des spores durant une semaine environ.

Quatrième méthode – Une augmentation de la salinité ($1.045 < d < 1.050$) permet également de stopper la sortie des spores pendant trois à quatre jours.

CULTURES EN MER

Différents systèmes de culture

On subdivise les systèmes de culture en deux grandes catégories : les dispositifs « fixes » maintenus dans la zone intertidale par une infrastructure rigide et les dispositifs flottants du large, retenus par un ancrage souple.

Dispositifs fixes – Ce furent les premiers utilisés. A l'origine, les structures de production consistaient simplement en branches ou en fagots de bambou plantés dans le sédiment à proximité des peuplements naturels. La qualité des produits était médiocre, les rendements faibles et très aléatoires. Progressivement, de nouvelles techniques, plus performantes, furent introduites : les palissades en bambous remplacèrent les branches avant de céder à leur tour la place aux systèmes horizontaux sur pieux. Jusqu'au début du ^{xx}e siècle, les pieux, implantés le long de l'estran, supportaient des lattes de bambous horizontales sur lesquelles poussaient les lames de *Porphyra*. Le début des années 30 vit l'arrivée des filets. Dès lors, toutes les opérations, de l'ensemencement à la récolte, devinrent plus faciles.

Les premiers filets avaient une maille de 15 cm de côté et étaient en fil de coco de 3 mm d'épaisseur environ. Maintenus horizontalement par des pieux fichés dans le sol, ils étaient déployés en automne dans la zone intertidale. Si les manipulations ultérieures étaient rendues plus aisées, la collecte des conchospores donnait des résultats inégaux. On a eu enfin recours à des fibres synthétiques présentant une meilleure tenue en mer. Les structures de soutien furent adaptées aux conditions locales. On distingue :

- les filets totalement fixes convenant aux régions de marées à faible amplitude,
- les filets « ascenseur » qui peuvent, entre deux niveaux extrêmes, monter avec le flux et descendre avec le reflux le long des pieux ; ils correspondent plutôt aux régions de fortes marées. Dans la baie d'Ariake, au Japon, les pieux en fibre de carbone qui ont remplacé ceux en bambou peuvent atteindre 10 à 12 m de longueur.

Ces dispositifs littoraux conduisent à des rendements souvent variables car le développement des plants dépend étroitement des perturbations hydroclimatiques qui affectent l'estran, particulièrement près des embouchures. La croissance et la qualité des algues peuvent souffrir :

- des précipitations abondantes qui, en augmentant le débit des cours d'eau, provoquent une dessalure importante (baisse de salinité allant jusqu'à 20 ‰) ;
- d'un ensoleillement trop intense pendant la période d'émersion provoquant un dessèchement excessif ;
- de l'invasion de compétiteurs comme les algues vertes du genre *Ulva* ou *Enteromorpha* qui occupent les superstructures et sont donc susceptibles de coloniser les filets.

Systèmes flottants – L'extension progressive des champs de culture vers le large a amené la mise au point de structures flottantes qui se sont imposées dans toutes les zones productrices (Figure 146). Un site de culture se compose d'un certain nombre d'unités dont les dimensions sont variables en fonction des pays et des régions. Elles mesurent généralement 44×45 m au Japon et 36×54 m en Corée. Les chinois construisent des modules dépassant 60 m de longueur.

Chaque unité se compose en principe de 6 à 16 sous-unités, constituées respectivement de 5 ou 4 filets de $1,2$ ou $1,5 \times 18$ mètres de longueur. Les cordes formant le cadre d'une unité ont un diamètre de 15 mm. Des bouées d'un diamètre de 300 mm placées aux intersections des lignes maîtresses, assurent avec une série de petits flotteurs la flottaison de l'ensemble. Le nombre de sous-unités peut varier d'un site à l'autre, ce qui permet une adaptation aux variations du fond et à la morphologie de l'aire de culture.

La stabilité de l'ensemble est obtenue par l'intermédiaire d'ancres ou de pitons profondément enfoncés dans le substrat. La longueur de cordage reliant les structures flottantes aux ancres doit être égale au minimum à trois fois la hauteur d'eau afin

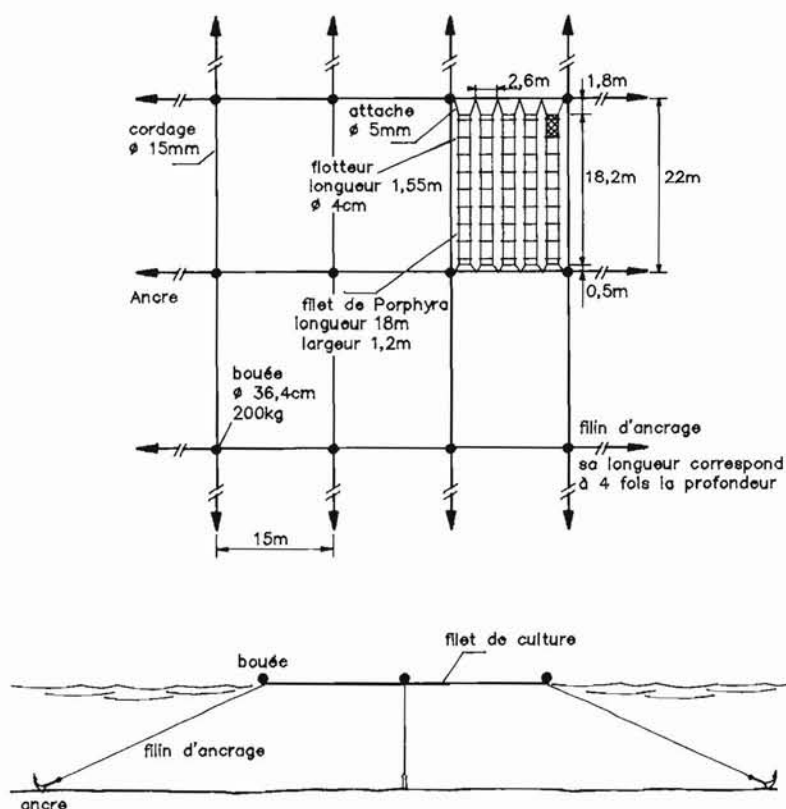


Figure 146 – Installation flottante type de *Porphyra* (selon Miura, 1975).

d'éviter un relâchement trop important de l'ensemble lors des variations liées aux marées. Les rendements sur des systèmes flottants sont excellents en raison du rôle tampon joué par les masses d'eau en pleine mer qui, contrairement à ce qui se passe en bordure de côte, limitent les variations de température et de salinité. En outre, du fait de fonds plus importants et de l'éloignement du rivage, les risques de contamination par des espèces compétitrices sont plus réduits. On note que l'allongement moyen des plants cultivés en pleine mer est supérieur à celui des thalles produits le long du littoral.

Les filets, dont la maille étirée fait 30 cm de longueur sont réalisés avec des nœuds anglais ; les fils sont en fibres synthétiques de 3 mm de diamètre, composés de trois brins entrelacés, eux-mêmes formés par une douzaine de filaments tressés correspondant à une épaisseur de fil de coton N° 20. Un filet comprend 80 mailles en longueur et 5,5 mailles en largeur. Au moment du positionnement en mer, on opère de telle sorte que l'ouverture de maille soit à 75 % dans le sens de la longueur et 66 % dans le sens de la largeur (Figure 147). Les cordages latéraux sont généralement trois fois plus épais que ceux formant les mailles. Les filets en fibres synthétiques se prêtent bien mieux au séchage que ceux réalisés en fibres naturelles.

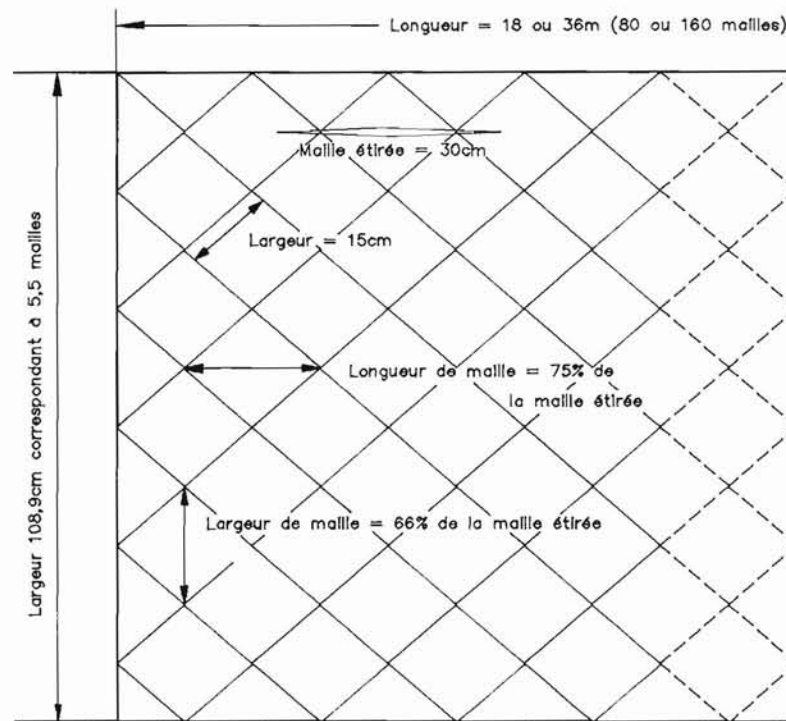
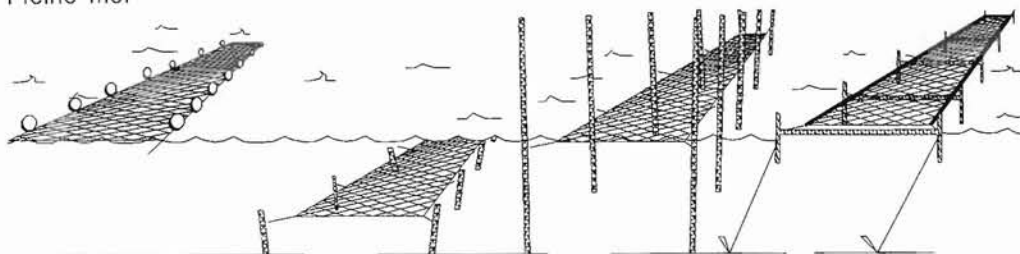


Figure 147 – Filet de culture classique.

Depuis une vingtaine d'années, les fibres naturelles ont été remplacées par des éléments de polyamide.

Une méthode combinant les avantages des structures fixes et flottantes est utilisée en Chine. Des unités semi-flottantes (Figure 148) ont permis de travailler dans des zones présentant un marnage de 4 à 6 m et où la turbidité de l'eau est un obstacle au développement des thalles. En maintenant constamment les filets à fleur d'eau, les algues reçoivent la quantité de lumière nécessaire à la photosynthèse. A marée basse, les filets sont exondés et maintenus au-dessus du substrat. Tseng (1981) avance des chiffres de production de l'ordre de 500 g m^{-2} contre $100 \text{ à } 200 \text{ g m}^{-2}$ dans le cas des cultures fixes. Les essais effectués par des chercheurs de l'Academia Sinica dans les années 63-64 ont permis de déterminer avec précision le niveau optimal de culture pour les algues de l'espèce *P. yezoensis* dans la région de Qingdao. La meilleure production fut obtenue au niveau 1,5 m correspondant à une exondation quotidienne de 2,6 h (Tseng, 1984).

Pleine mer



Basse mer

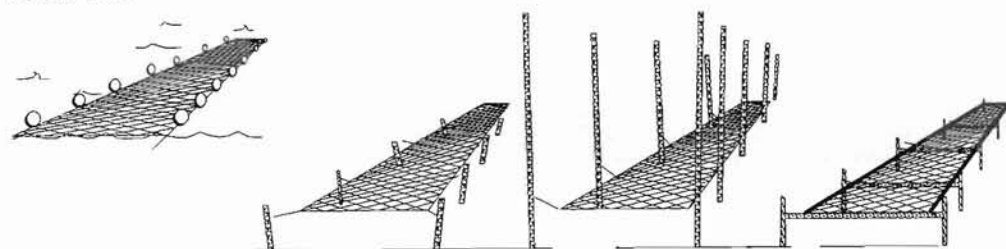


Figure 148 – Différents systèmes de culture utilisés.

Les systèmes fixes et semi-mobiles furent les premiers utilisés et sont de plus en plus remplacés par les systèmes flottants. En Chine, un système semi-flottant est employé dans les sites à marnage important.

Ensemencement

Les premières méthodes d'ensemencement consistaient à étendre en octobre des filets au-dessus de peuplements naturels au moment de la libération des conchospores.

Captage médiocre, invasion par des espèces compétitrices étaient alors le lot commun des cultivateurs. Avec l'emploi de filets, les modes d'ensemencement se sont perfectionnés, amenant une amélioration notable au niveau des capacités de captage.

L'ensemencement des filets peut être effectué, soit dans des bassins, soit en pleine mer. La deuxième technique tend de plus en plus à se généraliser en raison d'excellents résultats qu'elle permet d'obtenir de façon répétitive.

Ensemencement en bassin – Cette méthode consiste à disperser des coquilles (de 500 à 2 000) contenant les *Conchoceleis* matures sur le fond d'un bassin en béton ou en plastique ($2,7 \times 1,8 \times 0,6$ m) rempli d'eau de mer. On provoque des mouvements d'eau destinés à favoriser la fixation des conchospores sur les brins des filets, soit en agitant le filet lui-même (Figure 149), soit en immobilisant le filet et en induisant une agitation par bullage ou par pompage.

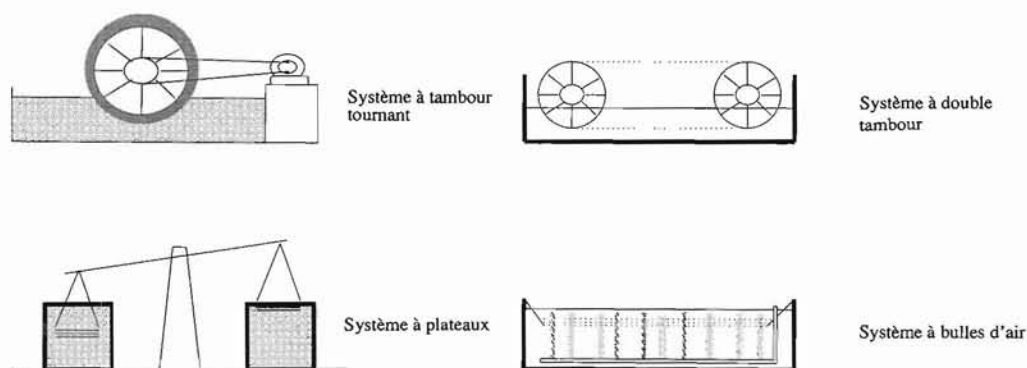


Figure 149 – Différents systèmes d'ensemencement à terre.

Dans le premier cas, on peut avoir recours à un tambour rotatif qui tourne dans le bassin et sur lequel sont enroulés 10 à 20 filets, ou à deux cylindres placés de part et d'autre du bassin : les filets se déroulent du premier pour s'enrouler sur le second après avoir traversé le bassin. Les opérations ont lieu le matin. Il faut environ une demi-heure pour obtenir un ensemencement correspondant à 100 conchospores par 5 cm^2 de filet, ce qui est considéré comme satisfaisant. Ceci permet de changer jusqu'à cinq fois de filets en une matinée et de produire 50 à 100 filets par jour par tambour.

Dans le deuxième cas, le procédé est plus performant. Il fait appel à de l'air comprimé insufflé à l'aide de tubes en PVC perforés que l'on a alignés au fond des bassins. Le courant ainsi créé amène les spores libérées au contact des fibres des filets immobiles sur lesquels elles se fixent. Les densités obtenues en une demi-heure varient de 300 à 1 000 spores par cm^2 de filet. Un certain nombre de techniques dérivées de celles-ci sont appliquées. Celle dite « à plateau » illustrée par la Figure 160 a été observée à l'île Wando en Corée du Sud.

Ce mode d'ensemencement présente le grand avantage d'être totalement indépendant des conditions météorologiques et du milieu naturel, mais il a l'inconvénient de nécessiter de grandes quantités de coquilles et des surfaces non négligeables. C'est pourquoi les cultivateurs préfèrent souvent l'ensemencement direct en pleine mer, car la libération des conchospores est nettement plus élevée et on supprime le délicat problème du transfert des plants de l'écloserie jusqu'aux champs de culture.

Ensemencement en mer – Selon la taille de l'exploitation, deux systèmes sont surtout employés.

– **La bulle plastique** : les petites exploitations utilisent un cadre en plastique sur lequel on lie une dizaine de filets ; des coquilles sont insérées entre les mailles des filets ou dans des sacs percés noués sous les filets. Cinq à six coquilles sont nécessaires pour ensemençer un filet. L'ensemble est introduit dans un grand sac en plastique transparent, sorte de bulle que l'on remplit ensuite d'eau. Il est vital à ce stade de bien évacuer tout l'air contenu dans le sac en raison des risques d'échauffement par effet de serre de la masse d'eau emprisonnée. Le système est maintenu à fleur d'eau par des bouées.

– **Le filet à *Conchocelis*** : Une seconde technique appliquée par les grandes exploitations fait appel à un matériel plus spécifique : un filet à *Conchocelis* dans lequel sont aménagées des poches destinées à recevoir les coquilles matures. On étend au-dessus une cinquantaine de filets. L'ensemble est fermement attaché et placé sur une nappe en plastique étanche maintenue en sub-surface. Cette nappe a pour but d'améliorer la répartition des conchospores et d'éviter leur dispersion dans le milieu. De même que pour le premier système, il est possible d'enfermer l'ensemble de la structure dans un grand sac en plastique ; mais, là aussi, on court un risque lié à l'échauffement de la structure par effet de serre (Figure 150). Les filets à *Conchocelis* peuvent recevoir jusqu'à 300 coquilles.

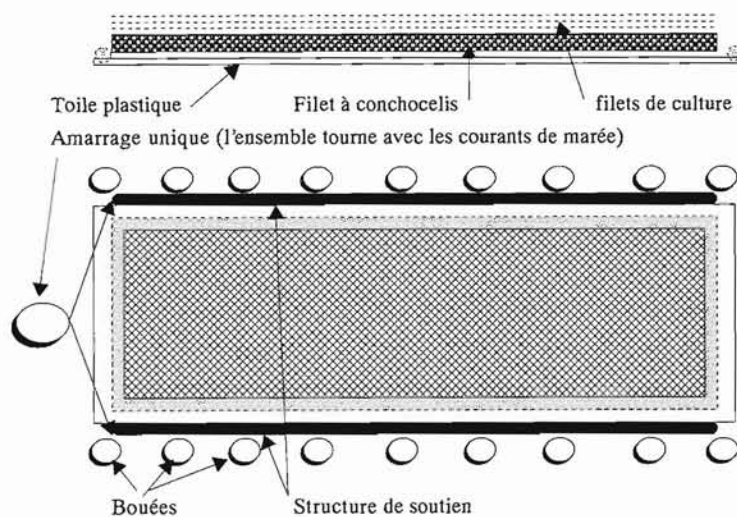


Figure 150 – Système d'ensemencement en pleine mer.

Les coquilles sont insérées dans des poches aménagées dans un filet spécial sur lequel sont placés une cinquantaine de filets. L'ensemble est maintenu à flot par une série de petites bouées. Un seul point d'amarrage permet à l'ensemble de suivre l'orientation donnée par les courants.

L'ensemble du dispositif, maintenu en surface par de petits flotteurs, n'est amarré que par une extrémité de façon à ce qu'il puisse s'orienter selon les courants. Il est important d'effectuer la mise en place au moment de la marée montante. Les cycles lunaires ont une grande influence sur le rythme de décharge des conchospores. Il est ainsi préférable de procéder aux émissions au moment de la pleine lune et de la nouvelle lune. Les maxima de libération sont enregistrés en octobre entre 8 et 10 h du matin (heure solaire).

Pour obtenir un ensemencement correct, il faut en moyenne trois jours si les conditions techniques et météorologiques ont été satisfaisantes. Une observation sous microscope doit permettre de voir au grossissement $\times 100$ entre 5 et 10 conchospores dans le champ optique. La plus ou moins bonne colonisation du filet conditionnera son utilisation future, à savoir soit la mise en mer directe si la densité de conchospores est autour de 100 par cm ; soit la congélation en vue d'une utilisation ultérieure si la densité dépasse 300 individus au cm. Des densités plus importantes ne sont pas souhaitables. Elles peuvent entraîner à terme une diminution du rendement des filets car elles empêchent la fixation des monospores assurant la présence des jeunes thalles devant pousser après la tonte. En effet, la libération des monospores produit de nouvelles plantules capables à leur tour de donner des monospores, créant ainsi des classes d'âge différentes, ce qui permettra des récoltes multiples sur une même unité de culture (Merrill, 1989).

Dans le cas de *Porphyra haitanensis*, les coquilles sont au préalable conditionnées en les plaçant dans des sacs en polyvinyle qui sont immergés pendant une nuit en pleine mer. Le lendemain, elles sont déposées dans des bacs contenant un fond d'eau de mer. La libération des conchospores est alors massive. La suspension ainsi obtenue est pulvérisée sur des filets liés en paquets et étalés en pleine mer sur des radeaux.

Champs de nourriceries

Utilisation des monospores – Les lots de filets sont déployés dans des aires dites « de nourriceries » jusqu'à ce que les plantules atteignent une taille de 2 cm, ce qui demande environ un mois. Les filets sont progressivement dédoublés (10 par 10 puis 5 par 5). La disposition en paquets a pour but de permettre un ensemencement optimal grâce à la production des monospores par les jeunes plants, celles émises à partir d'un des filets augmentant le taux de recrutement sur les autres et réciproquement. L'émission de monospores est variable selon les espèces. Elle est possible jusqu'à une taille de 15 cm pour *Porphyra yezoensis* et de 1 cm pour *Porphyra tenera*.

Destruction des compétiteurs – Une fois étalés en mer, les filets constituent un substrat pour un grand nombre d'autres espèces végétales telle *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp., *Monostroma* sp. ou encore des espèces phytoplanctoniques présentant en général une croissance bien plus rapide que l'espèce cultivée. En se développant, ces algues consommeraient des sels nutritifs et réduiraient la pénétration de la lumière, ce qui entraverait le métabolisme de *Porphyra*. En outre, elles occuperaient l'espace, empêchant la fixation des monospores, diminuant par là la productivité des filets. La lutte contre ces algues fait appel à une propriété remarquable de *Porphyra* sp. : sa

résistance à la dessiccation, très supérieure à celle de ses concurrents. Aussi, les aires de nurseries sont elles pourvues de structures en U permettant d'élever les filets au-dessus de la surface pour qu'ils se dessèchent (Figure 151). En Corée, dans la région de Wando, les cultivateurs utilisent une technique légèrement différente : on fait appel à des blocs de polystyrène, sur lesquels les filets sont attachés : il suffit de renverser ces flotteurs pour obtenir l'émersion. La déshydratation permet à la fois l'élimination des espèces « parasites » et le renforcement physiologique de l'algue qui devient capable de supporter des durées d'émersion de plus en plus longues.

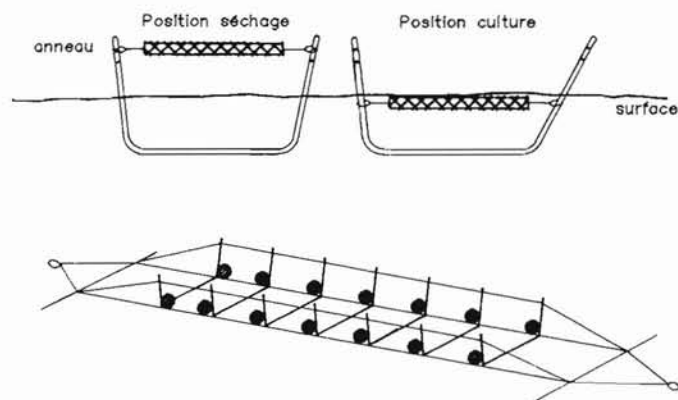


Figure 151 – Installations de nurseries faisant appel à une série de structures en U qui permettent de sécher les filets en pleine mer.

Pour les filets en pleine mer, les temps d'émersion calculés sont reportés dans le tableau 41. Pour les filets intertidaux, qui sont soumis à deux cycles d'immersion-émersion par jour, ces temps se calculent différemment (Tableau 42).

Tableau 41 – Temps d'émersion des filets flottants dans les nurseries.

PERIODE	DUREE D'EMERSION
4ème-5ème jour	20-30 mn
16ème-25ème jour	30-40 mn
25ème-50ème jour	40 mn - 1h30
50ème-60ème jour	2 h

Tableau 42 – Temps d'émersion journaliers des filets cultivés dans la zone intertidale.

PERIODE	DUREE D'EMERSION
T+5	30 mn
T+6	60 mn
T+7	90 mn
T+8/T+11	90 à 120 mn
T+11/T+16	2 à 3 h
T+16/T+25	3 à 4 h

Si la température extérieure atteint ou descend en-dessous de 0 °C, les germinations seront détruites. Ainsi, dans le cas des filets flottants, on a la possibilité de les laisser en eau. Dans le cas des filets littoraux, on n'a aucun moyen d'agir : d'où la supériorité de la première technique sur la seconde. Autre avantage, contrairement à la culture intertidale, après trois semaines de culture, passée la période de nourricerie, l'exondation n'est plus nécessaire pour les filets en pleine mer ; dans ce cas, en effet, *Porphyra* a, à ce moment, complètement colonisé la structure portante et ne risque plus de subir les compétiteurs. Après 25 jours, les filets sont individualisés et placés sur les aires dites de « développement » où les frondes termineront leur pousse et subiront jusqu'à trois tontes.

Filets cryoconservés

La quantité de filets préparés au moment de l'ensemencement est calculée pour couvrir trois fois la superficie des zones de production. A partir du 25^e jour de culture, quand les plants mesurent environ 3 à 5 cm de longueur, un tiers des filets est déployé en mer et les deux tiers restants sont stockés en attente dans un réfrigérateur.

La répartition dans ces deux catégories est réalisée à la suite d'un tri : sont retenus en priorité ceux présentant une densité d'environ 300 individus par cm. Ils sont amenés à terre et déshydratés jusqu'à ce que leur siccité atteigne 30 %. Le séchage est réalisé sous ombrière afin d'obtenir une dessiccation homogène de la masse végétale. Il doit s'effectuer en 2 ou 3 h maximum. Si les algues sur les filets n'étaient pas au préalable déshydratées, ce qui se traduit par une importante réduction de la quantité de liquide intercellulaire, une diminution brutale de la température entraînerait la formation de cristaux susceptibles de tuer les cellules par rupture des membranes. Les filets sont ensuite pliés par trois dans des sacs en polyéthylène, exposés d'abord en chambre froide réglée à -40 °C pour une descente rapide en température, puis, après une dizaine d'heures, dans un réfrigérateur à -22 °C. On y fera appel quand les premiers filets mis en mer auront perdu leur efficacité. Les temps de conservation sont de l'ordre de 4 à 6 mois. Mais, des essais ont montré la possibilité de durée de conservation bien plus longue : au bout de 12 mois, le taux de survie est encore de 80 % (Tableau 43).

Tableau 43 – Pourcentage de survie des thalles de *Porphyra* en fonction de la durée de conservation en congélation.

JOUR	30	70	85	120	273	365
% SURVIE	99,9	95	90	75-90	80-85	80

Les filets utilisés en mer subissent, en règle générale, trois tontes, sauf rendement exceptionnel. On procède ensuite à leur remplacement par ceux conservés en chambre froide. Les sacs en plastique contenant les filets congelés sont amenés très rapidement sur les aires de nourricerie. Cela doit être réalisé en moins de 4 h et de telle sorte qu'il n'y ait pas remontée trop rapide de la température. On ouvre les sacs avant

de les immerger ; on attend une demi-heure, c'est seulement après que les filets sont retirés et étendus par lots de 6 à 9. Pendant deux jours, on ne procède à aucune émergence afin de laisser le temps aux algues de s'acclimater et de se renforcer. Cela se traduit par un changement de couleur assez net.

Puis, le cycle émergence-immersion est entamé de manière progressive par pas de 30 minutes tous les jours, jusqu'à atteindre le maximum endurable par l'espèce, soit 4 h. La déshydratation, outre le fait qu'elle permet d'éliminer les compétiteurs et de renforcer les plants, favorise également l'émission des monospores. Ainsi, le taux d'ensemencement augmente encore. Après une semaine en aire de nourricerie, les filets sont individualisés et transférés dans les aires de développement. La première tonte peut avoir lieu 10 à 17 jours plus tard. Il existe une relation étroite entre la taille des algues congelées et la température de l'eau de mer à laquelle on peut les réimmerger. Des thalles de 3 cm pourront être placés en mer dans des eaux comprises entre 13° et 15 °C, ceux de 5 à 7 cm supporteront des eaux plus froides (5° à 8 °C).

Croissance et récolte des algues

Développement des frondes. La période de croissance des thalles de *Porphyra* s'échelonne d'octobre à mai ou juin. La récolte débute en règle générale en novembre, voire fin octobre les années de bonne pousse. Le développement de *Porphyra* dépend principalement d'un apport suffisant de lumière ; c'est pourquoi les filets sont placés aussi près de la surface que possible. De plus, la croissance est d'autant plus élevée que les algues restent immergées plus longtemps. Il faut généralement une cinquantaine de jours pour obtenir des thalles de 15-20 cm prêts à être récoltés. Après la tonte, qui a éliminé les grands thalles, ceux situés au-dessous dont la croissance était inhibée par l'effet d'ombre des grands, reçoivent alors à leur tour assez de lumière pour se développer. Se faisant, ils vont constituer un écran à la lumière, ce qui freinera la croissance de plus jeunes en sous-strate. Ces derniers attendront que les précédents soient coupés pour s'allonger à leur tour. Et ainsi de suite, par vagues, tous les 20 jours. La diminution de production des filets ou l'apparition de maladies entraînent le recours à de nouveaux filets cryoconservés.

On a noté une corrélation entre les variations des conditions météorologiques au moment de l'ensemencement des filets et l'obtention d'une plus ou moins bonne récolte. Ainsi, si lors de l'ensemencement, il se produit une brusque chute de la température du milieu, accompagnée de précipitations abondantes, les rendements des champs d'algues seront faibles. Par contre, si la décroissance de la température de l'eau en mer est très lente, ceci permet d'étaler la phase d'ensemencement des filets dans le temps et est signe d'une bonne production potentielle.

Après la phase de nourricerie, la situation s'inverse : une chute importante de température entraînera une augmentation conséquente de la croissance des algues et sera donc favorable à une bonne production. Si, en novembre-décembre, la température se maintient à un niveau trop élevé et qu'aucune tempête ne vient brasser les eaux, les nutriments peuvent manquer et des maladies sont susceptibles de se déclarer. On procède, dans le cas d'une croissance médiocre, à un enrichissement du milieu,

une fois par mois, à raison de 400 kg d'urée et de 80 kg de K_2HPO_4 pour une superficie de 12 ha. Le tableau 44 présente les résultats de production obtenus deux années consécutives en fonction des conditions météorologiques.

Tableau 44 – Comparaison entre deux années de productions de *Porphyra* en relation avec les conditions du milieu. (Anon, 1990)

année	Production feuilles	Température 22-24°C	Période calme 14-15°C	Période vent	Pluie
1986	63×10^8	52 jours	12-16 nov 5 jours	17 fois 49 jours	12 fois 81 mm
1987	35×10^8	66 jours	19 jours	7 fois 11 jours	4 fois 14 mm

La croissance des thalles est également fonction de la température et de la longueur des plants. Des individus de très petite taille s'accommodent de températures plus élevées que les algues de grande taille. Ainsi, pour de très jeunes plantules de moins d'une centaine de cellules, l'optimum de croissance correspond à une fourchette de 18° à 20 °C, tandis que des plants de 5 mm exigent entre 3° et 5 °C. En Chine, ces données sont utilisées afin d'optimiser les périodes d'ensemencement en fonction des variations de températures saisonnières. Les périodes de récolte sont également calculées pour permettre la préservation des jeunes plants, protégés des rigueurs du froid par des individus plus âgés. Après la coupe, les petites algues auront atteint une taille leur permettant de profiter au maximum de la température ambiante (Tseng, 1984).

Rendements – Différentes techniques sont utilisées pour récolter les plants de *Porphyra*. Cela va de l'arrachage manuel en passant par un système de suceuse. L'outil le plus courant actuellement se présente sous la forme d'une tondeuse à lames hélicoïdales par-dessus lesquelles les filets sont tirés. Les thalles pendants sont sectionnés au niveau désiré grâce au réglage d'un guide. Le rendement moyen pour un filet de 1,2 × 1,8 m avec une maille de 30 cm oscille entre 300 et 2 000 « feuilles ». Des filets plus importants mesurant 1,8 × 40 m donnent une production moyenne de 7 500 « feuilles », soit 20 kg de *Porphyra* séché. Les estimations sur 1 ha, en admettant un taux de couverture de 100 filets, donnent environ 20 t de produit (poids sec) en 6 à 8 mois de culture.

Perspectives de culture en bassin – Malgré les améliorations apportées aux techniques en mer, l'altération de la qualité des eaux pour cause de pollution amène les chercheurs à tester de nouveaux moyens de production à terre dans des bassins où toutes les conditions de culture pourraient être contrôlées.

C'est ainsi qu'une technique développée par la Kyowa Hakko Kogyo Co. prend en compte les deux phases du cycle de *Porphyra*. Des morceaux de thalles matures soigneusement nettoyés sont placés en milieu ASP12 à 15 °C sous $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant une dizaine de jours. Les fragments sont ensuite enlevés. Des filaments de *Conchocelis* apparaissent rapidement et sont placés à 25 °C, sous $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et

une photopériode de 8J/16N, ce qui entraîne la formation de nombreux sporocystes et la maturation des conchospores au bout de deux mois. Placées dans un nouveau milieu de culture fournissant notamment un certain nombre d'acides aminés et soumis à un bullage modéré, les conchospores sont libérées et viennent se fixer sur des fils de nylon où elles germeront en donnant de jeunes plantules. Une fois la germination achevée, les fils sont placés dans des enceintes d'un volume plus important (50 à 100 l) brassées fortement par une arrivée d'air contenant entre 1 et 15 % de CO₂. La photopériode administrée correspond à celle de l'hiver (8J/16N), la température est maintenue à 11-13 °C. Les thalles reçoivent une illumination comprise entre 170 et 210 μmol m⁻² s⁻¹. Ils atteignent une taille commerciale au bout de 50 à 60 jours. La méthode n'a pu pour l'instant être étendue à l'échelle d'une exploitation en raison d'un coût de fonctionnement prohibitif surtout d'un point de vue énergétique.

PRODUCTION ET COMMERCIALISATION

Porphyra sp, sous les noms commerciaux de « Nori », « Kim » ou « Zicai », est consommé et produit depuis plusieurs centaines d'années en Extrême-Orient.

L'évolution des techniques, surtout de la fin des années 50, a provoqué une avancée considérable de cette culture dans les trois principaux pays producteurs, Japon, Corée et Chine.

En dehors de la sphère asiatique, les Etats-Unis où le marché du *Porphyra* progresse de 10 % par an, le Chili et certains pays européens prévoyant la généralisation de la demande, ont décidé de se lancer dans cette production.

PRÉPARATION DU PRODUIT

La transformation du produit en « feuilles » séchées est réalisée, soit par le cultivateur lui-même, soit par une coopérative, soit par une entreprise privée disposant de moyens financiers plus importants et d'un système de séchage mécanisé.

Méthode artisanale

La récolte est tout d'abord longuement lavée dans des bacs contenant de l'eau de mer afin d'éliminer non seulement les différents corps étrangers, mais également les thalles décolorés susceptibles de nuire à la couleur finale du produit. Les *Porphyra* cultivés sur les systèmes intertidaux sont plus particulièrement affectés par les épiphytes et les particules de limon. Une fois lavés, ils sont coupés en très petits morceaux à l'aide d'une machine. Les fragments sont combinés à de l'eau douce (rapport

eau/*Porphyra* = 3/1) pour former un mélange pâteux qui est ensuite réparti sur une clayette en paille de riz ou en matière synthétique, à l'aide d'un instrument particulier ressemblant à une écuelle. La contenance est calculée afin de répandre juste la quantité requise pour une clayette. L'utilisation de cet instrument demande un certain tour de main pour obtenir un étalement homogène. Les clayettes sont mises à égoutter, puis empilées par paquets de vingt qui sont essorés dans une centrifugeuse. Elles sont ensuite fixées à l'extérieur, au soleil, sur des supports où elles vont sécher en deux temps : d'abord placées à l'envers jusqu'à obtenir un rapport poids sec/poids humide de l'ordre de 2/3, ensuite à l'endroit, les feuilles étant directement exposées à la lumière solaire. Les différentes particules se sont collées pour former ce que l'on appelle commercialement la « feuille ».

Pour que le séchage soit uniforme, les « feuilles » sont tournées de manière régulière (une période = 2 h). L'obtention d'une bonne qualité requiert un beau temps, une température comprise entre 0° et 10 °C (donc début de l'hiver ou début du printemps), la présence de vent, le respect d'une durée maximale de 24 heures. Une fois sèches, les « feuilles » sont séparées de leur support et emballées par paquet de 100. Les conditions relativement contraignantes de ces opérations rendent la production très incertaine. L'utilisation de séchoirs industriels a permis de lever ce handicap.

Méthode industrielle

Elle fait appel à un certain nombre de machines permettant d'automatiser le processus et, par là, de contrôler plus finement la qualité du produit fini. Les thalles, une fois récoltés, sont rapidement amenés à quai. Les algues sont lavées dans de grands bacs contenant de l'eau de mer filtrée puis transférées dans un hachoir où elles sont réduites en petits fragments. La mixture ainsi obtenue est envoyée à des injecteurs placés au-dessus d'un tapis roulant qui véhicule des clayettes en PVC. La vitesse de déroulement ainsi que la puissance des injecteurs sont réglées pour obtenir l'étalement d'une « feuille » standard de *Porphyra*. Une fois la mixture déposée, une série de coussinets vient compresser les clayettes et éponger l'excédent d'eau. Le tapis pénètre alors dans un tunnel de séchage qu'il va parcourir en 1 h environ. La chaleur fournie par un réseau de résistances électriques ou un brûleur (au gaz ou au fuel) ne dépasse jamais 60 °C.

Une fois séchées, les « feuilles » sont automatiquement décollées de leurs supports, comptées, puis emballées en paquets de 100. L'emballage est actuellement la seule opération encore effectuée manuellement. La production des unités de séchage varie de 3 600 à 4 500 « feuilles » h⁻¹, ce qui correspond à l'emploi de 70/90 kg d'algue fraîche. Quand la récolte dépasse les capacités de traitement des usines, les algues sont conservées temporairement à -20 °C après que leur pourcentage en eau ait été abaissé à 50 % par centrifugation (Araki *et al.*, 1982). Le format moyen des « feuilles » de *Porphyra* est de 20 × 19 cm. Le poids d'un paquet de 100 oscille entre 250 g et 350 g en fonction de la qualité du produit. Le séchage par la méthode industrielle concerne 90 % de la production.

CONSERVATION DU PRODUIT

Pour la conservation de courte durée allant de 15 jours à 1 mois, les « feuilles » peuvent être mises au réfrigérateur à des températures comprises entre 5 et 10 °C. Pour des durées plus importantes, de l'ordre de 2 à 3 mois, il est nécessaire de les envelopper dans un plastique alimentaire ou dans du papier aluminium, de chasser le plus possible l'air les entourant et de les ranger à une température inférieure à -5 °C. Des stockages d'une durée supérieure sont tout à fait possibles, mais les « feuilles » doivent alors être mises dans des sacs en polyéthylène scellés sous vide et placés dans des enceintes thermostatées entre 30 et 40 °C. La conservation de la qualité des « feuilles » de Nori semble essentiellement être fonction de la teneur en eau du produit et de la température de stockage. La dégradation des composés chlorophylliens, de la vitamine C et du β carotène est minimale si le stockage s'effectue à 0 °C et avec des algues présentant des taux d'humidité inférieurs à 6 %. C'est pourquoi, dans le commerce, les « feuilles » sont toujours vendues dans des emballages contenant un déshydratant (Figure 152).

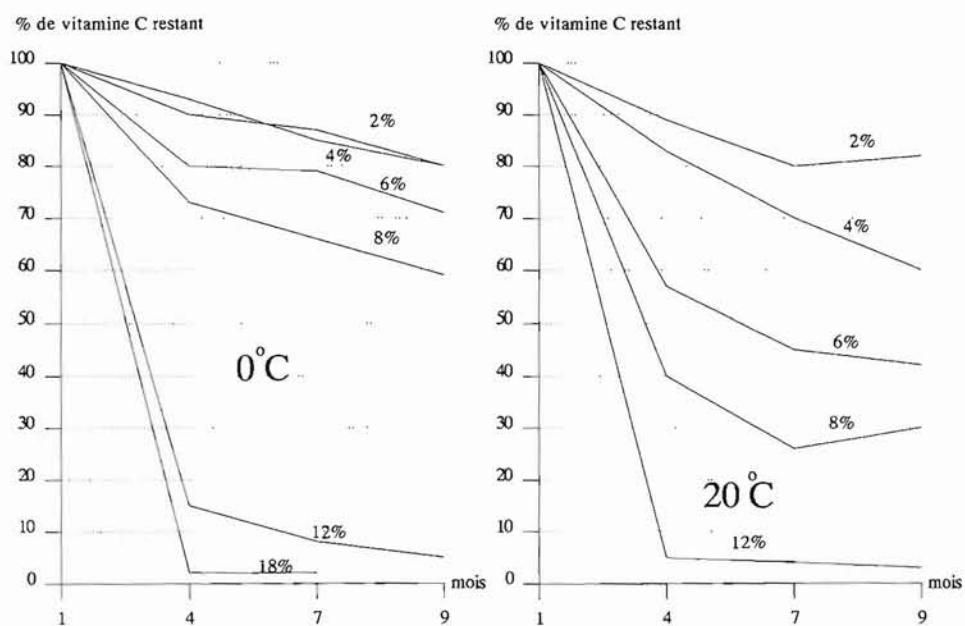


Figure 152 – Variations des taux de vitamine C dans les « feuilles » de *Porphyra* séchées en fonction de la température de stockage et de l'humidité.

Dans les entreprises de transformation, le produit est systématiquement soumis à un passage à l'étuve avant toute manipulation. Des précautions importantes sont prises quant aux taux d'humidité des locaux qui servent à l'emballage du produit,

les « feuilles » séchées ayant tendance à se réhydrater très rapidement (Oohusa, 1984). La conservation sous atmosphère modifiée (principalement azote) tend à se généraliser au vu des très bons résultats obtenus. Le stockage du Nori en l'absence d'oxygène préserve pratiquement l'intégralité des qualités des « feuilles » (Oohusa, 1984).

SITUATION DANS LES DIFFÉRENTS PAYS PRODUCTEURS

Au Japon

Les sites de culture les plus importants sont localisés pour l'essentiel dans la mer intérieure de Seto et dans la baie d'Ariake près de Nagasaki (Figure 153). 62 000 ha fournissent près de 10 milliards de « feuilles » de Nori.

Sur le marché des algues japonais, celui de *Porphyra* est sans doute le plus important tant en volume qu'en chiffre d'affaires (Figure 154). Depuis 1968, année record où 66 000 familles étaient enregistrées comme s'occupant de culture du Nori, le nombre de cultivateurs a progressivement diminué pour atteindre 17 000 en 1987. Le professeur Kang (1971) avance deux raisons à cette baisse. La première est liée à l'abandon des champs de culture au profit de l'installation d'usines nouvelles dans les régions côtières. La seconde est d'ordre spatial et tient au fait qu'en 1978, les champs de Nori occupaient le maximum d'espace disponible et produisaient alors plus de 9 milliards de feuilles séchées. Depuis, les profits dégagés n'ont cessé de décroître alors que la compétition entre les régions et les différents cultivateurs s'intensifiait, entraînant l'abandon du métier par un nombre croissant de personnes. Dans le même temps, toutefois, les rendements des champs continuaient de croître, ce qui a permis de conserver et même d'augmenter le niveau de production (Figure 155).

L'entreprise cultivant *Porphyra* est essentiellement familiale. Elle se compose en moyenne de quatre membres travaillant sur 80 à 200 filets. Bateaux et machines à fabriquer les « feuilles » représentent la plus grande partie des dépenses (80 à 93 %). Le gain annuel moyen par famille, selon les statistiques du Ministère de l'Agriculture, des Forêts et de la Pêche, était de l'ordre de 200 000 F en 1984, dont la moitié était reprise par les coûts de production. Il n'est pas suffisant pour assurer les besoins. Mais, comme l'activité « *Porphyra* » n'est que saisonnière, des travaux complémentaires peuvent être entrepris, soit pour la production d'autres espèces d'algues (*Undaria* ou *Laminaria japonica*), soit pour l'agriculture (riz, légumes, bétail...).

Depuis trois à quatre ans, on note une surproduction de Nori dans le pays (Tableau 45). La mise en vente de grandes quantités de « feuilles » présentant une qualité médiocre a entraîné une chute des cours sur l'ensemble du marché. Afin de redresser ce dernier, les autorités encouragent les cultivateurs à produire des algues de haute qualité, à réduire les coûts et à augmenter le rendement. Elles incitent les familles à une meilleure utilisation des outils et à une meilleure gestion des sites de culture, en promouvant notamment une coopération accrue entre les cultivateurs. Des recherches sont menées pour la mise au point de nouvelles variétés présentant

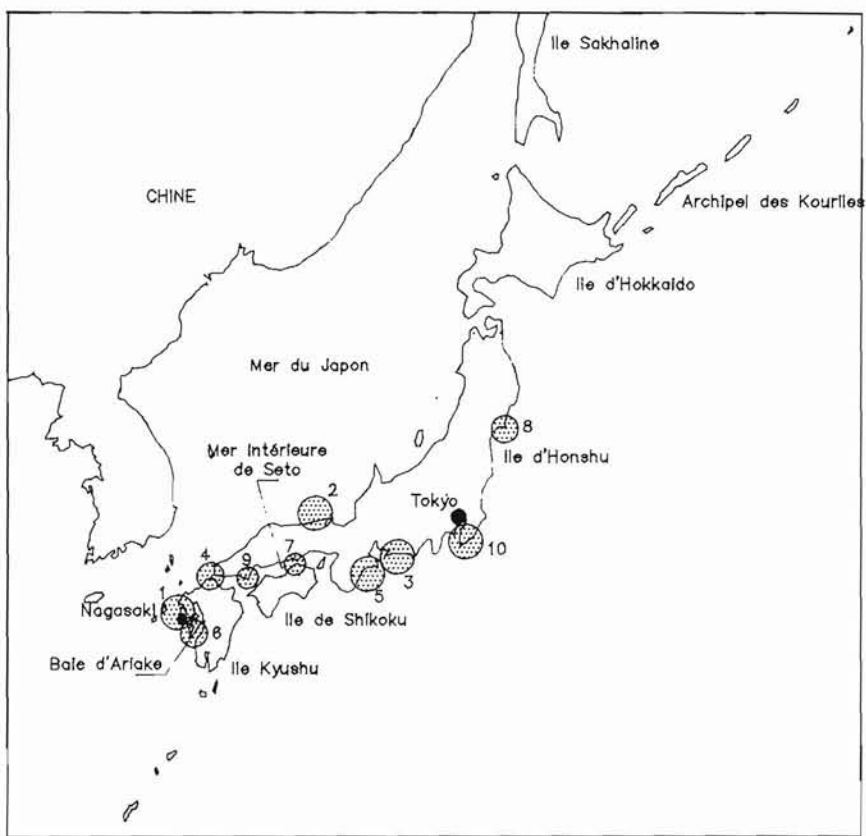


Figure 153 – Principaux sites de culture au Japon.

Ils sont représentés par des cercles dont la superficie est proportionnelle à la production.

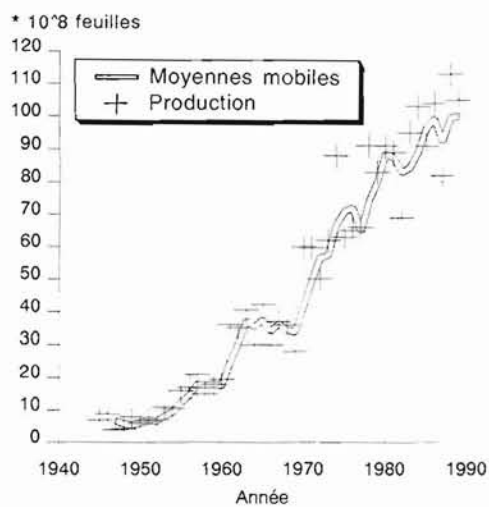


Figure 154 – Évolution de la production de *Porphyra* au Japon.

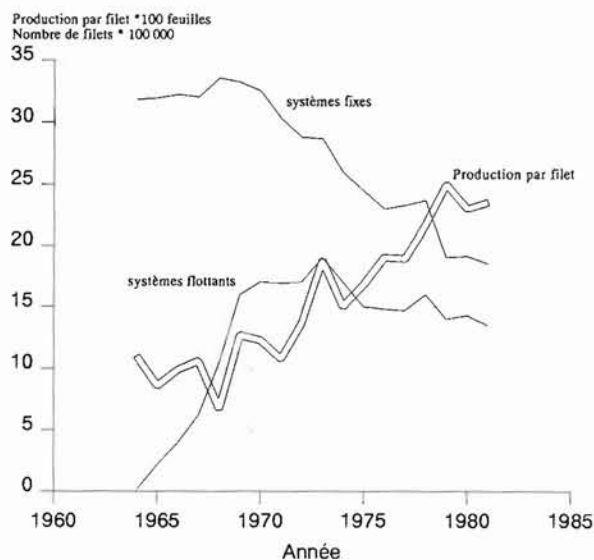


Figure 155 – Evolution du rendement et du nombre de systèmes de culture depuis une trentaine d'années.

Le niveau de production globale est maintenu, voire augmenté, bien que le nombre de systèmes de production diminue, ceci grâce à une augmentation du rendement des filets de culture.

Tableau 45 – Production totale de *Porphyra* au Japon.

Année	Quantité (Tonnes poids humide)	Nombre de feuilles (10 ⁶) (OHNO 1990)
1978	350471	9191
1979	325686	8369
1980	357672	9191
1981	340510	8911
1982	263312	6913
1983	360694	9560
1984	396530	10372
1985	351788	9159
1986	403112	10458
1987	321238	8252
1988	442806	11364
1989	350000	10500

des qualités organoleptiques améliorées, une croissance supérieure et une meilleure résistance aux maladies.

La plus grande partie du *Porphyra* est commercialisée sous forme de « feuilles » séchées (Hochi-Nori) soit en l'état, soit grillées (Toasted Nori), soit assaisonnées aux crevettes (ajitsuke-Nori). Il existe une préparation consistant en une réduction dans une sauce de soja (tsukudani-Nori). Toutefois, cette préparation est de plus en plus réservée aux algues du genre *Monostroma*. Un certain nombre de présentations nouvelles, soupes instantanées, confitures et vins préparés à partir de ou incluant du *Porphyra*, ont fait leur apparition sur le marché depuis une dizaine d'années.

Les activités liées à la culture de *Porphyra* sont très fortement structurées au sein de groupements coopératifs. On estime à 80 % le nombre d'exploitants appartenant à une coopérative. Ce succès s'explique par le fait que l'État a délégué à ces organisations de très larges pouvoirs pour organiser les activités aquacoles et régler les droits de pêche. Les concessions accordées le sont pour un an et la coopérative assure généralement un roulement entre les différentes familles. Les groupements étendent également leur influence sur tout le marché du Nori. Transformations, commercialisation du produit, achat et vente du matériel de production (bateaux, machines à sécher, carburant....) sont gérés par les coopératives. Ces dernières entretiennent également des relations avec les organismes de recherche et les universités pour initier un certain nombre de travaux. Des documents techniques et scientifiques sont réalisés chaque année par les groupements locaux et nationaux, comme par exemple l'annuaire du Nori qui retrace avec précision les activités d'une année de production, les problèmes rencontrés, les solutions trouvées et les nouveautés.

Les circuits de commercialisation (Figures 156-157) sont extrêmement complexes comme en témoigne le tableau 168. Ils passent en effet par une succession de grossistes et de ventes aux enchères. Les exportations de Nori représentent moins de 1 % de la production totale (Tableau 46). Il s'agit surtout de ventes à destination de Taïwan et des Etats-Unis (Nisizawa, 1987). Près de 70 % de la récolte de *Porphyra* est utilisée sur le marché intérieur. Une grande part de la consommation (jusqu'aux 2/3) est concentrée en juillet et à la fin de l'année pour les traditionnels cadeaux. Les emballages peuvent atteindre des sommes extrêmement importantes, jusqu'à 2 000 F pour 100 « feuilles » de Nori grillées et assaisonnées. Les prix pratiqués à la vente varient considérablement, jusqu'à un facteur 100, en fonction de critères de qualité, de provenance géographique, de marques, de disponibilité. Ainsi, entre deux régions productrices, comme la baie d'Ariake et la Préfecture d'Iwate, ils étaient respectivement en 1990 de 16 yens et de 6 yens. Pryet (1986) signale l'exemple

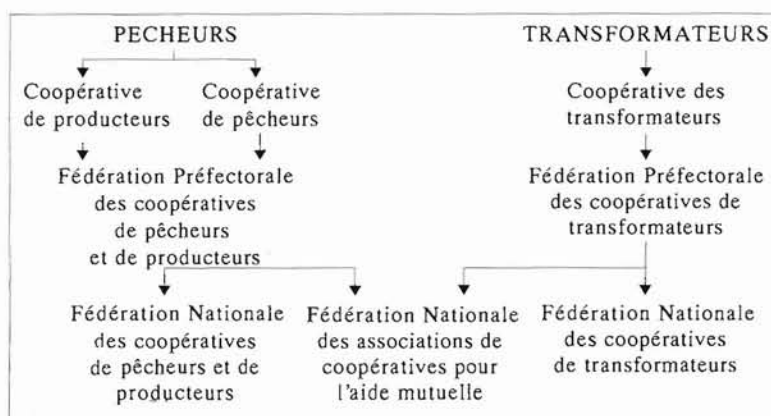


Figure 156 – Structure de l'exploitation de *Porphyra* au Japon.

La quasi totalité des phyculteurs de Nori sont adhérents à des coopératives locales qui régissent les droits de pêches et de l'activité aquacole.

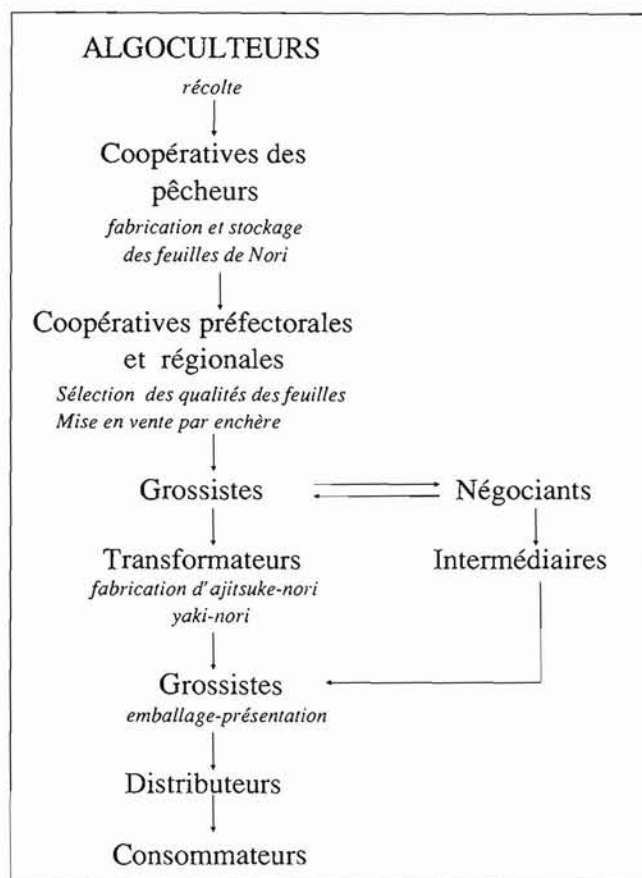


Figure 157 – La commercialisation du Nori au Japon.

Elle passe par un grand nombre d'intermédiaires avant d'arriver au consommateur final.

Tableau 46 – Exportation japonaise de « feuilles » de Nori.

Année	1985	1986	1987	1988	Valeur 1988 en MF
Nori sec total	205 512	195 834	206 808	184 234	64,50
Taiwan	167 496	173 136	173 000	156 201	50,90
USA	25 938	16 560	22 901	16 679	8,07
autres	12 078	6 138	10 907	11 354	5,53
Nori assaisonné total	256	281	354	385	62,50
USA	125	143	139	145	37,70
autres	49	40	105	116	2 566
Hong Kong	82	98	110	124	10,45

d'une vente de Nori dans la Préfecture de Nagasaki où la « feuille » de qualité moyenne fut commercialisée à 0,11 F alors que celle de haute qualité dépassait 1,15 F.

Les prix subissent en outre des fluctuations saisonnières, comme en témoigne la figure 158.

Pryet (1986) note également qu'à Sendai et à Tokyo le critère de choix principal est le prix tandis qu'à l'est du Japon on privilégie l'aspect ; à l'ouest, dans la région d'Osaka notamment, ce sont le goût et la marque qui sont primordiaux. La dépense annuelle pour l'achat de *Porphyra* par famille oscille entre 4 000 et 5 500 yens, soit une consommation de 160 à 200 « feuilles » an⁻¹.

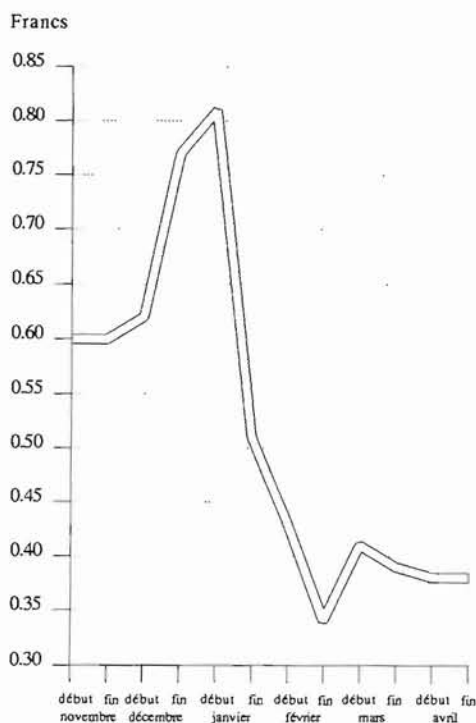


Figure 158 – Les prix de *Porphyra*.

Ils peuvent varier considérablement en fonction des saisons ; ils culminent en début d'année, puis connaissent une chute importante.

En Corée

La production coréenne a connu, au même titre que la production japonaise, un essor considérable à la suite de l'introduction des nouvelles méthodes de culture au cours des trente dernières années. Le *Porphyra*, appelé Kim, est consommé essentiellement sous forme de feuilles séchées. Les préparations améliorées faisant appel à un assaisonnement sont moins courantes qu'au Japon. Les qualités des produits présentés sur le marché sont variables d'où une gamme de prix allant de 30 à 55 F le « bundle » (1 bundle=100 « feuilles »). Une « feuille » de *Porphyra*, pour être de très bonne qualité, doit être d'un noir profond, douce au toucher et brillante d'aspect. Elle ne doit pas présenter de perforations ; la découpe doit être nette et la couleur

uniforme (Tableau 47). L'emballage du *Porphyra* est extrêmement rudimentaire en Corée. Cent « feuilles » sont pliées par paquets de 10 et maintenues ensemble à l'aide d'un ruban en papier. Pratiquement l'ensemble de la production coréenne est destiné au marché intérieur.

Tableau 47 – Les différentes catégories de *Porphyra*.

Paramètre	1er choix	2ème choix	3ème choix	Déclassé
Couleur	- couleur origine très sombre - très brillant - pas de diatomée	- couleur origine - brillant - pas de diatomée	- couleur origine - brillant - quelques diatomées	- < 20 % diatomées
Forme	- Longueur 206 mm - Largeur 189 mm - ni altérations, ni trous	- id - id - id	- id - id - id	- id - id - altérations et trous
Poids	- 1 bundle* > 225 g	- id	- id	- id
% humidité	- < 15 %	- id	- id	- id
Présence de <i>Monostroma</i>	non	< 3 %	< 10 %	< 15 %

* un bundle = 100 feuilles

Dans la figure 159 sont résumés les principaux circuits commerciaux de vente de l'algue. La grande majorité du « Kim » transite, à l'échelon local, par des coopératives de pêcheurs. Ce sont elles qui déterminent la qualité et les prix appliqués à la marchandise après consultation de la Fédération Nationale des Coopératives à Séoul. Une faible partie est vendue, soit directement, soit par enchères aux grossistes et aux détaillants. La vente au détail se fait par l'intermédiaire d'échoppes spécialisées dans la distribution des produits marins secs. Les algues de meilleure qualité sont généralement conservées au fond du magasin où elles subissent moins d'agressions physiques et chimiques que celles vendues en devanture. Beaucoup de « feuilles » sont également commercialisées sur les marchés ouverts. L'utilisation du produit se fait principalement sous deux formes. Légèrement grillées et assaisonnées de graines de sésame, les « feuilles » de *Porphyra* sont consommées telles quelles ou utilisées pour la préhension du riz. Ou bien, elles sont employées comme contenant; elles servent alors à préparer le « Kim Pa ». La recette est la suivante : la « feuille » est étalée et recouverte de riz ; un certain nombre d'ingrédients choisis pour leur coloration intense (navets jaunes, jaune d'œuf, concombre, viande rouge, piment rouge...) sont placés au centre; l'ensemble est roulé puis découpé en tronçons de 5 à 6 cm d'épaisseur.

La production artificielle de carpospores et l'introduction de la technique de culture de *Conchocelis* par « free-living » ont été appliquées dès 1962, d'où une amélioration sensible de la production à partir de cette date. La progression s'est poursuivie avec l'apparition à partir de 1970 de la congélation des filets et l'utilisation en mer ouverte de structures flottantes. Les possibilités de culture en dehors de la zone intertidale furent largement mises à profit et ont contribué à améliorer les rendements et la qualité des produits obtenus. De 1980 à 1986, les algues ont représenté en Corée la plus forte activité aquacole. Si, du point de vue pondéral, *Un-*

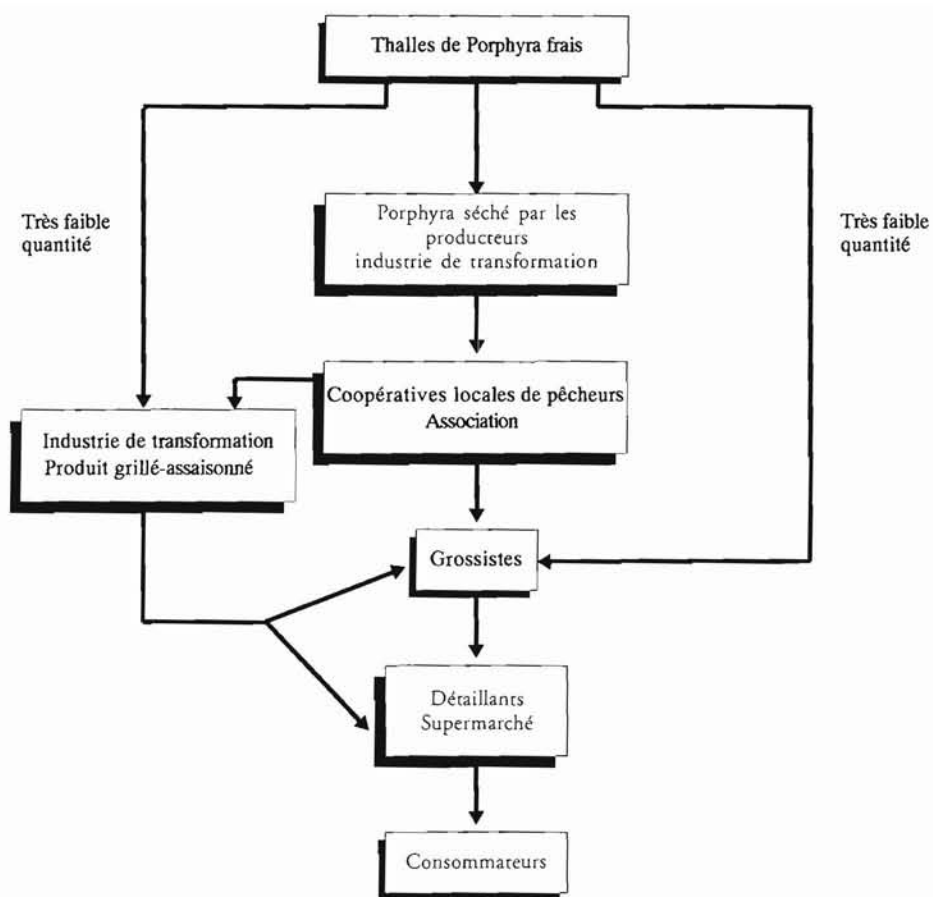


Figure 159 – Les circuits commerciaux de *Porphyra* en Corée.

daria arrive en première position, *Porphyra* constitue une valeur économique supérieure (Tableau 48). Depuis 1980, la production annuelle en *Porphyra* a toujours dépassé les 3×10^9 « feuilles », le maximum ayant été atteint en 1986 avec plus de 6,2 milliards de « feuilles ».

Au total, sur les 52 500 ha qui sont utilisés pour les algues, près de 85 % le sont exclusivement pour *Porphyra*. Les aires de culture se situent sur les côtes est et sud du pays, notamment dans la région de Jeon Nam (Figure 160). L'exploitation moyenne ne dépasse pas 20 ha et produit autour de $360 \text{ kg sec ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, soit 120 000 « feuilles ». La compagnie la plus importante sur le sol coréen est la Sam Heung Fisheries limited située près de Pusan ; elle gère 821 ha avec une production annuelle de 135 t correspondant à 45 000 000 de « feuilles » de *Porphyra*.

La culture sur filet en pleine mer représente près de 30 % de la superficie totale et se développe de plus en plus. Le calcul des différents postes pour un hectare qui fournit 200 000 « feuilles » se décompose ainsi :

Tableau 48 – Production annuelle de *Porphyra* en Corée.

Année	Production (1)	Surface cultivée (2)	Récolte naturelle(1)
1980	56 274	20 593	-
1981	80 490	25 144	-
1982	79 784	27 256	-
1983	87 963	33 355	-
1984	136 484	37 953	-
1985	109 816	42 011	602
1986	143 369	44 451	378
1987	83 287	43 175	15
1988	115 749	55 758	1248
1989	141 415	56 793	775

(1) t (poids frais) (2) en ha



Figure 160 – Sites de production de *Porphyra* en Corée.

- semence 795 F
- matériel 1 200 F
- travail 5 152 F

ce qui, pour une valeur marchande de 64 000 F, dégage un profit de 38 000 F environ. De même qu'en agriculture, un des problèmes majeurs des cultivateurs est lié aux conditions de l'environnement qui peuvent hypothéquer la récolte comme en témoigne la mauvaise production de 1987. L'insuffisance de chambres frigorifiques pour disposer d'une grande réserve de filets réfrigérés ne permet pas actuellement

de pallier les besoins de remplacement provoqués soit par des maladies, soit par des conditions météorologiques défavorables.

En Chine

Sous le nom de « Zicai », *Porphyra* est également consommé en Chine, sous forme de « feuilles » séchés, mais déshydratation est le plus souvent réalisée par exposition au soleil sur des claies. L'algue peut aussi être présentée en galettes de 30 cm de diamètre, formées de frondes entières compressées et déshydratées.



Figure 161 – Régions productrices de *Porphyra* en Chine.

Les premières tentatives de culture ont débuté dans les années 50 avec l'espèce *Porphyra yezoensis* importée du Japon, acclimatée dans la région de Dalian et produite selon la méthode des pieux (Figure 161). Les résultats encourageants ont conduit à l'installation de nouvelles structures dans la région de Qingdao au début des années 60. En 1964, le Ministère de la Mer chinois favorisa des expérimentations portant

sur la culture d'une nouvelle espèce, *Porphyra haitanensis*, dans la province de Fujian déjà réputée pour la production naturelle de zicai, grâce à une technique de repeuplement de *Porphyra* sur des rochers préalablement dénudés. La majorité des cultivateurs ont opté pour des structures de culture semi-flottante construites avec des radeaux importés du Japon.

Porphyra haitanensis fournit près de 90 % de la production totale (Tableau 49). L'ensemble des exploitations occupent au total 6 700 hectares avec un rendement moyen de 240 g de *Porphyra* m⁻². Le revenu par installation oscille entre 6 400 à 11 300 F ha⁻¹ an⁻¹ (Liang, 1990). La commercialisation du *Porphyra* suit principalement deux voies : l'une passe par le biais de l'Aquatic Products Marketing and Supply Co. qui assure la collecte et la vente des algues au niveau du détaillant et des usines de transformation ; l'autre emprunte la voie directe, les exploitants fournissant les usines de traitement.

Tableau 49 – Production de *Porphyra* sp. en Chine (en tonnes).

Année	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988
Production (poids sec)	7 029	6 815	6 800	9 900	12 374	12 367	12 586	12 285	15 576

Aux Etats-Unis

Le marché du *Porphyra* est en forte progression. Les besoins pour ce type de produit provient pour une grande part de la population asiatique immigrée et des restaurants exotiques. Le développement de l'alimentation diététique est venu renforcer la demande. Ce marché a été de 10 millions de dollars en 1988 et enregistre depuis une progression annuelle de l'ordre de 10 % (Richards, 1990). Les principaux fournisseurs étrangers sont le Japon et la République de Corée. La culture de *Porphyra* dans le Pacifique de Nord-Ouest vise deux objectifs : l'utilisation d'espèces d'origine japonaise, *Porphyra yezoensis* et *Porphyra tenera*, en appliquant les techniques extrême-orientales et la recherche et l'emploi d'espèces autochtones susceptibles d'être produites selon les méthodes asiatiques ou de façon différente. Waaland *et al.* (1984) ont montré en effet que les espèces indigènes, et particulièrement *Porphyra torta* Krischnamurty, se prêtent bien à la culture.

Depuis 1982 une installation de type commercial, l'« American Sea Vegetable Company », s'est implantée à Vashon Island dans le Puget Sound (Etat de Washington) et a obtenu des résultats extrêmement prometteurs. En 1989, elle gérait 360 unités de production de 18 m × 1,6 m occupant une superficie de 2,5 ha. Un des principaux problèmes auquel doit faire face cette société concerne les possibilités d'extension, qui se heurte à des oppositions des riverains, des pêcheurs et des plaisanciers, oppositions tellement vives que la Direction envisage de transférer ses installations dans les eaux canadiennes toutes proches.

CHAPITRE X

LA CULTURE DE L'ALGUE *UNDARIA PINNATIFIDA* (Harvey) Suringar

Connue sous le nom commercial de « Wakame » au Japon, de « Myok » en Corée, de « Qundaicai » ou « Haijiecai » en Chine, d'« Ouessane » ou « fougère de mer » en Europe, l'algue brune *Undaria pinnatifida* est l'une des trois principales espèces qui fournissent le marché des algues alimentaires. Ses qualités organoleptiques, sa couleur attrayante, la finesse et le craquant de sa lame en font un produit fort apprécié en Extrême-Orient et qui commence à l'être en Occident. La part provenant de la culture représente plus de 90 % de la production totale qui dépasse actuellement (1990) 470 000 t (poids frais). Seul, le Japon maintient encore, par tradition, une cueillette sur des peuplements sauvages.

La technique de culture utilisée en Extrême-Orient a été mise au point en 1955 et, à quelques détails près, n'a pas beaucoup évolué depuis ; elle dépend toujours d'un ensemencement des collecteurs au moyen d'une multitude de spores émises au moment où l'espèce devient fertile. Elle est donc soumise aux caprices de la nature comme en témoignent les fluctuations de la récolte d'une année sur l'autre. Paradoxalement, l'amélioration a été apportée par l'Europe où l'espèce n'existait pas avant 1971, date à laquelle elle a été accidentellement introduite dans l'étang de Thau en Méditerranée (France) avec le naissain d'huîtres importé du Japon. Considérant que cette algue représente un intérêt économique incontestable au vu de la demande croissante du marché asiatique et de la naissance du marché occidental, la France a entrepris de la cultiver sur son littoral où les conditions sont favorables. Elle a, dans cette optique, élaboré une nouvelle procédure dans laquelle l'ensemencement est réalisé, non à partir des spores, mais au moyen de semence produite à volonté en conditions contrôlées au laboratoire, indépendamment des variations de la biologie de l'espèce. Il s'agit là de la première culture d'algue marine réussie en Europe.

Le cycle de reproduction d'*Undaria pinnatifida* est typiquement celui d'une Laminariale ; le principe de la culture consiste donc, comme pour *Laminaria japonica*, à obtenir en éclosérie des plantules fixées sur un support amovible que l'on installe en mer où l'algue peut atteindre son développement optimal. On retrouve d'ailleurs dans le processus les quatre étapes fondamentales :

- l'ensemencement des collecteurs à partir des éléments reproducteurs,
- la production des plantules en éclosérie,

- la préculture,
- le développement en mer.

Le déroulement de chaque étape est, bien entendu, conditionné par le comportement et les exigences propres à *Undaria pinnatifida*. Mais il est aussi influencé par le mode d'ensemencement selon que ce dernier est effectué à partir de spores comme en Extrême-Orient, ou à partir de gamétophytes comme en France. Cette dernière pratique devrait supplanter progressivement la méthode traditionnelle, tant sont intéressantes les améliorations qu'elle permet.

Il a paru judicieux, dans ce contexte, de réaliser un cliché panoramique de la culture d'*Undaria* telle qu'elle se présente actuellement, au moment précis où le changement de technique et l'intervention de l'Occident dans ce domaine vont en modifier certains aspects. Nous serons ainsi mieux à même de prévoir sur quels points se fera cette évolution et peut-être mieux armés pour en gommer les éventuels aspects négatifs.

BIOLOGIE D'*UNDARIA PINNATIFIDA*

POSITION SYSTÉMATIQUE

Undaria pinnatifida est une algue colorée en brun par des pigments surnuméraires (xanthophylle, carotène, fucoxantine) qui permettent de la situer dans le phylum des Chrysophytes, l'embranchement des Phéophycophytes et la classe des Phéophycées. Par son cycle de reproduction, elle appartient à la sous-classe des Hétérogénératés et à l'ordre des Laminariales. Par la position de sa zone sporifère, elle appartient à la famille des Alariacées. Son premier nom fut d'ailleurs *Alaria pinnatifida* que lui attribua Harvey (1851). Considérant qu'elle ne correspondait pas tout à fait aux caractéristiques du genre *Alaria*, mais plutôt à celles du genre *Undaria* qu'il avait créé en 1874, Suringar préféra la nommer *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar. Après les travaux de Yendo (1919) et surtout Okamura (1915), la réalité du genre *Undaria* est reconnue ; il comprend trois espèces : *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, *Undaria undaroides* (Yendo) Okamura, *Undaria petersiana* (Kjellman) Okamura.

En fait, *U. undaroides* et *U. petersiana* ont une distribution très limitée par rapport à *U. pinnatifida* (Figure 162). *U. undaroides* ne se rencontre que dans le sud-est de Honshu (préfecture de Chiba, Wakayama, Mie), à une profondeur de 2 à 8 m, sur des fonds rocheux léchés par le courant chaud du Kuroshio. Sa taille dépasse rarement 1 m et sa qualité alimentaire est considérée comme médiocre. *U. petersiana* pousse plutôt sur des fonds rocheux plus ou moins couverts de sable ou de vase, entre 3 et 10 m de profondeur. Les seuls peuplements significatifs sont situés entre les préfectures de Chiba et Wakayama, au sud-est de l'île Honshu, ainsi

qu'entre Fukui et Nagasaki, le long de la mer du Japon et à l'est de la mer de Chine. La longueur de la plante n'atteint pas 35 cm.

AIRE DE DISTRIBUTION

Undaria pinnatifida présente par contre une aire de distribution en extension. L'algue a été, jusqu'en 1960, endémique des côtes japonaises qu'elle peuple totalement à l'exception du sud-est et du nord-est de l'île d'Hokkaido (Saito, 1975). Mais les transferts nécessités par la culture ont provoqué la naissance de champs sauvages en

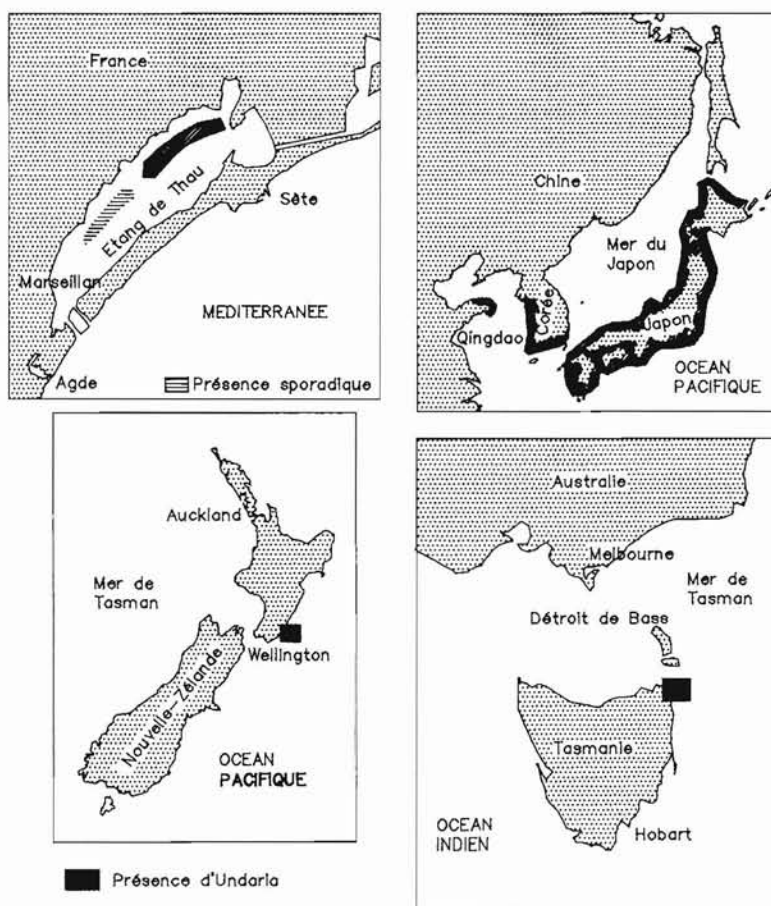


Figure 162 – Distribution géographique d'*Undaria pinnatifida* à travers le monde.
(les rapports d'échelle ne sont pas respectés)

Chine et en Corée. De même, les importations d'huîtres en provenance de l'Extrême-Orient sont responsables de l'apparition de l'espèce sur les côtes méditerranéennes de la France, depuis l'étang de Thau jusqu'à Port-Vendres (Pérez *et al.*, 1984 ; Boudouresque *et al.*, 1985) et sur les rivages de l'Atlantique, notamment en zone cantabrique selon Salinas (*com. pers.*, 1990), et en Bretagne (Floc'h, 1988).

En 1987, l'algue est signalée en Nouvelle-Zélande à proximité du port de Wellington où elle forme un peuplement stable sur 7 à 8 km entre la limite des plus basses mers et une profondeur de 5 à 7 m (Hay et Luckens, 1987 ; Hay, 1988 ; Stapleton, 1988 ; Hay, 1990). On pense que l'introduction fortuite s'est faite par l'intermédiaire d'organismes fixés sur les coques des bateaux ou lors de déballastages de pétroliers.

En juillet 1988, Sanderson *et al.* (1989) ont la surprise de découvrir un champ d'*U. pinnatifida* en Tasmanie près de Triabunna, s'étendant sporadiquement sur plus de 16 km par 15 m de fond ; ce champ aurait pour origine un ancien commerce d'ormeaux avec la Corée.

MORPHOLOGIE

L'aspect de l'algue adulte varie relativement peu d'un lieu à un autre. Elle est formée d'une lame profondément échancrée et parcourue par une nervure médiane. Cette nervure se prolonge par un stipe plat plus ou moins long (de 8 à 20 cm). A la base de celui-ci, on observe de nombreux haptères divisés dichotomiquement et très enchevêtrés. Ils constituent un solide crampon qui fixe l'algue au substrat rocheux. Okamura (1915) a distingué deux variétés :

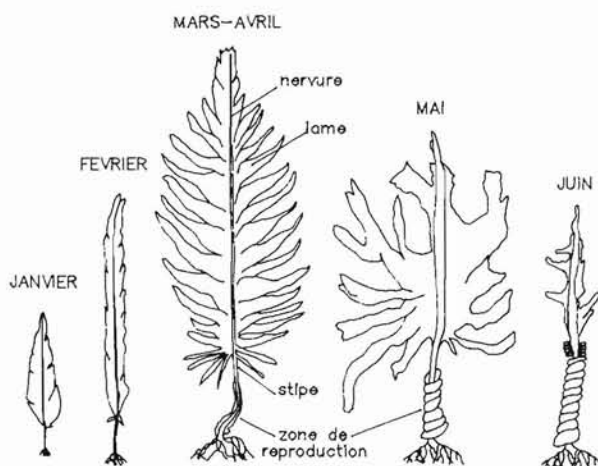


Figure 163 – Évolution de l'algue *Undaria pinnatifida* dans l'étang de Thau.

Les plants ne présentent les qualités organoleptiques permettant la commercialisation que durant la deuxième quinzaine de mars ; on pourrait certainement par culture allonger cette période.

- la forme « distans » Miyabe et Okamura ou « nordique » caractérisée par son stipe allongé et pourvu à la jonction avec la lame de fines barbules en position opposée ;
- la forme « typica » Yendo ou « du sud » ; chez elle, le stipe est court et dépourvu de barbules.

Kang (1977) a démontré qu'en fait, les différences entre les deux variétés ne sont que phénotypiques puisque un plant type « distans » transféré du nord au sud de la Corée donne une descendance « typica » et réciproquement.

Les dessins de la figure 163 schématisent l'évolution naturelle de l'algue macroscopique depuis les premiers stades jusqu'à sa disparition. L'espèce apparaît à l'œil nu vers la mi-novembre sous l'aspect d'une plantule lancéolée pourvue déjà d'une lame et d'un stipe bien différenciés. La croissance a lieu pendant l'hiver : en février, la lame constitue un ruban de 50 à 70 cm de longueur. En mars et avril, elle croît rapidement, s'élargit du sommet vers la base, et se coupe en lanières horizontales ; Elle prend une forme pyramidale. Elle atteint à la mi-avril les dimensions maximales qui sont en moyenne : longueur totale lame et stipe : 73 à 80 cm, longueur du stipe : 8 à 20 cm, largeur de la lame : 40 à 70 cm, largeur du stipe : 0,6 à 0,9 cm, poids total : 102 g. Ces mesures ont été établies sur des populations japonaises, coréennes et méditerranéennes (Pérez *et al.*, 1981) ; en Bretagne (Pérez *et al.*, 1984), la croissance est plus forte, si bien que les plants arrivent à atteindre 3,20 m de longueur.

Au début du printemps, deux ailes naissent de part et d'autre du stipe et se développent en se plissant : les sporophylles sur lesquelles se différencient des sporocystes. A partir du moment où elle devient fertile, la plante ne grandit plus et se désagrège progressivement du sommet vers la base jusqu'à se réduire à un court fragment de stipe déchiqueté et épiphyté principalement par des Ectocarpacées. En juillet, on n'en trouve plus trace. La longévité du plant macroscopique est de 5 à 6 mois ; le reste de l'année est vécu sous forme microscopique (juin-octobre). On retrouve cette même chronologie en Extrême-Orient, sur les côtes atlantiques et méditerranéennes, en Tasmanie et en Nouvelle-Zélande lorsqu'on se réfère aux plants sauvages. On constatera par la suite qu'il est possible de modifier cette évolution naturelle dès que l'on maîtrise la production de la semence.

ANATOMIE

En coupe transversale, la nervure et le stipe présentent une structure comparable à celle de *Laminaria japonica*. De l'extérieur vers l'intérieur, on observe une fine cuticule mucilagineuse en surface recouvrant le méristoderme composé de petites cellules allongées, fortement colorées, disposées en palissade et issues de divisions tangentielles. Il est difficile de distinguer dans le cortex ce que Fristch (1945) appelle le cortex externe et le cortex interne. Tout au plus peut-on dire que le premier se compose de cellules plutôt en losange tandis que, dans le second, elles sont plutôt cubiques. Mais le passage de l'un à l'autre n'est pas net car, dans les deux cas, les parois latérales sont épaissies par l'accumulation de mucilages. Au centre, la médulla

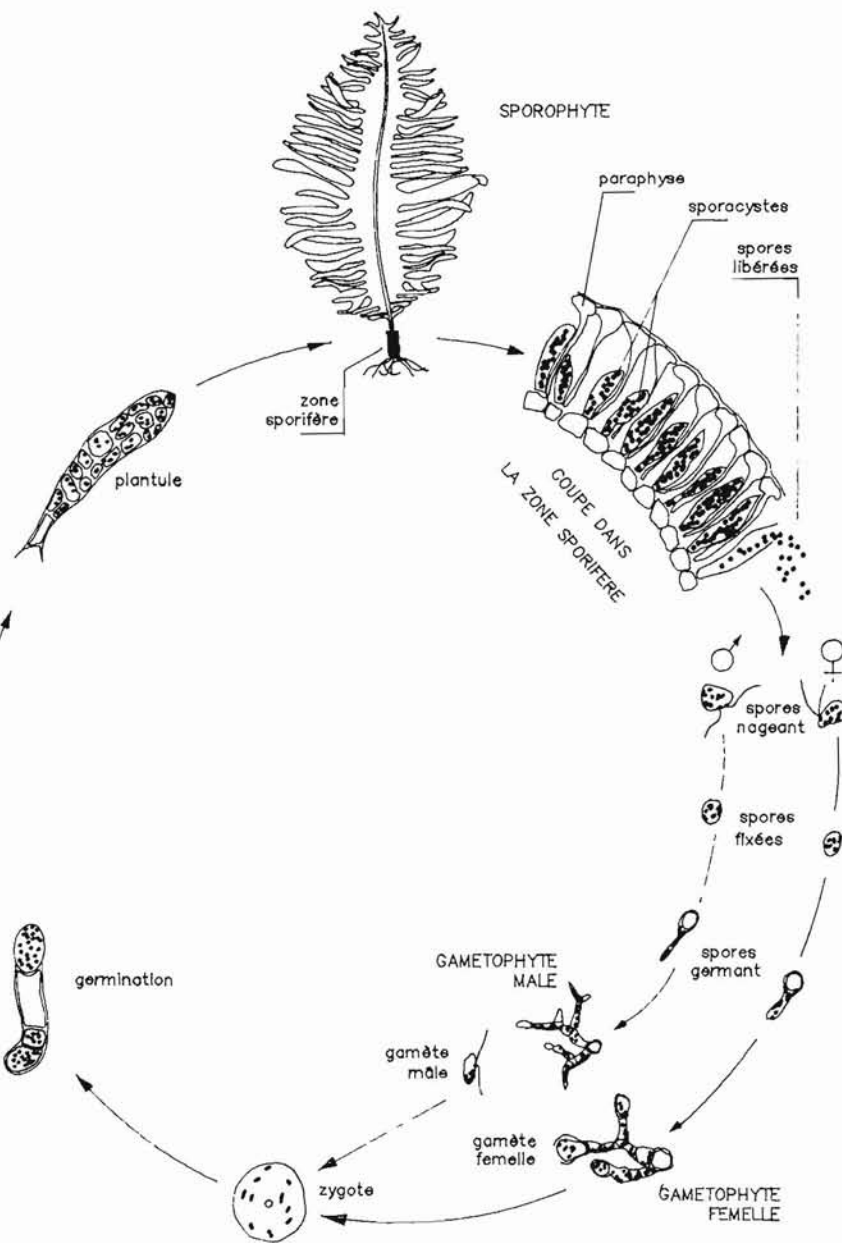


Figure 164 – Le cycle de reproduction sexuée d'*Undaria pinnatifida* (d'après Saito, 1956b, et Kang, 1977).

Les rapports de taille ne sont pas respectés. La durée de chacune des phases dépend de la température.

présente un enchevêtrement de filaments reliés par de nombreux plasmodesmes. Cette structure s'estompe à mesure que l'on va vers les bordures de la lame composée d'à peine 3 à 4 strates cellulaires.

L'observation à la loupe binoculaire de la surface de la lame révèle la présence de touffes de poils presque incolores jaillissant de petites cavités. On voit aussi des points sombres dispersés irrégulièrement. Chacun d'eux est constitué d'un amas de cellules au contenu coloré entourant une chambre remplie selon Sauvageau (1921) de fucoïdine : ce sont des cellules sécrétrices. La chambre centrale s'ouvre sur l'extérieur par un petit opercule mucilagineux qui se soulève lorsque la pression intérieure est suffisamment élevée.

POSITION BATHYMÉTRIQUE

L'espèce choisit des substrats rocheux en mer ouverte et dans les baies parcourues par des eaux tempérées. Sa position bathymétrique varie selon les lieux. En Extrême-Orient, elle s'installe depuis les plus basses mers jusqu'à 15 m de fond (Arazaki et Arazaki, 1983). Il en est de même en Tasmanie (Sanderson et Barrett, 1989). En Nouvelle-Zélande (Stapleton, 1988) et sur la côte française de l'Atlantique, elle ne dépasse pas 10 m de profondeur (Floc'h *et al.*, 1988). Sur la côte méditerranéenne, elle ne se fixe jamais à plus de 1 m de la surface (Pérez *et al.*, 1981), sans doute en raison de la compétition pour l'espace imposée par d'autres algues telles que *Sargassum muticum* et *Codium tomentosum*.

REPRODUCTION

Les sporophylles prennent à maturité une coloration sombre. Une coupe transversale révèle la structure typique des sores de Laminariales. On y observe en effet une palissade de paraphyses fortement colorées protégeant les sporocystes remplis de 30 à 50 spores de 4 à 6 μm de diamètre (Figure 164). Lorsque les sporocystes sont mûrs, ils s'ouvrent par la partie apicale et libèrent les spores. L'émission dure environ 20 à 30 mn. Les spores sont pourvues de deux flagelles inégaux ; elles nagent de 10 mn. à 2 jours : ce laps de temps varie selon la température et la chance de rencontrer un substrat ; il est d'autant plus court que celles-ci sont élevées. Après la période de natation, la spore se plaque sur un support et perd ses flagelles ; il est nécessaire qu'elle se fixe pour germer. Une fois fixée, elle donne naissance à un prolongement, le tube de germination, dans lequel migre tout le contenu cellulaire. La nouvelle cellule obtenue constitue l'embryospore, c'est-à-dire la première cellule d'un filament appelé le gamétophyte.

Lorsque ce filament est très ramifié et composé de petites cellules, il s'agit d'un gamétophyte mâle, dont certaines cellules (gamétocystes mâles) libèrent leur contenu sous forme chacune d'un zoïde mobile grâce à deux flagelles : le gamète mâle. Le

gamétophyte femelle est court, peu ramifié, à grosses cellules. Certaines de ses cellules, souvent les terminales, ayant grossi et s'étant assombries en raison des réserves qu'elles ont accumulées, transforment leur contenu en gamète femelle, ou oosphère, immobile, lourd, de couleur sombre, à peine exposé au milieu extérieur par ouverture de la paroi du gamétocyste. La rencontre du gamète mâle et du gamète femelle produit un zygote qui se développe plus ou moins rapidement en une plantule. Celle-ci deviendra visible à l'œil nu en novembre et se transformera progressivement entre novembre et mars en un plant macroscopique.

INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT

Cette évolution est principalement régulée par trois facteurs : la lumière, la température et la photopériode. Les travaux de Kang (1977) sur les *Undaria* coréens, confirmés par ceux de Hue (1981) montrent que l'apparition de la fertilité chez les gamétophytes nécessite une phase préalable à 20-22 °C et que l'émission des gamètes a lieu lors de la baisse de température. Okamura (1915), Akiyama (1956), Endo et Matsudaira (1960), Saito (1962, 1975), étudiant les *Undaria* d'Hokkaido, ne constatent pas la nécessité de ce choc thermique. Pour les plantes de l'étang de Thau, il est clair que le passage par une température de 20 °C facilite la fertilité. Mais il n'est sans doute pas indispensable, puisque, sur la côte bretonne, où la température estivale ne dépasse pas 15 °C, la gamétogénèse se déroule parfaitement même si la maturation demande plus de temps. On s'accorde à penser qu'*Undaria* a la capacité de s'adapter à des conditions de milieu différentes par des modifications tant dans sa forme (comme nous l'avons vu un peu plus haut) que dans le cycle de reproduction.

La température optimale pour la fixation et le développement des zoospores se situe, selon Suto (1950) et Saito (1962), autour de 15 °C. Au-dessus de 20 °C, les spores s'immobilisent rapidement. Le taux de germination diminue fortement entre 21 et 25 °C ; il est pratiquement nul à 27 °C. La vitalité et la fixation des spores ne sont affectées par la baisse de la salinité que si celle-ci tombe au-dessous de 10 ‰ (Saito, 1962).

Les gamétophytes se développent entre 15 et 24 °C avec un optimum entre 17 et 22 °C. Au-dessus de 24 °C, la croissance s'arrête : les cellules deviennent sphériques, épaississent leur membrane et accumulent des chromatophores. Ce sont alors des formes de résistance qui peuvent supporter jusqu'à 30 °C et retrouver un développement normal lorsque la température revient vers 22 °C. La croissance des gamétophytes est correcte tant que la salinité reste supérieure à 15 ‰. A des valeurs inférieures, les cellules se décolorent ou éclatent, particulièrement si le milieu est à plus de 20 °C. La croissance reste optimale entre 40 et 120 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mais elle est faible à 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Les gamétophytes sont encore capables de survivre avec moins de 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ à condition que la température soit inférieure à 28 °C (Saito, 1962).

La gamétogénèse, la germination des zygotes et la croissance des plantules n'ont lieu qu'en dessous de 17 °C. Il faut aussi pour cela que l'éclairement dépasse 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. L'optimum pour les plantules est à 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lorsque leur longueur voisine 500 μm ; il s'élève ensuite au fur et à mesure que la taille augmente jusqu'à 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour des plants de 6 mm. Hue (1981) montre qu'en fait la croissance est fonction de la quantité de lumière reçue et qu'un éclairement continu est plus efficace pour les plantules qu'un éclairement épisodique. La meilleure croissance pour les plantes semble être à 15-17 °C. Elle est plus lente mais encore significative entre 14 et 10 °C. Par contre, elle décroît fortement pour s'annuler au-dessus de 22 °C. Elle dépend aussi de l'intensité lumineuse ; trop de lumière détruit les pigments photosynthétiques et entraîne de ce fait une chute de production. On obtient un résultat identique sous un éclairement atténué par la profondeur ou la turbidité quand la température est haute (20 °C) ; ou avec un très fort éclairement quand la température est basse (12 °C). Les conditions les plus appropriées sont présentées au tableau 50 (Lee, 1991). Toutes ces données biologiques sont essentielles pour comprendre les différentes stratégies adoptées pour la culture.

Tableau 50 – Définition des meilleures conditions de culture pour *Undaria pinnatifida* d'après Lee (1991).

- température de l'eau après novembre	1,3-7 °C
- densité	1,020-1,026
- phosphate	0,2-1 mg g^{-1}
- azote	3,6-7 mg g^{-1}
- densité optique	3-6
- pH	7,3-8,3
- demande biologique en oxygène	< 20 mg g^{-1}
- sulfites	< 20 mg g^{-1}
- plancton	pas d'eau rouge
- eau douce	0
- fond	indifférent
- courant (cm s^{-1})	10
- profondeur	5 à 40 m

INTÉRÊT ÉCONOMIQUE

La valeur de l'espèce *U. pinnatifida* réside dans le fait qu'on l'utilise en tant qu'algue alimentaire. La minceur de la lame, la texture charnue de la nervure, du stipe et des ailes sporifères la rendent en effet agréable à consommer. Fraîche ou simplement réhydratée, elle peut être un composant appétissant des salades ; cuite, elle se cuisine comme un légume et accompagne harmonieusement les plats de poisson et de riz. Les analyses de Ito *et al.* (1977), Percival (1979), Arazaki *et al.* (1983), Kagawa (1983), Anon. (1982), Tanaka (1984), Durand et Vinot (1987), à partir de

frondes uniquement séchées à l'air, montrent que l'algue possède une teneur en protéines relativement élevée par rapport aux autres phéophycées. Ce taux varie en Extrême-Orient de 12 à 15 % (Arazaki *et al.*, 1983), mais peut atteindre 22 % en Bretagne, sans doute à cause de la richesse en azote des eaux littorales de la Manche.

La composition de ces protéines est semblable à celle du lait humain et de l'œuf de poule. Elles correspondent aux normes-types définies par le comité « Energy and Food Requirement » de la FAO. Le taux de digestibilité est de 85 à 90 %. La liste des acides aminés présents (Tableaux 51 et 52) chez *U. pinnatifida* indique une teneur particulièrement élevée en leucine, glycine, alanine, arginine et lysine dans les mêmes proportions que dans les protéines animales. On note aussi un taux important d'acide aspartique et d'acide glutamique qui agissent comme renforçateurs du goût.

Tableau 51 – Contenu en acides aminés de thalles d'*Undaria pinnatifida* cultivés à l'île d'Ouessant (France).

COMPOSANT	Acides aminés libres g 100 g ⁻¹	Tous acides aminés g 100 g ⁻¹
Phosphosérine	–	0,130
Phosphoéthanolamine	0,024	–
Taurine	–	0,124
Acide aspartique	0,235	1,587
Thréonine	0,044	0,835
Sérine	0,140	0,784
Acide glutamique	0,276	2,075
Glycine	0,027	0,942
Alanine	0,702	1,267
Cystéine	–	0,396
Valine	traces	0,950
Méthionine	–	0,565
Isoleucine	0,030	0,726
Leucine	0,038	1,330
Tyrosine	0,043	0,619
Phénylalanine	0,066	0,904
Lysine	0,032	0,585
Histidine	0,009	0,983
Arginine	0,064	0,948
Proline	0,120	0,987
Tryptophane	–	0,251
NH ³	0,033	0,323
TOTAL	1,884	17,311

La teneur en lipides est faible (1 à 2 %). Ce sont principalement l'acide palmitique et l'acide oléique que l'on trouve aussi bien dans la lame que dans les zones sporogènes, alors que chez *Porphyra* sp. et *Laminaria japonica* il y a plutôt dominance de l'acide éicosapentaénoïque. Deux types de stérols sont présents : le 2-4 méthylènecholestérol et le fucostérol, comme chez les autres algues alimentaires. Mais chez

Tableau 52 – Tableau permettant de comparer les valeurs concernant les teneurs en acides aminés présents dans les thalles d'*Undaria* cultivés en France (île d'Ouessant) et celles considérées comme optimales par le NAS/NRC et la FAO/WHO

ACIDES AMINES	TYPES OPTIMUMS		UNDARIA PINNATIFIDA
	NAS/NRC	FAO/WHO	
HIS	17	–	66
ILE	42	40	42
LEU	70	70	77
LYS	51	55	34
MET + CYS	26	35	56
PHE + TYR	73	60	88
THR	35	40	48
TRP	11	10	14
VAL	48	50	55

U. pinnatifida, le taux de cholestérol est particulièrement élevé par rapport à celui de *Porphyra tenera* où il est déjà important. On atteint des valeurs de 0,06 % du poids sec.

U. pinnatifida se caractérise aussi par sa teneur en vitamines A, D, E, B₁, B₂, B₅, B₁₂ et la présence de tous les acides aminés essentiels. On note une proportion importante de vitamine K₁, qui joue un rôle dans les mécanismes qui régulent la fluidité du sang, ce qui permet de penser qu'une absorption quotidienne de « wakamé » peut prévenir les thromboses (Tableau 53).

Tableau 53 – Teneur en vitamines des thalles d'*Undaria pinnatifida* récoltés à l'île d'Ouessant (France).

Vitamines	Teneur µg g ⁻¹ de matière sèche
A : Rétinol	12,5
D : Calciférol	trace
E : Tocophérol E	2,3
E : Tocophérol E'	12,0
K ₁ : Phylloquinone	8,0
B ₁ : Thiamine	8,8
B ₂ : Riboflavine	12,0
B ₅ : Acide pantothénique	1,6
B ₆ : Pyridoxine	2,7
B ₁₂ : Cyanocobalamine	3,6 x 10 ⁻³
B ₁₂ : Acide folique	5,5
H : Biotine	0,16
P.P. : Niacine	94,6
C : Acide ascorbique	120

Mais c'est surtout en raison de sa composition en minéraux (Tableau 54) et en oligoéléments (Ni, Cu, Co, Fe, Zn, Mn) qu'*U. pinnatifida* se révèle être un aliment

Tableau 54 – Teneurs en minéraux et métaux lourds établies sur des échantillons récoltés à l'île d'Ouessant (France).

MINÉRAUX ET MÉTAUX LOURDS	TENEUR PAR KG (matière sèche)
Ca	11,9 g
K	55,2 g
Na	27,4 g
P	5,8 g
S	1 g
Cl	66,0 mg
I	245,0 mg
Fe	103,0 mg
Cu	3,5 mg
Zn	24,0 mg
Hg	0,22 mg
Pb	0,41 mg
Cd	0,42 mg
As	69 mg
Ni	2,24 mg
Chr	0,92 mg
Mn	0,06 mg
Se	0,059 mg
Co	0,08 mg

de haute valeur. On remarque particulièrement la teneur en calcium (1,162 à 13 g kg⁻¹), en fer (103 mg kg⁻¹), en iode (245 mg kg⁻¹), en potassium (55,2 g kg⁻¹). C'est pourquoi l'algue est recommandée aux femmes enceintes chez qui la formation du squelette du fœtus exige beaucoup de sels minéraux.

La teneur en glucides assimilables n'atteint pas 3 %. Les autres glucides sont sous forme de polysaccharides dextrogyres (acide alginique, laminarine, fucoïdine, cellulose) et ne sont pas assimilés. La teneur en acide alginique tourne autour de 15 %. Mais il s'agit d'un produit de qualité médiocre et très coloré par des phénols, particulièrement dans les aires sporifères.

Les recherches sur la composition en métaux lourds ont permis de constater que l'espèce a tendance à amplifier les contaminations du milieu en concentrant certaines substances dans les vacuoles cellulaires. D'où la nécessité de ne produire l'algue que dans des zones salubres qui doivent impérativement le rester. Dans ces aires, les teneurs sont celles notées sur le tableau 54 ; elles sont généralement inférieures à celles admises pour les produits marins. Seules, les teneurs en arsenic sont à première vue inquiétantes (69 µg g⁻¹) ; en fait, la plus grande partie est sous forme organique (68,1 µg g⁻¹) ; la fraction minérale, responsable de la toxicité, ne représente que 0,9 µg g⁻¹. L'extension de la pollution le long des côtes japonaises a provoqué l'interdiction de la culture dans certaines baies où *U. pinnatifida* parvenait à des teneurs supérieures aux doses toxiques.

Tableau 55 – Recherche des contaminants sur les thalles d'*Undaria pinnatifida* cultivés à l'île d'Ouessant (France).

CONTAMINANTS		TENEUR
Organochlorés	Lindane	15 mg t ⁻¹
	2-4 DDE	< 5 mg t ⁻¹
	4-4 DDE	< 5 mg t ⁻¹
	2-4 DDT	< 5 mg t ⁻¹
	4-4 DDT	< 5 mg t ⁻¹ -
Autres organochlorés		Non détectés
PCB	DP3	0,075 mg kg ⁻¹
	DPC	0,045 mg kg ⁻¹
	Arochlor 1254	0,075 mg kg ⁻¹
Nitrites		< 0,5 mg kg ⁻¹
Nitrates		< 165 mg t ⁻¹
Aflatoxines	B ₁	< 0,7 mg t ⁻¹
	B ₂	
	G ₁	
	G ₂	

Le tableau 55 expose des résultats sur les organochlorés, les nitrites, les nitrates et les aflatoxines. On ne trouve ces produits qu'à l'état de traces ou à des doses très largement inférieures aux valeurs dangereuses. De même, les mesures de la radioactivité sur les algues cultivées ne révèlent pas de valeurs significatives malgré la haute sensibilité des appareils de détection.

Cependant, il faut remarquer que *U. pinnatifida* est commercialisé sous des préparations diverses, séché, salé, cendré, ébouillanté et séché, ébouillanté et salé, séché puis dessalé, longuement cuit (pour le stipe, la nervure et les sporophylles). Or, au cours de ces traitements, la composition chimique originelle est bouleversée (Tableau 57). Les taux de calcium et de potassium, par exemple, restent relativement élevés dans le wakame sec mais baissent jusqu'au tiers ou au quart de la valeur initiale après cuisson prolongée. De même, les vitamines sont présentes dans l'algue fraîche ou séchée avec délicatesse ; après passage dans des bains très chauds et sous pression, beaucoup d'entre elles sont détruites. *U. pinnatifida* peut donc être considéré comme un aliment riche par ses protéines, ses oligoéléments et ses vitamines, « léger » par la pauvreté en glucides assimilables et en lipides, équilibré par sa teneur en fibres (Tableau 56). On notera cependant que cette composition chimique du produit fini varie selon le mode de conditionnement qui a permis de l'obtenir (Tableau 57).

La qualité du wakamé a favorisé le développement d'un marché demandeur assez puissant pour motiver la naissance et l'expansion de la culture intensive. Celle-ci a commencé au Japon vers 1956 puis s'est étendue à la Corée et à la Chine. L'Europe vient également de l'entreprendre. La comparaison de la technique traditionnelle (asiatique) et de la nouvelle technique (occidentale) montre comment on peut parvenir à maîtriser progressivement les lois naturelles.

Tableau 56 – Composition chimique générale des lames d'*Undaria* récoltés à l'île d'Ouessant (France).

COMPOSANTS	Teneur % (matière sèche)
Protéines	19-21
Composés azotés non protéiniques	3-4
Polysaccharides	
- Alginates	35-40
- Fucanes	2-3
- Cellulose	2,5-3
Lipides	1-3
Sucres libres	4-5
Cendres	25-30

Tableau 57 – Composition d'*Undaria pinnatifida* après le traitement précédant la commercialisation.

TYPES	TENEUR					
	Eau	Protéines	Polysaccharides non fibreux	Cellulose	Cendres	Lipides
Algues entières	90,4	1,9	3,8	0,4	3,3	0,2
Algues séchées	13	15	35,5	2,7	30,6	3,2
Algues blanchies et salées	52,6	4,1	9	0,5	33,3	0,5
Stipe, nervures naturels	90,5	0,8	3,2	0,7	4,7	0,1
Stipe, nervures bouillis	91,7	0,6	3,8	0,6	3,2	0,1
Sporophylles séchées	12,4	11,6	41,6	3,7	27,7	2,9
Fronde sans nervure séchée	9	11,6	36,5	2,2	40	0,7

CULTURE INTENSIVE D'*UNDARIA PINNATIFIDA*

Les deux techniques qui vont être décrites se distinguent d'abord par le mode d'ensemencement. Mais cette différence modifie chacune des étapes conduisant à la culture.

TECHNIQUE ASIATIQUE

Ensemencement des collecteurs

En mai ou en juin, le cultivateur recueille de nombreuses bases de couleur foncée, c'est-à-dire très riches en sporocystes à maturité. Il les sépare du crampon,

les brosse et les essuie de façon à éliminer autant que possible tous les biontes fixés à leur surface. Par expérience, il sait qu'il lui faut 200 à 300 sporophylles par m³, soit approximativement 800 par bassin. On comprend aisément qu'il ne parvienne pas à un nettoyage parfait. Des spores, des zygotes, des larves, des fragments, des formes de résistance échappent au brossage et restent dans les replis des ailes spiralées. Celles-ci sont exposées à l'air et à l'obscurité pendant une nuit (10 à 12 h) afin qu'elles subissent un début de déshydratation. Au lever du jour, on sélectionne au toucher celles qui colorent les doigts, c'est-à-dire celles qui sont prêtes à émettre les spores. On les plonge dans un bassin (bassin d'ensemencement) rempli d'eau de mer à 14-15 °C. Une dizaine de personnes réparties autour agitent fortement le milieu à l'aide de longues perches en bambou (Figure 165 A). La brusque réhydratation des tissus de l'algue, le choc thermique et le choc lumineux provoquent l'ouverture des sporocystes et la libération des spores.

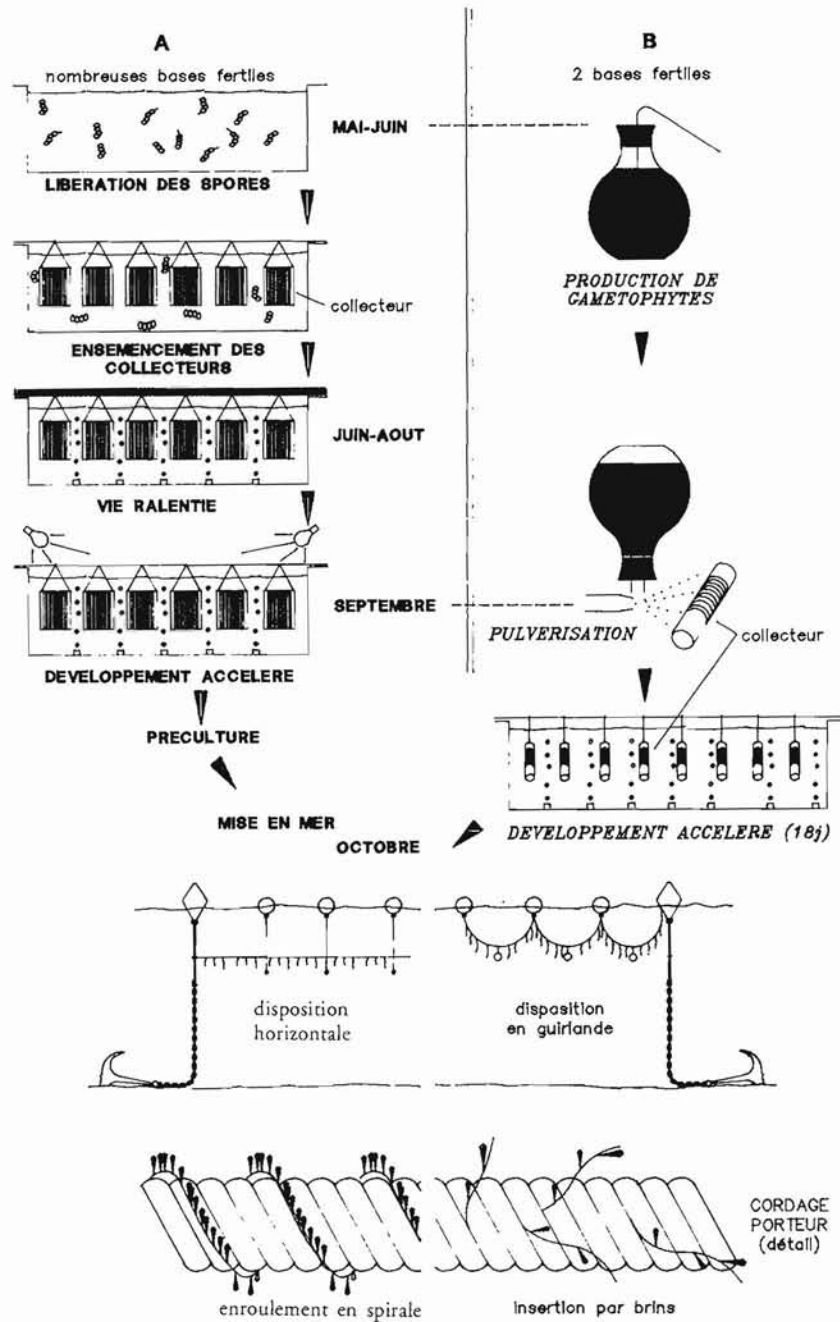
A mesure que l'émission s'intensifie, l'eau prend une teinte marron de plus en plus foncée. L'observation de quelques gouttes d'eau de mer au microscope au grossissement 100 permet de suivre la progression de la concentration en spores. On estime qu'on est parvenu à une densité suffisante lorsqu'on en compte au moins 30 dans le champ du microscope. Cela demande 20 à 30 mn. Les bases sont alors enlevées du bassin à l'aide d'épuisettes et les collecteurs y sont suspendus en position verticale.

Le collecteur est constitué d'un cadre en plastique démontable, de 50 cm de côté pourvu sur deux bords parallèles d'encoches espacées de 3 mm. Autour du cadre, le cultivateur a enroulé en spirale une cordelette en polyamide du type « Kuralon », de 1 à 2 mm de diamètre, composée de trois fils tressés, en la coinçant dans les encoches. Une barrette, elle aussi pourvue d'encoches, vient se clipper sur chacun des côtés dentelés ; son rôle est de maintenir l'écart entre les spires de la cordelette, ce qui facilitera la circulation de l'eau. Un collecteur porte 200 m de fil. Quelques jours avant l'ensemencement, chaque cadre ainsi habillé a été maintenu pendant 3 h dans de l'eau en ébullition, puis rincé longuement en eau douce courante de manière à le débarrasser d'éventuels éléments biocidés que le plastique et le polyamide auraient pu libérer.

Lorsque les spores, dans le hasard de leurs déplacements, viennent en contact avec le fil, elles s'y fixent en perdant leurs flagelles. Après 35 à 45 mn, les collecteurs sont considérés comme ensemencés. On les retire du premier bassin et on les suspend, toujours verticalement, dans un autre bassin (de développement) rempli d'eau de mer claire à 15 °C, de laquelle les principaux compétiteurs ont été éliminés par passage à travers un filtre à mailles de 1 à 2 µm. Un léger bullage, réparti çà et là, permet d'homogénéiser la température en induisant un faible courant circulaire.

Développement des plantules en écloserie

Si l'on plaçait immédiatement en mer les collecteurs ensemencés, les éléments reproducteurs d'autres organismes (algues, bryozoaires, larves) viendraient se fixer sur la cordelette et entreraient en compétition avec les gamétophytes nés de la ger-



A: méthode asiatique: ensemencement par spores
 B: méthode française: ensemencement par gamétophytes

Figure 165 – Comparaison de la technique coréenne et de la technique française.

A gauche (A), la méthode asiatique, à droite (B), la technique utilisée par IFREMER. La disposition en mer est identique: la cordelette portant les plantules, est enroulée en spirale autour du cordage porteur ou insérée par fragments. En Chine, on utilise parfois une disposition en guirlande.

mination des spores d'*Undaria pinnatifida*, jusqu'à prendre le dessus sur eux et à les éliminer. En gardant les collecteurs en éclosion pendant un certain temps, on limite l'incidence des compétiteurs et on a la possibilité d'assurer aux sporophytes d'*Undaria pinnatifida* une avance telle que les fixations postérieures d'autres biontes n'aient plus d'effet sur la croissance de l'algue cultivée. Le maintien en bassin est aussi lié au fait qu'à cette période (été), la température dans le milieu marin se situe entre 20 et 30 °C ; elle n'est donc pas compatible avec le développement des plantules. L'éclosion est une salle protégée des conditions extérieures par des parois épaisses, généralement en bois (car isolant), et peintes du côté externe en blanc (car réfléchissant l'énergie lumineuse), qui maintiennent la température en-deçà de 17 °C.

Mais il ne faut pas non plus que la plantule se développe trop rapidement car, au-delà de 5 mm de longueur, elle ne supporte plus la vie en bassin et ne tarde pas à se décolorer. Ainsi, entre mai et août, les bassins sont laissés dans la pénombre (10 à 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), tous rideaux tirés, de façon à ce que le cycle de reproduction, c'est-à-dire la formation des gamétophytes, la gamétogénèse, la fécondation, la germination des zygotes et la croissance des jeunes sporophytes se déroulent au ralenti. On n'accroît l'éclairage qu'à partir de la mi-septembre, c'est-à-dire un mois environ avant la date prévue de la mise en mer, en tirant progressivement les rideaux et en allumant des ampoules électriques ou des tubes fluorescents installés aux quatre coins du bassin, de façon à disposer d'une intensité de 40 à 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Parallèlement, on ajoute des sels nutritifs sous forme de nitrate de sodium (10 mg l⁻¹) et de phosphate de potassium (1 à 1,5 mg l⁻¹) de façon à obtenir le plus rapidement possible des plantules de 3 à 5 mm de longueur, taille considérée comme idéale pour la mise en mer.

Pendant les quatre mois de séjour en éclosion, le cultivateur se contraint tous les trois jours aux opérations suivantes :

- renouveler l'eau du bassin par de l'eau de mer filtrée à travers des pores de 1 μm ;
- renverser les collecteurs de manière à ce que toute la surface reçoive la même quantité de lumière ;
- enlever au moyen d'un pinceau doux ou d'un jet d'eau à faible pression, avec beaucoup de soin et de délicatesse, tous les compétiteurs, animaux ou végétaux installés sur la cordelette, sans arracher les fragiles plantules d'*U. pinnatifida*. Ces compétiteurs proviennent des bases fertiles qui ont servi à l'obtention des spores. Imparfaitement nettoyées en raison de leur structure plissée, elles sont de ce fait les vecteurs d'autres organismes qui profitent des conditions entretenues dans le bassin, prolifèrent rapidement et parviendraient à éliminer les plants d'*U. pinnatifida* s'ils n'étaient détruits à mesure qu'ils se manifestent.

Développement en mer

Dès que la température du milieu marin devient inférieure à 17 °C, le transfert en mer devient possible. Il s'effectue en principe sur deux temps.

Préculture – Cette phase, qui dure environ un mois, a pour but d'habituer progressivement les plantules aux conditions naturelles, notamment à l'intensité de l'éclair-

rement et à l'hydrodynamisme qui étaient relativement limités et stables dans l'écloserie. Pour cette raison, les collecteurs sont d'abord suspendus en position verticale par 4 ou 5 m de profondeur, de manière à ce qu'il n'y ait aucun frottement entre eux ou avec d'autres objets qui risquerait de détruire les plantules. Après une quinzaine de jours, les cadres sont remontés progressivement de 80 cm à 1 m tous les trois jours jusqu'à ce qu'ils soient à 1 m sous la surface. A ce moment-là, la plantule mesure en moyenne 3 cm de longueur.

Mise en culture – L'infrastructure construite en mer a en général l'aspect d'un des trois dispositifs suivants. La structure la plus simple est constituée par un cordage porteur de 15 à 20 mm de diamètre et 100 m de longueur. Il est tendu entre deux bouées principales reliées chacune à deux ancrs (ou des blocs en ciment) et maintenu à 1 m sous la surface au moyen de flotteurs de 5 l et de contrepoids de 200 g à 3 m d'intervalle. La deuxième possibilité est obtenue en plaçant en surface un orin de 20 mm de diamètre portant des flotteurs de 5 l tous les 5 m ; à partir de ce dernier, sont tendues verticalement par des poids de 500 g des cordelettes de liaison de 5 mm de diamètre. Le cultivateur dispose le cordage porteur à 1 ou 1,5 m de la surface en le nouant à ces cordelettes. Ce système rappelle le dispositif « dragon » utilisé pour *Laminaria japonica*. Dans le troisième type, le cordage porteur, construit en un matériau plus dense que l'eau, décrit une succession de demi-cercles entre 1 m de profondeur et la surface où il est ponctuellement soutenu tous les 5 m par des flotteurs de 5 l et tendu par des poids de 200 g.

Quel que soit le dispositif choisi, le cordage porteur est toujours placé parallèlement au sens de déplacement de la houle, de façon à ce que celle-ci ne rencontre pas sur son passage un « rideau » de frondes sur lequel elle pèserait de toute sa force jusqu'à le briser. Enfin, dans les zones à fort courant, il est préférable d'utiliser la méthode des « long-lines » dans laquelle les cordages porteurs sont disposés verticalement, ce qui permet un meilleur écoulement de la masse d'eau et diminue les contraintes au niveau des bouées principales.

Les collecteurs sont amenés sur le lieu de mise en culture dans des récipients remplis d'eau de mer ou sous une bâche humide, de manière à ce que les plantules ne puissent se déshydrater et ne soient pas détériorées par l'éclairement solaire. Si la durée du transport dépasse une heure, on prend soin de les arroser fréquemment à l'aide d'eau de mer enrichie en azote et en phosphore. La cordelette est déroulée du collecteur et placée en spirale sur le cordage porteur. Pour cela, on peut soit faire pivoter le cadre autour du cordage porteur, ce qui est assez pénible à la longue, soit démonter le cadre après avoir passé le bras entre les deux rangs formés par la cordelette ; avec précaution pour ne pas léser les jeunes plants, on réunit le fil en une pelote que l'on pourra faire tourner aisément autour du cordage porteur.

Dans les deux premiers dispositifs décrits, et contrairement au troisième, la croissance des thalles est à peu près homogène dans la mesure où tous, étant au même niveau, reçoivent la même quantité de lumière. Lorsque les plants atteignent 8 cm, on pratique un « éclaircissement », de façon à laisser un thalle tous les 10 cm. Dans l'est de la Corée, certains fermiers utilisent en guise de cordages porteurs des nappes de vieux filets ou des câbles composés de lanières découpées dans de vieux pneus. Au lieu d'enrouler la cordelette en spirale, on peut la découper en brins portant

5 à 6 plantules et insérer chaque brin tous les 10 cm dans les torons du cordage ; dans ce cas, l'éclaircissement n'est pas nécessaire, mais cette pratique, plus longue, s'applique surtout à *Laminaria japonica*, plus rarement à *U. pinnatifida*.

La meilleure croissance et la meilleure qualité sont obtenues entre 11 et 13 °C. La récolte a lieu 5 mois après la mise en culture, c'est-à-dire vers avril avant que les lames ne commencent à s'éroder. Elle s'effectue, soit en coupant les lames une à une au niveau du crampon, soit en détachant le cordage porteur et en l'amenant à terre. Une bonne production sur le plan quantitatif est celle qui approche les 15 plants (soit environ 11 à 12 kg de tissu) par mètre de cordage.

Récolte

Cette stratégie de culture appelle les deux remarques suivantes.

- Le captage des spores par les collecteurs s'effectue au moment où *U. pinnatifida* est fertile, c'est-à-dire uniquement en mai-juin. De ce fait, il n'y a qu'une seule période possible par an pour l'ensemencement et, par conséquent, une seule récolte annuelle ; si, pour des raisons diverses (ensemencement insuffisant, mauvais temps, épidémie, attaque des prédateurs, etc.) la culture est perturbée, la récolte s'en trouve affectée sans aucun recours possible, ce qui explique les fortes variations de la production d'une année sur l'autre. Les cultivateurs tentent de contourner ce problème en gardant en préculture le plus longtemps possible un certain nombre de collecteurs, de façon à disposer pendant quelques temps d'une réserve de plantules ;
- La phase de maintien en bassin, qui dure près de 4 mois, demande beaucoup de soins, de patience et de main-d'œuvre ; changer tous les 3 jours de grands volumes d'eau tout en maintenant la propreté de celle-ci constitue une opération délicate et coûteuse. De même, on conçoit que nettoyer au pinceau et retourner tous les trois jours les collecteurs de 5 à 6 bassins à raison de 100 à 120 cadres par bassin représente pour le cultivateur une tâche pénible.

La récolte d'*U. pinnatifida* s'effectue généralement au printemps, entre mars et mai, avant que les frondes aient atteint la taille maximale. On utilise à cet effet de petits bateaux pouvant amener de 2 à 3 t par voyage. La collecte se fait à la faucille par coupe sur le crampon quand le cordage porteur a été détaché de l'infrastructure et chargé sur le bateau. Dans les zones riches en nutriments, à l'eau peu turbide où la croissance reste forte pendant une longue période, on prend soin, lors de la mise à l'eau des plantules, de disposer successivement en spirale sur le cordage porteur 2 à 3 cordelettes à des périodes différentes. La densité obtenue est alors très forte avec des plants de tailles diverses. On peut ainsi récolter en plusieurs étapes. Les plants qui ont le mieux poussé sont enlevés les premiers ; de ce fait, la croissance de la strate suivante s'accélère, car il y a une meilleure pénétration de la lumière. Une deuxième récolte peut être faite, ainsi parfois qu'une troisième. Lorsque la densité est au contraire faible, on a intérêt à couper les lames juste au-dessus de la zone de croissance stipofrondale de façon à ce qu'il y ait régénération d'une deuxième lame. Dans les zones où les conditions hydrobiologiques ne permettent qu'une courte période de croissance, il vaut mieux procéder à une seule collecte lorsque les frondes ont atteint la surface maximale.

TECHNIQUE DE CULTURE EUROPÉENNE

La nouvelle technique de culture (Figure 165 B) permet de résoudre les difficultés évoquées plus haut. Elle se caractérise par le fait que l'ensemencement est réalisé à partir de gamétophytes obtenus à volonté au laboratoire selon une méthode originale appelée « free-living ». On y retrouve trois des quatre étapes de la technique précédente : production des éléments reproducteurs et ensemencement des collecteurs, obtention des plantules en éclosérie, développement en mer. Mais le mode d'ensemencement modifie le déroulement de chacune de ces étapes. En outre, la préculture n'est plus nécessaire.

Ensemencement

L'ensemencement comprend deux phases, la production de la semence sous forme de gamétophytes et la pulvérisation de celle-ci sur les collecteurs.

Production de la semence. En 1971, Pérez attire l'attention sur le fait qu'en culture au laboratoire, les gamétophytes de *Laminaria digitata* s'allongent démesurément lorsqu'on les dispose à une température de 18-19 °C. Hue (1981) signale le même phénomène chez *U. pinnatifida* à 21-22 °C. Le processus permettant la production de semence découle de ces observations.

Libération des spores – Toutes les opérations sont effectuées avec de l'eau de mer stérilisée à l'autoclave sous 2 bars à 120 °C pendant 20 mn pour détruire toute vie qui risquerait d'envahir le milieu de culture dès l'adjonction de sels nutritifs.

On prélève d'abord quelques fragments de bases fertiles (2 à 3 morceaux par base de façon à obtenir des croisements). Chaque fragment est longuement lavé et brossé avec un pinceau dur dans une succession de quatre bains : un bain d'eau de mer stérilisée, un bain d'eau de mer ayant reçu 5 ml d'hypochlorite de sodium à 12 °Chl. où on le maintient pendant 2 mn, deux bains de rinçage à l'eau stérilisée.

On le sèche au papier buvard, puis on le laisse à l'obscurité et à l'air pendant 12 h. Après cette période pendant laquelle il subit une légère déshydratation, il est immergé dans 200 cc d'eau de mer stérilisée et fraîche (15 °C) ; on agite alors fortement. Les spores sont libérées au bout de 10 à 15 mn. On doit observer au microscope optique un grouillement de zoïdes fusant dans toutes les directions. L'eau contenant les spores est filtrée à quatre reprises à travers des tamis à mailles de 20 puis de 10 µm qui retiennent les débris d'algue et les substances mucilagineuses (alginates, laminarine) exsudées par le fragment. Ces colloïdes seraient nocifs pour le devenir des éléments reproducteurs. On obtient un filtrat F renfermant les spores nageantes (Figure 166).

Multiplication des gamétophytes – Pendant que se déroulent ces opérations, on prépare dans un ballon de deux litres une solution nutritive composée de 2 l d'eau de mer stérilisée, 4 ml du milieu de Miquel A, 2 ml du milieu de Miquel B, 2 ml du milieu

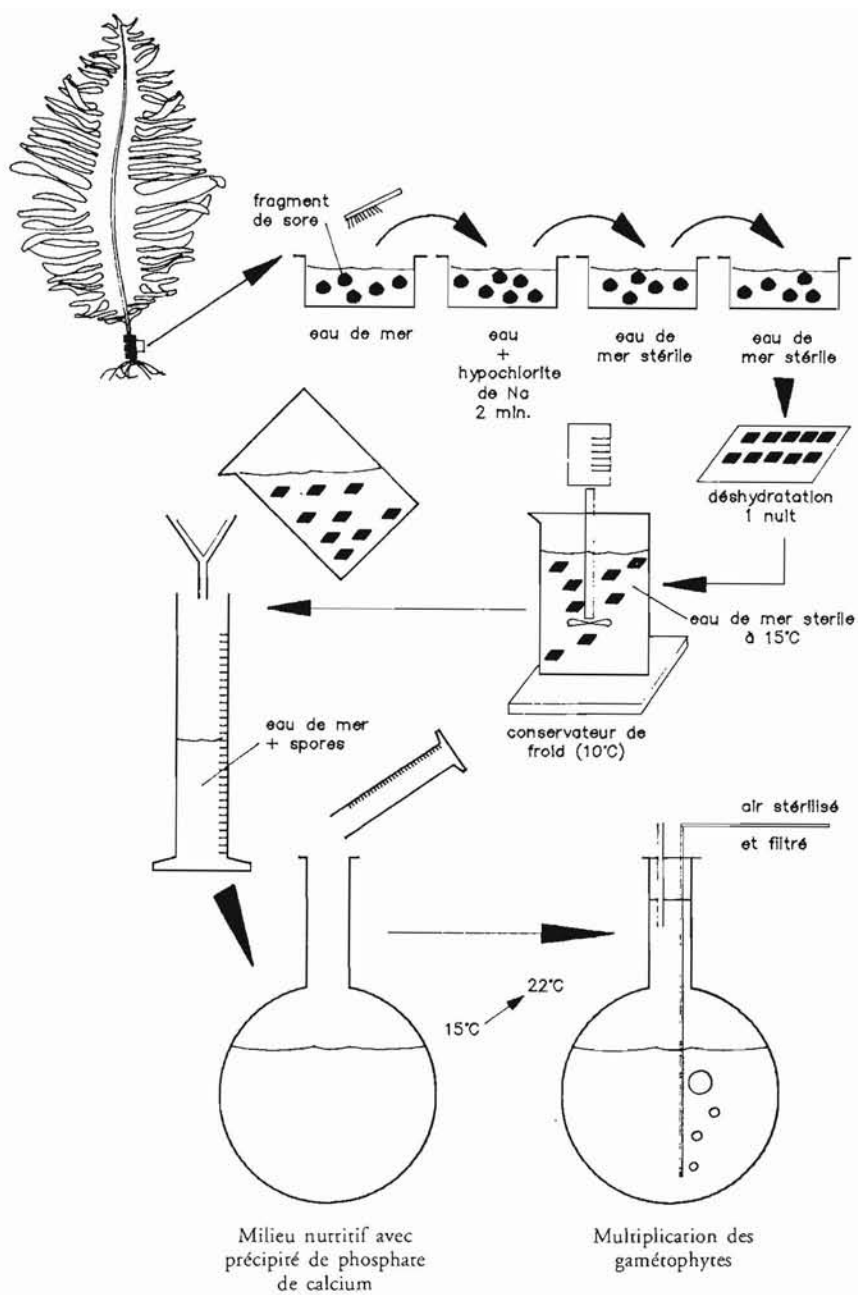


Figure 166 – Mode opératoire permettant d'obtenir la multiplication à volonté des gamétophytes d'*Undaria pinnatifida*.

Il est important qu'aucun compétiteur ne pénètre dans le ballon de culture, d'où le brossage des lames fertiles dans l'eau de mer stérile et le trempage dans une solution biocide.

de Provasoli type 6, 5 ml d'une solution à 1 g l^{-1} de GeO_2 (oxyde de germanium), 1 ml d'une solution de kanamycine à 50 g l^{-1} .

Au bout de quelques secondes, il se forme un précipité cotonneux qui occupe d'abord le tiers inférieur du ballon, puis qui s'étend à l'ensemble du récipient ; il est dû au phosphate de calcium qui, soluble dans la solution acide de Miquel B, devient insoluble lorsqu'on le verse dans l'eau de mer dont le pH se situe entre 7,5 et 8,2. Ce précipité joue un rôle fondamental : pour germer, la spore a besoin de se fixer sur un substrat. Or, il faut éviter qu'elle adhère à la paroi du ballon, sans quoi elle ne pourrait plus être remise en suspension. On lui offre donc comme substrat les fibres du précipité. Dès que le nuage blanc s'est installé, on verse 30 à 40 ml du filtrat F dans le ballon et on laisse au repos durant 2 jours. Puis, à l'aide d'une tubulure stérile plongeant dans le liquide, on établit un mouvement par injection d'air ayant barboté dans une solution biocide de sulfate de cuivre à 4 %. Le ballon est fermé par un bouchon d'ouate. Le précipité se désagrège et les gamétophytes nés de la germination des spores se trouvent libres dans les courants induits par l'agitation, d'où le nom de « free-living » donné à ce type de culture.

On sait qu'un pourcentage de cellules composant le gamétophyte se transformeront en gamètes au moment de la maturité. Ainsi, il y aura d'autant plus de gamètes et, à terme, de plantules, que le nombre de cellules des gamétophytes sera élevé. On a donc intérêt à faire en sorte que le gamétophyte produise le plus de cellules possible. Pour cela, il faut l'empêcher de devenir fertile, car, lorsqu'il le devient, la multiplication cellulaire s'arrête. Les différents tests montrent que l'on aboutit à ce résultat en plaçant la culture sous un éclairage continu de $40\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ à une température de $22\text{ }^\circ\text{C}$. Pour éviter un choc thermique qui serait préjudiciable aux gamétophytes, on passe de 15 à $22\text{ }^\circ\text{C}$ par une élévation progressive de $0,5\text{ }^\circ\text{C}$ par jour. Les filaments se développent alors rapidement, s'allongent, se ramifient, se cassent en fragments sous l'effet de l'agitation ; chaque fragment s'allonge à son tour, se ramifie, se scinde en brins qui s'accroissent et se fragmentent à leur tour, et ainsi de suite.

Le contenu du ballon, d'abord clair, s'assombrit au fur et à mesure de ces multiplications. A partir du moment où il devient opaque, le nombre de gamétophytes n'augmente plus car la quantité de lumière pénétrant à l'intérieur de la suspension n'est pas suffisante pour assurer la photosynthèse et, par voie de conséquence, la multiplication cellulaire. On divise alors le contenu du ballon dans 2 ballons de 4 l ayant reçu la même solution nutritive et soumis aux mêmes conditions : le processus de multiplication reprend et se poursuit jusqu'à ce que le milieu devienne à son tour opaque. En répétant plusieurs fois cette opération, on parvient à obtenir de grandes quantités de gamétophytes, d'autant plus vite qu'on renouvellera souvent la solution nutritive.

Conservation de la suspension en « free-living » – On peut maintenir la suspension en l'état en la plaçant dans une armoire isotherme à $22\text{ }^\circ\text{C}$ sous $40\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ et en changeant le milieu tous les 15 jours. Ce renouvellement s'effectue de la façon suivante.

– On arrête le bullage et on laisse le ballon au repos pendant 1 h : les gamétophytes plus lourds que l'eau de mer sédimentent.

- A l'aide d'un fin tuyau stérile, on aspire le surnageant jusqu'à laisser 300 à 400 ml.
- Les gamétophytes contenus dans les 300 à 400 ml restants sont placés dans un bécher et dissociés à l'aide d'un disperseur du type « Ultra Turrax ». Cette opération est recommandée car, lorsque la densité devient élevée, le bullage n'est plus assez puissant pour casser les filaments de plus en plus longs : ceux-ci s'agglutinent en amas et ne peuvent plus être remis en suspension.
- La suspension est alors versée dans un nouveau ballon de 6 l que l'on remplit avec une solution nutritive identique à celle décrite précédemment. On rétablit l'agitation et on obstrue le col du ballon par un tampon d'ouate.

On note que le milieu de culture contient toujours de la kanamycine et de l'oxyde de germanium. La dose de kanamycine a pour rôle d'empêcher le développement des cyanophycées dont la présence serait particulièrement gênante ; en effet, les longs filaments que constituent ces algues créeraient avec les gamétophytes de lourds conglomerats et provoqueraient la sédimentation de tout le « free-living » sur le fond du ballon où il se dégraderait. L'emploi de la kanamycine fait suite aux travaux de Hue (1981). Celui-ci, partant de l'hypothèse que les cyanophycées sont proches des champignons et des bactéries, a testé sur ces algues un grand nombre d'antibiotiques, d'antiseptiques et d'antifongiques ; il a pu ainsi sélectionner 2 produits actifs : la kanamycine et la sisoline à utiliser en association, l'une à 100 µg par litre, l'autre à 300 µg par litre et n'ayant pas d'effet significatif sur les gamétophytes d'*U. pinnatifida*. En fait, sans tuer les gamétophytes, ces antibiotiques provoquent cependant un arrêt de croissance pendant 7 à 10 jours. Aussi est-il préférable d'agir préventivement en apportant dès le début et à chaque changement de milieu une dose de 50 µg l⁻¹ de kanamycine. Cet apport suffit à empêcher l'apparition des cyanophycées et n'a aucun effet apparent sur la vitesse de croissance des gamétophytes. La sisoline n'est pas dans ce cas nécessaire. L'addition d'oxyde de germanium découle du même raisonnement ; elle sert à neutraliser le développement des diatomées (Lewin, 1966) qui pourraient envahir le milieu et étouffer les gamétophytes : on préfère une dose faible (5 µg l⁻¹) en traitement préventif à une dose d'attaque de 50 µg l⁻¹ qu'il faudrait employer pour détruire l'envahisseur installé et qui porterait atteinte aux filaments d'*U. pinnatifida*. Dans ces conditions, on peut garder la semence en ballon pendant au moins 12 mois sans qu'il y ait une baisse de la capacité de gamétogénèse.

Evolution du sex-ratio – Cependant, on peut observer une modification importante du sex-ratio. En théorie, il devrait y avoir dans le ballon autant de gamétophytes mâles que de gamétophytes femelles puisque les sporocystes sont censés libérer autant de spores de chaque potentialité. En réalité, du fait d'une certaine mortalité dans les sporocystes et parmi les spores émises, le sex-ratio est au départ compris entre 40 % et 60 %. Mais, au cours des mois, on constate dans certains ballons une évolution de ce rapport vers le « 100 % mâle » ou le « 100 % femelle », tandis que d'autres conservent le sex-ratio d'origine.

On a d'abord pensé que la cause de cette évolution découlait d'un phénomène physique : la dispersion multiplie plus les gamétophytes mâles, très longs et très ramifiés, que les gamétophytes femelles, plutôt trapus. De plus, les gamétophytes mâles, plus légers, ont tendance à se grouper à la surface : ainsi, lorsqu'on verse une partie

du contenu du ballon opaque dans un autre ballon, les gamétophytes mâles tendent à s'écouler dans le nouveau ballon, tandis que les gamétophytes femelles restent dans le premier. Mais cette explication ne suffit pas ; l'expérience montre en effet que l'évolution du sex-ratio affecte également des ballons où il n'y a eu ni dispersion, ni transfert alors que, pour tous, les conditions de température, d'intensité lumineuse, de photopériode, de milieu nutritif et de bullage ont été strictement les mêmes. Cosson (1972) qui a signalé ce phénomène chez *Laminaria digitata* (L.) Lamour l'attribue à l'influence de l'éclairement. Selon cet auteur, l'éclairement optimal n'étant pas le même pour les deux sexes, à une intensité lumineuse donnée (ici, $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), le développement de l'un des sexes serait plus rapide que celui de l'autre. On peut également évoquer l'hypothèse d'une action hormonale d'un sexe, qui, du fait de sa supériorité numérique occasionnelle, parviendrait à éliminer ou à transformer l'autre sexe.

On doit prendre garde à ce que la semence utilisée contienne autant de gamétophytes mâles que de gamétophytes femelles. S'il n'y avait que des gamétophytes femelles ou des gamétophytes mâles, il n'y aurait bien entendu pas de fécondation et, par conséquent, de plantules. On y remédie en mélangeant le contenu de plusieurs ballons ayant des gamétophytes de sexes complémentaires jusqu'à reconstituer un sex-ratio de 50 %.

Pulvérisation sur les collecteurs. On peut ensemercer les collecteurs à tout moment puisqu'on dispose en permanence de semence. Pour cela, les gamétophytes stockés à 22 °C sont ramenés progressivement à 15 °C à raison de 0,5 °C par jour, puis laissés pendant 15 jours dans la pénombre. On a constaté que ce séjour dans la demi-obscurité favorise la gamétogénèse et l'apparition des plantules (Pérez *et al.*, 1984). L'appareil présenté sur la Figure 167 permet de projeter en pulvérisation à l'aide d'air sous pression les gouttelettes du bouillon de gamétophytes sur la cordelette des collecteurs.

Le collecteur – Le collecteur utilisé a la forme d'un cylindre creux de 50 cm de longueur et 10 cm de diamètre ; il se compose de six réglottes verticales et dentelées en altuglas, maintenues par quatre couronnes. On peut y enrouler 60 m de cordelette avec un pas de 3 mm imposé par la denture des réglottes. Le matériau employé étant plus dense que l'eau de mer, le collecteur peut être suspendu bien verticalement dans les bassins.

La cordelette – On fait appel à une cordelette en polyamide, de 2 à 3 mm de diamètre, composée de trois brins tressés. Plus fine, elle casserait lors de la mise en mer ; plus grosse, elle serait plus onéreuse. Elle ne doit être ni paraffinée, ni siliconée ; elle ne doit avoir subi aucun blanchiment par oxygénation. Pour éliminer les éventuels radicaux toxiques qu'elle pourrait exsuder, on la maintient dans de l'eau bouillante pendant 2 h ; on la rince ensuite pendant 3 h dans de l'eau douce courante avant de la sécher dans un courant d'air chaud.

La constitution du fil joue un rôle important. S'il est lisse, la plupart des gouttelettes provenant de la pulvérisation glissent le long du fil et tombent, amenant avec elles les gamétophytes. L'ensemencement est alors insuffisant. La cordelette doit

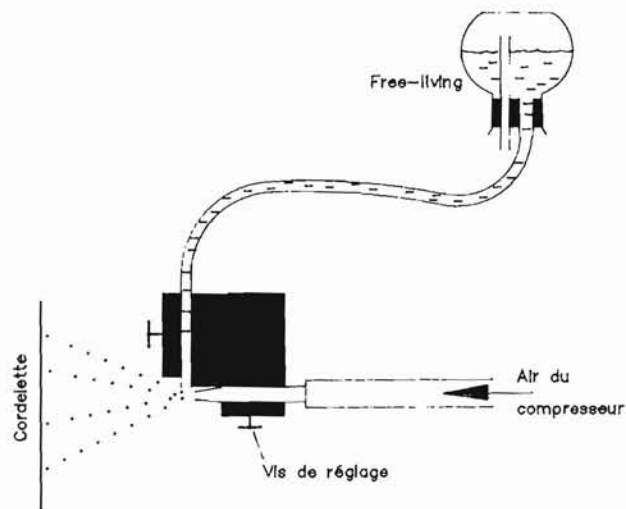


Figure 167 – Schéma du pulvérisateur utilisé pour répandre la suspension de gamétophytes sur les collecteurs.

On évite ainsi d'écraser les tissus sous la pression.

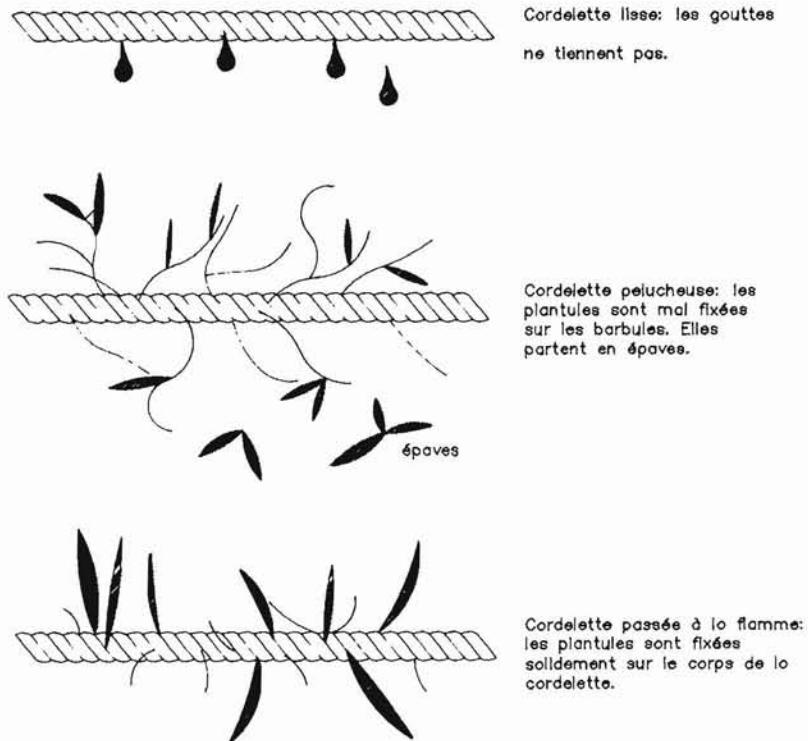


Figure 168 – Schéma permettant de comprendre l'influence de la nature du fil sur le mode de fixation des plantules.

donc être pelucheuse. Mais, lorsqu'elle est recouverte de barbules longues, nombreuses et entrelacées, les gamétophytes, puis les plants qui germent, restent sur l'extrémité de ces barbules, et, de ce fait, ne sont pas suffisamment retenus. Ils se décrochent à la moindre agitation. On peut le vérifier aisément sous la loupe binoculaire : dès que l'on secoue légèrement la cordelette, les plantules, dont les haptères ne parviennent pas à enlacer la barbule, glissent vers l'extrémité de celle-ci et sont emportées par le courant (Figure 168). Le juste milieu entre le fil lisse et le fil pelucheux est obtenu en passant très rapidement devant le collecteur la flamme d'un bec Bunsen ou d'un propulseur d'air chaud : les barbules sont brûlées jusqu'aux 3/4 de leur longueur et se transforment en épines. Les gamétophytes peuvent ainsi être projetés jusqu'à l'axe de la cordelette où ils sont coincés par les épines. Les plantules naissent alors au centre du fil autour duquel les haptères du crampon peuvent s'agripper solidement.

La pulvérisation – Avant la pulvérisation, on déshydrate les collecteurs au maximum dans un séchoir à air chaud, de façon à ce que les gouttelettes d'eau que l'on pulvérise soient rapidement et totalement aspirées, ce qui aura pour effet de plaquer les gamétophytes contre les fibres de la cordelette. Dans la pratique, la pulvérisation nécessite l'action coordonnée de trois personnes. La première agite le ballon renversé contenant la semence, la deuxième dirige le jet du pulvérisateur, la troisième s'occupe des collecteurs : elle fait tourner le collecteur devant le jet de façon à ce que toute la cordelette soit uniformément couverte de gamétophytes. L'opération terminée, on attend 10 mn jusqu'à ce que toute la suspension soit absorbée par la cordelette.

Production des plantules en éclosérie

Les collecteurs ensemencés sont amenés à l'intérieur d'une éclosérie spécialement conçue pour la production de plantules de Laminariales.

Éclosérie. L'éclosérie (Figure 169) est constituée d'une salle soigneusement calorifugée par des plaques de « styrofoam ». L'intérieur abrite quatre bassins de 3 m³ utiles (3 × 1,25 × 1 m de profondeur) en résine polyester, munis chacun d'une vanne de vidange (diamètre 40 mm). Un propulseur à basse pression, placé à l'extérieur de la salle, aspire l'air atmosphérique à travers un embout filtrant et l'envoie à une canalisation en P.V.C. qui entoure le fond intérieur de chaque bassin. Cette canalisation (diamètre 40 mm) est percée tous les 20 cm de façon à ce que l'air puisse s'évacuer en grosses bulles. Une vanne disposée sur l'arrivée au bassin permet de contrôler le débit d'air, c'est-à-dire la puissance de l'agitation. Un groupe frigorifique et quatre appareils électriques thermostatés de 2 000 watts assurent, quelles que soient les conditions climatiques, une température de base de 17 °C dans la salle.

À l'extérieur, a été installé un réservoir réfrigéré rempli d'eau douce dont la température est maintenue à 5 °C. Une pompe immergée pousse le liquide dans un tube en inox (diamètre : 20 mm) qui zigzague sur le fond de chaque bassin et revient dans le réservoir réfrigéré. En réglant le débit à l'aide d'une vanne disposée juste avant le tube en inox, on peut moduler la température de l'eau de mer de chaque

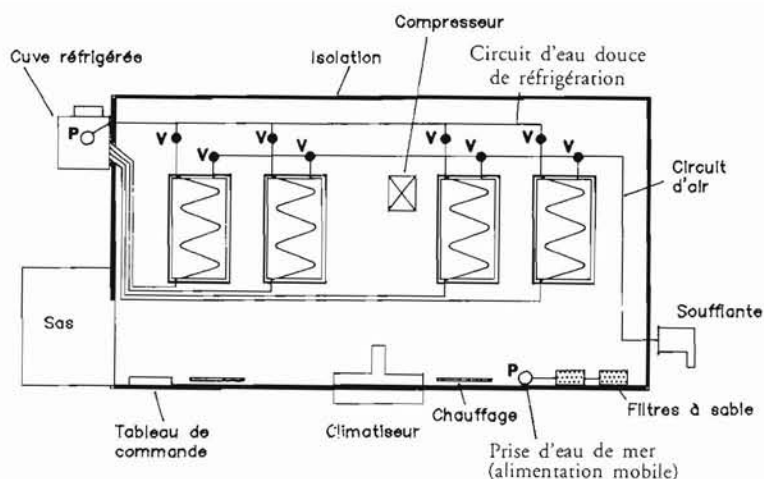


Figure 169 – Équipement interne de l'éclosérie à Laminariales construite à la station de Bouin (France). P : pompe ; V : vannes.

bassin. Les moteurs intervenant dans la réfrigération sont disposés à l'extérieur de la salle de façon à ce que les calories puisées à l'intérieur soient dissipées en dehors. L'eau de mer qui parvient à la salle de culture a séjourné dans un réservoir extérieur où elle a perdu par sédimentation une grande partie de sa turbidité initiale. L'épuration est complétée par passage dans deux filtres à sable.

La pulvérisation terminée, les collecteurs sont suspendus par séries de 16 à des barres de bois (tasseaux de 4 cm de côté) et immergés dans les bassins, lentement pour ne pas décrocher les gamétophytes. Chaque bassin comporte 5 barres de bois, soit 80 collecteurs. Un collecteur contenant 60 m de fil, il y a 4 800 m de cordelette par bassin, ce qui permet de couvrir un hectare. On établit un certain nombre de conditions, de façon à obtenir des plantules capables de supporter l'installation en mer. Plus rapide est cette production, plus on tend à réduire les problèmes qui peuvent se poser : coût, apparition d'espèces algales concurrentes, prolifération bactérienne. Le tableau 58 résume le procédé qui est généralement appliqué.

Intensité lumineuse. Il est impératif de fournir un éclairage qui corresponde exactement à la demande des plantules. Une armature métallique supportant 20 tubes fluorescents type Philips « Lumière du jour » de 60 W est suspendue au-dessus de chaque bassin (Figure 170). Un treuil permet de l'élever ou de l'abaisser. Chaque tube fluorescent est commandé par un interrupteur. On peut faire varier l'intensité lumineuse en manipulant le treuil pour éloigner ou rapprocher les tubes du bassin ou en déterminant à l'aide des interrupteurs le nombre de tubes actifs. Faible au début ($20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), car les gamétophytes ont été habitués à un éclairage réduit à l'intérieur des ballons, l'intensité lumineuse est augmentée progressivement. Pendant les 8 premiers jours, on ne dépasse pas $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ce qui est suffisant pour la gamétogénèse.

Tableau 58 – Valeurs optimales des paramètres permettant la production de plantules d'*Undaria pinnatifida* en éclosion à partir de la pulvérisation des gamétophytes sur les collecteurs.

Jours	Intensité éclairage $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Température °C	Photopériode	Sels nutritifs mg l ⁻¹	Qualité de la lumière	Changement de milieu	Agitation
1	20 (1 000 Lux)	17°	12	NH ₄ NO ₃ 50 mg/l	Tubes lumière du jour	0	Faible
2							
3							
4							
5							
6	30 (1 500 Lux)	15°	16	Na ₂ HPO ₄ 7 mg/l	Tubes lumière verte	Très forte	
7							
8							
9							
10	40	12°	20				
11							
12							
13	50						
14							
15	60						
16							
17							
18	100 (5 000 Lux)						

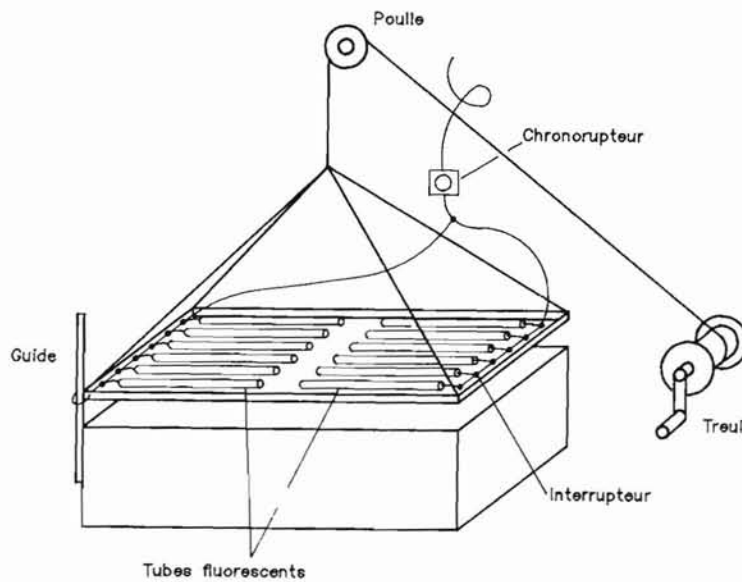


Figure 170 – Mode d'éclairage utilisé pour obtenir une variation contrôlée de l'intensité et de la photopériode au cours du développement des plantules.

Photopériode – La photopériode est contrôlée par un interrupteur commandant l'ensemble des tubes de l'armature. En travaillant d'abord avec une photopériode de 12 h de jour et 12 h d'obscurité, on parvient à synchroniser la production de gamètes et les fécondations. Les germinations de plantules ont lieu vers le 8^e jour en très grand nombre et sur une période relativement courte (du 8^e au 10^e jour). Par la suite, on applique un éclairage continu.

Température – La température est fixée au départ à 17 °C. C'est la valeur pour laquelle on obtient la meilleure gamétogénèse (Saito, 1956a ; Kang, 1977). Dès la naissance des plantules, on l'abaisse à 15 °C. Si on constate l'apparition de tâches blanches dans la zone stipofrontale, symptôme d'une attaque bactérienne, on peut descendre rapidement à 12 °C, ce qui a pour effet de stopper l'action de ces organismes.

Sels minéraux – On utilise comme nutriments des fournisseurs d'azote et de phosphore. Les meilleurs résultats sont obtenus avec du nitrate d'ammonium à 50 mg l⁻¹ et du phosphate acide dissodique à 7 mg l⁻¹. Ce dernier doit être dilué préalablement dans l'eau douce sans quoi il ne se dissout qu'imparfaitement. Les mesures de l'évolution de ces concentrations montrent (Le Bayon, 1991 *com. pers.*) qu'en fait, la consommation des plantules est si infime par rapport aux doses utilisées que la variation est au-delà de la sensibilité des appareils de mesure. Ceci conduit à penser qu'il faut une pression osmotique extracellulaire élevée pour que la plantule parvienne à son métabolisme maximal. On peut en déduire aussi que, s'il apparaît un ralentissement de la croissance, il n'est pas le fait d'une carence en azote ou en phosphore.

Qualité de la lumière – Depuis les travaux de Pérez (1971), Cosson (1972) et de Lüning (1980a, 1980b, 1981), on sait que la gamétogénèse est favorisée par les radiations bleues. Il serait donc souhaitable de travailler au cours des premiers jours avec des tubes émettant dans la bande des 450 nm. Par contre, pour activer la croissance des plantules, il est préférable d'éclairer avec des radiations comprises entre 500 et 700 nm. Mais, pour des raisons économiques, on emploie les tubes type « lumière du jour » qui donnent à la fois ces deux éclairages. S'il y a contamination par des algues vertes du genre *Chlorella*, *Ulothrix*, *Enteromorpha* ou *Cladophora*, on remplace les tubes « lumière du jour » par des tubes émettant une lumière verte (Philipps 36/17) : le développement de ces chlorophycées, qui ont impérativement besoin de radiations rouges, se trouve stoppé. Ces tubes ne peuvent pas être employés dès le début de la phase « éclosion » : ils inhibent la gamétogénèse d'*U. pinnatifida*.

Agitation – L'agitation est aussi un facteur capital : de nombreux échecs sont dus à une mauvaise utilisation de ce paramètre. Dans le cas de l'ensemencement par spores (méthode asiatique), les éléments reproducteurs, en raison de leur taille (4 à 5 µm), se glissent entre les fibres de la cordelette et s'y fixent assez solidement pour que les mouvements ne puissent les détacher. Par contre, lors de l'ensemencement par gamétophytes, ces derniers étant plus gros (au moins 30 µm), restent simplement appliqués à la surface du fil en position instable : une agitation trop prononcée pourrait les décoller ; en conséquence, la production de plantules serait très faible ou nulle. On prend donc beaucoup de précautions, d'abord en immergeant les collecteurs

le plus lentement possible dans le bassin, puis en évitant tout mouvement important d'eau pendant les trois premiers jours.

Par la suite, la fixation devient plus solide, sans doute parce que la paroi mucilagineuse adhère au fil. On peut alors établir un bullage, d'abord doux, puis de plus en plus fort. L'air qui crée l'agitation est libéré par un puissant surpresseur à basse pression qui permet d'obtenir pendant la dernière semaine la forte agitation qui est nécessaire au bon développement du crampon. En effet, lorsque la plantule croît en milieu calme, la lame s'élargit rapidement tandis que le crampon reste tenu parce qu'il n'est pas suffisamment sollicité. Si l'on dispose les algues en mer à la taille la plus convenable pour éviter la compétition interspécifique, soit 5 mm, la lame offre déjà une importante prise à la houle et provoque une traction trop forte pour le crampon; celui-ci cède et la plantule part à la dérive : ainsi, dès les premières vagues, la cordelette se dénude-t-elle des jeunes algues qu'elle portait.

Pour éviter ce problème, on dispose des trois possibilités suivantes.

On peut, comme l'on fait en Extrême-Orient, immerger le collecteur par 4 ou 5 m de fond pendant un mois de façon à ce que la plantule s'habitue à l'hydrodynamisme dans une strate relativement calme. Ceci n'est pas applicable en Bretagne où le vent et les marées maintiennent une turbidité relativement élevée : les particules en suspension viennent s'accumuler sur les deux faces du collecteur jusqu'à constituer une couche de plusieurs millimètres étouffant gamétophytes et plantules.

Une autre méthode consiste à installer la cordelette en mer autour du cordage porteur avant que les plantules n'atteignent 300 μm . C'est ce que font Kain (Jones) et Dawes (1987) sur *Alaria esculenta* à l'île de Man ainsi que Merrill (1990, *com. pers.*) dans l'état de Washington avec *Nereocystis*. Mais, dans ce cas, beaucoup de plantules sont trop faibles pour faire face victorieusement à la compétition interspécifique et disparaissent.

La meilleure solution est de provoquer dans le bassin, pendant la dernière semaine, une très forte agitation par air. Le crampon étant ainsi sollicité, l'adhérence et le nombre d'haptères augmentent. Cette pratique a aussi d'autres avantages : le brassage favorise l'oxygénation et évite le développement des bactéries anaérobies. Il est, dans ce cas, indispensable d'immobiliser les collecteurs dans le bassin de façon à ce qu'ils ne s'entrechoquent pas. On obtient ainsi des plantules de 5 à 6 mm de hauteur qui, lors de la mise en mer, ont une telle avance sur d'éventuelles algues compétitrices qu'elles ne sont pas inquiétées. Les pertes dues à la houle sont négligeables par rapport à la quantité de plants présents sur la cordelette.

Changement de milieu – Pour disposer d'une eau de mer exempte de compétiteurs, mais permettant la naissance des plantules d'*Undaria*, on stérilise par acidification. Le mode opératoire est le suivant (Figure 171). Avant de suspendre les collecteurs dans le bassin, celui-ci est rempli à ras bord d'eau de mer dans laquelle on ajoute de l'acide chlorhydrique, jusqu'à ce que le pH tombe à 1. On laisse au repos pendant 4 h ; puis on neutralise l'acide avec de la lessive de soude et, en fin de traitement, avec du carbonate de sodium jusqu'à obtenir un pH de 8. Le milieu stérile ainsi obtenu ne permet pas la gamétogénèse. Pour pallier cette insuffisance, on évacue 1/10^e du volume que l'on remplace par un volume équivalent d'eau de mer ultrafiltrée à travers des pores de 0,2 μm . Une fois les collecteurs installés, il est prudent de

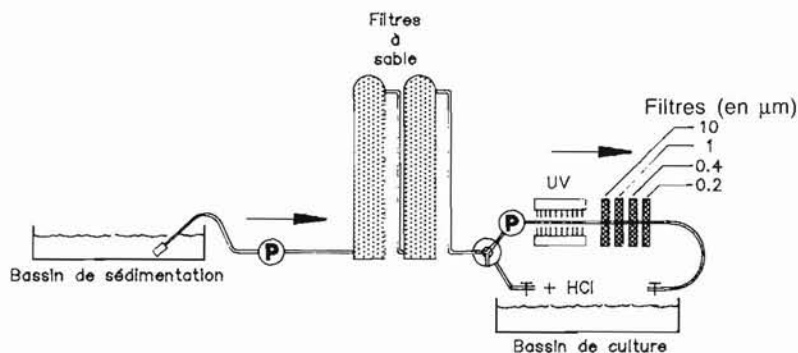


Figure 171 – Différentes phases de traitement de l'eau avant l'arrivée dans les bassins de culture.

ne pas changer l'eau durant la première semaine pour ne pas risquer de décrocher les gamétophytes de la cordelette. Mais si, après la naissance des plantules, il n'y a pas renouvellement de l'eau, celles-ci ont tout d'abord une croissance lente, puis se décolorent ou se détachent de la cordelette. Pour les maintenir en bon état, il suffit de remplacer tous les trois jours 1/10^e du volume du bassin par une quantité équivalente d'eau de mer filtrée à 0,2 µm.

En suivant les conditions indiquées dans le tableau de marche, les plantules apparaissent vers le 8^e jour. Si, au bout de 12 jours, on ne les aperçoit pas, on peut en conclure à une erreur technique qui peut être liée à l'insuffisance de gamétophytes sur la cordelette, à un mauvais sex-ratio, à l'absence de photopériode pendant la première semaine, à un choc thermique létal, à un trop faible ou trop fort éclaircissement au départ, à une stérilisation insuffisante de l'eau, à un mauvais état physiologique des gamétophytes. Vers le 18^e jour, les jeunes frondes mesurent de 2 à 5 mm de longueur ; il est temps de les transférer en mer.

Mise en mer

Comme dans la technique asiatique, les collecteurs sont amenés sur la côte dans des bacs remplis d'eau et sous une toile qui les maintient à l'obscurité.

Dispositif – Le dispositif de culture (Figure 172) se compose de trois gros cordages (5 cm de diamètre) ayant 200 m de longueur, espacés de 50 m, tendus perpendiculairement à la houle. Chacune de leurs extrémités est soutenue par une bouée de 500 l, ancrée par 15 m de profondeur à l'aide d'une chaîne la reliant à 4 blocs en ciment de 2 t. Des orins transversaux de 50 m de longueur et 16 mm de diamètre viennent s'appuyer sur ces cordages. Ils sont maintenus à 1 m sous la surface par des flotteurs en liège de 2 l placés tous les 3 m. Ce sont les cordages porteurs, parallèles au déplacement de la houle. L'ensemble couvre 2 ha et contient 10 000 m de cordage porteur sur lesquels est enroulée en spirale la cordelette pourvue de plan-

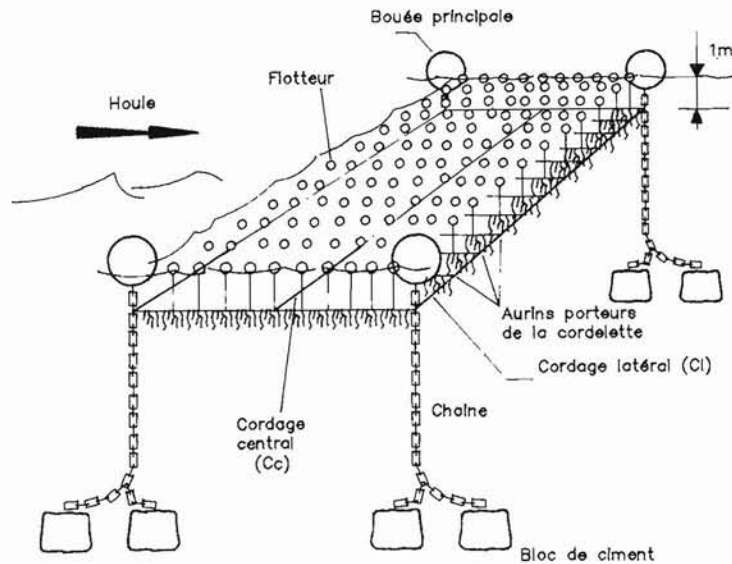


Figure 172 – Dispositif de culture construit à l'île d'Ouessant sur 2 hectares.

On remarque que la houle arrive parallèlement aux cordages porteurs de façon à ce que les plants ne fassent pas barrage aux mouvements de l'eau.

tules. La forme cylindrique du collecteur permet de mécaniser cette opération. On détache le cordage porteur et on l'enfile dans le tube. Puis on le rattache en même temps que la cordelette. La barque s'éloigne alors de façon à ce que le fil quittant le cylindre s'enroule de lui-même sur le cordage. La longueur contenue sur le collecteur correspond exactement à celle qui est nécessaire pour couvrir les 50 m du cordage porteur. La barque est équipée à l'arrière pour tirer quatre cylindres, c'est-à-dire pour ensemercer à la fois quatre cordages. Le gain de temps est considérable par rapport à la méthode asiatique : 2 jours au lieu de 10 pour 10 000 m.

La nouvelle technique de culture d'*U. pinnatifida* avec ensemencement à partir de gamétophytes obtenus en « free-living » présente un certain nombre d'avantages par rapport à la méthode asiatique :

- semence disponible à volonté tout au long de l'année sans avoir à faire appel à de nombreuses bases fertiles ;
- possibilité de plusieurs ensemencements, donc de plusieurs récoltes par an ;
- obtention des plantules en 18 jours au lieu de 4 mois, ce qui supprime les contraintes de nettoyage des collecteurs et facilite la lutte contre les compétiteurs ;
- utilisation de volumes d'eau relativement faibles ;
- coûts de production réduits.

Récolte

Une fois la mise en mer réalisée, il faut attendre 4 à 5 mois pour la récolte. Pendant cette période de développement, le cultivateur doit prendre garde à ce que

le cordage porteur reste en permanence à 1 m de la surface et ajouter un nombre convenable de flotteurs à mesure que les algues prennent du poids. Il veille aussi à ce que les cordages conservent leur parallélisme et ne s'emmêlent pas car le frottement de l'un sur l'autre provoquerait le décrochage des jeunes plants. On note des pertes importantes dans les zones où la cordelette est insuffisamment serrée sur le cordage porteur ; les plants n'arrivent pas à s'agripper sur ce dernier et sont emportés dès qu'ils offrent une résistance au courant. En liant la cordelette au cordage, on évite en général ces problèmes.

En avril et mai, les frondes se recouvrent parfois sur leur partie distale d'une pellicule de calcaire blanchâtre, constituée par des colonies de bryozoaires. On l'éliminera après la récolte en faisant passer la lame entre deux brosses tournant en sens inverse. Mais, on peut éviter la formation de cette concrétion en descendant le cordage porteur à 5 ou 6 m de profondeur pendant la période où les bryozoaires émettent leurs éléments reproducteurs. Sur les côtes bretonnes, il est possible d'obtenir jusqu'à trois récoltes par an : installation des plantules en octobre, récolte fin janvier, nouvelle mise en mer en début février, récolte mi-mai, dernière implantation mi-mai, récolte en octobre.

Le nombre de thalles qui parviennent à se développer se situe entre 40 et 50 par mètre de cordage. Il est trop élevé pour une croissance optimale. Si l'on souhaite disposer d'algues de grande taille (270 à 310 cm de longueur), il faudra ramener la densité à 10 plants par mètre, sinon les thalles ne dépasseront pas 150 cm. Dans tous les cas, la meilleure production a lieu durant la période hivernale. Par contre, la culture estivale ne donne que des algues de courte taille (90 à 100 cm) ; celles-ci se caractérisent par l'apparition précoce des organes de reproduction à la base du stipe, ce qui entraîne un arrêt de la croissance. Ce comportement est probablement lié aux conditions d'éclairement (longue photopériode, forte intensité).

MALADIES

Sur les plantules. Les pathologies que l'on rencontre au niveau de l'écloserie de plantules sont comparables à celles observées chez *Laminaria japonica*. Le seul moyen que l'on connaisse pour les dominer consiste à éliminer les collecteurs affectés et à modifier les conditions de milieu pour renforcer la vitalité des plantules et contre-carrer celle des agents pathogènes. La propreté des bassins, de la salle de culture, des canalisations, la qualité de l'eau de mer sont les meilleurs critères de prévention.

Sur les thalles adultes. En ce qui concerne les plantes adultes, la maladie la plus connue, propre à *Undaria*, est celle dite des « pinholes ». Elle se manifeste par l'apparition de nombreuses perforations sur les thalles qui deviennent alors impropres à la consommation. La maladie apparaît au printemps (de mars à mai), lorsque la récolte est tendre et de bonne qualité. Les agents responsables sont des copépodes harpacticoïdes qui broutent les parties les plus fines des frondes (Lee, 1991). Deux

groupes ont été identifiés : l'espèce *Amenophia orientalis*, qui mange la fronde jusqu'à former des perforations de 2 à 3 mm de diamètre, et le genre *Thalestris*, qui peut occasionner la perte de 20 à 30 % de la récolte en créant des trous de 5 à 6 mm. En fait, ces crustacés se développent d'abord sur le fond où ils se nourrissent de fragments d'*Undaria* tombant des cordages. Par la suite, ils se déplacent en colonie sur les plants cultivés. Une manière de prévenir l'invasion consiste à nettoyer souvent le substratum sous la culture de façon à ce qu'il n'y ait pas accumulation de détritiques d'algues. Il existe une façon simple de les éliminer des frondes : il suffit de tremper l'algue dix secondes dans de l'eau douce fraîche. Les crustacés n'y résistent pas. Mais cette opération entraîne, bien entendu, un surcroît de travail.

Lorsque le cultivateur observe un ou plusieurs plants perdant leur couleur, il modifie le niveau d'immersion et l'écartement des cordages pour tenter de retrouver les conditions optimales de développement ; si la chlorose persiste, les thalles sont enlevés et brûlés. Lin *et al.* (1991) signalent des nécroses persistantes sur des frondes d'*Undaria* dans la région de Dalian (Chine) lorsque en décembre la température descend en dessous de 7° C. La nécrose apparaît vers le sommet, puis progresse vers le bas. On ne connaît pas de traitement préventif ni curatif. L'agent pathogène serait de nature bactérienne.

Ishikawa *et al.* (1989) ont identifié deux autres pathologies dénommées d'après la couleur que prend la zone affectée.

- La maladie des « points verts » se déclare quelle que soit la période de l'année au sommet de la fronde sous forme de taches vertes qui évoluent en perforations. Elle se propage sur toute la lame en moins de 50 jours et se répand de plants en plants. La cause semble bactérienne ; des inoculations de broyats obtenus à partir de thalles malades déclenchent les symptômes chez les thalles sains. Les changements de conditions de la culture ne font que freiner l'évolution de l'infection. La solution pour l'avenir serait, selon Ishikawa *et al.* (1989) de sélectionner des variétés résistantes.
- La maladie des « points jaunes » de 2 cm de diamètre n'est observée que dans la préfecture d'Iwate, de mars à juillet, tous les ans depuis 1981. La cause n'a pas été définie. L'agent ne semble pas être une bactérie. On pense plutôt à un virus. L'apport de fer, même chélaté, n'a pas d'effet préventif ni curatif.

MARCHÉ MONDIAL

La production d'*Undaria* s'est élevée en 1990 à 500 000 t qui se répartissent ainsi comme indiqué au tableau 59.

La récolte japonaise qui a culminé en 1986 à 144 400 t s'est abaissée depuis à 105 700 t. Cette diminution est liée principalement au fait que certaines baies fortement contaminées par les métaux lourds ont été interdites à la culture. A l'inverse, la consommation a progressé de 185 000 t en 1980 à 210 000 t en 1989. Le

Tableau 59 – Quantités d'*Undaria* récoltées dans le monde de 1980 à 1989 (en tonnes fraîches).

ANNEE	JAPON			COREE	CHINE
	PRODUCTION		IMPORTATION	PRODUCTION	PRODUCTION
	Culture	Cueillette			
1980	129 300	75 000	79 900	313 900	–
1981	105 300	–	89 000	231 200	–
1982	130 500	–	78 000	243 000	–
1983	122 400	–	82 400	236 400	–
1984	124 000	–	90 600	262 800	–
1985	119 600	–	96 400	354 700	–
1986	144 400	–	94 900	285 100	–
1987	121 800	–	103 100	281 700	–
1988	115 000	6 900	88 900	280 900	33 000
1989	105 700	6 200	114 200	282 200	43 000

complément nécessaire (114 200 t) est importé de Corée (90 %) et de Chine (10 %) sous forme d'*Undaria* salé.

La Corée parvient en effet à une production qui oscille au gré des caprices naturels entre 231 200 t et 354 700 t (record obtenu en 1985) pour une demande interne de 220 000 t ; une faible partie (celle de très basse qualité) est dirigée vers les usines d'alginate.

La Chine avance une récolte de plus de 90 000 t en 1990, le double de 1989. Elle envisage de multiplier encore ce tonnage par deux au cours des quatre prochaines années. La consommation d'*Undaria* n'y est pas encore très populaire puisqu'elle ne dépasse pas 1 500 à 2 000 t. Le reste est exporté vers le Japon, notamment la fameuse qualité « Neptune », très prisée, paraît-il, par les Nippons.

Le marché occidental est difficile à évaluer, car jusqu'à présent la distribution était incertaine, la qualité des préparations discutable et la promotion inexistante. On remarque une évolution sur tous ces plans depuis que des sociétés japonaises interviennent dans le conditionnement de la récolte. La demande européenne qui avait été évaluée à 60 t l'an en 1987 par Boude (1989), dépasse actuellement 2 000 t et entame une progression inattendue si bien que quelquefois la récolte est vendue sur pied. En outre, la qualité obtenue en France intéresse fortement l'Extrême-Orient, notamment le Japon, qui cherche des frondes à lame large telles qu'on les obtient sur les côtes bretonnes. Ce n'est donc pas par hasard que des industriels japonais participent financièrement au capital de la Société Aquacole d'Ouessant. On peut donc s'attendre à un développement important de cette filière sur les côtes françaises, principalement en Bretagne si la Région sait saisir cette chance par une gestion harmonieuse du littoral marin.

Les procédés de transformation sont nombreux. Certains sont traditionnels et réalisés artisanalement sur les lieux de production. D'autres, plus récents, conduisent à des compositions connues sous le nom de « wakamé coupé » ou « cut wakamé » ; elles sont en général le fait de groupements coopératifs. Il serait trop long de donner la liste des nombreux conditionnements proposés, d'autant plus que ceux-ci varient d'un pays à l'autre, tout en gardant parfois le même nom ; de même, les procédures de fabrication se calquent sur les coutumes régionales. Pour résumer, on peut retenir les quelques points suivants.

PRODUITS TRADITIONNELS

Les produits traditionnels sont en général séchés au moyen de matériel et de technologies simples. La déshydratation est provoquée par l'exposition à l'air jusqu'à ce que la teneur en eau tombe à 40 %, puis par un séchage sous ventilation jusqu'à 10-11 %.

A chaque type de préparation correspond un nom spécifique. Le «shionuki wakamé» est obtenu par lavage à l'eau douce puis séchage au soleil. Le shioboshi wakamé résulte d'un lavage à l'eau de mer suivi d'un séchage naturel. Le suboboshi correspond à un simple séchage au soleil. Pour le «lunuki wakamé», les thalles sont ébouillantés puis séchés artificiellement.

Le naruto wakamé correspond à la plus haute qualité : l'algue est mélangée aux cendres de fougères (*Pteridium aquilinum*) et de chiendent (*Misanthus sinensis*) avant d'être lavée à l'eau douce puis séchée au soleil plusieurs fois. Le contact avec la cendre provoque une élévation du pH de la fronde à 8,6 pour lequel la lyase de l'alginate contenue dans les tissus est inactivée. L'alginate n'est donc pas dépolymérisé et, par conséquent, la lame reste rigide. Cette rigidité n'a rien à voir avec une quelconque fixation de métaux lourds (Watanabe *et al.*, 1982).

PRODUITS NOUVEAUX

Les produits nouveaux appartiennent à quatre groupes :

- le wakamé cru et salé, mis sous vide ou sous atmosphère modifiée dans des sacs en vinyle,
- le wakamé bouilli, salé et aromatisé après suppression de la nervure,
- le wakamé en poudre pour préparations alimentaires (pâtes, soupes, purée, thé, boissons),
- le «cut» wakamé ou wakamé blanchi : c'est actuellement le plus demandé. Sa préparation comprend six étapes :
 - la cuisson : l'algue est cuite à 100° C, pendant 10 à 30 secondes ;
 - le refroidissement : la fronde est plongée immédiatement dans un bain d'eau froide à 5° C dans lequel elle circule pendant 45 mn. Cette opération garantit une couleur verte attrayante ;
 - l'égouttage, jusqu'à ce que les tissus aient perdu 80 % d'eau de leur poids initial ;
 - la mise en saumure : on couvre l'algue de gros sel (25 à 30 %) ;
 - l'énerbage : la nervure est enlevée à la main car sa forte teneur résiduelle en eau réhumecterait l'ensemble et entraînerait le pourrissement. La nervure découpée en fines lanières servira à d'autres préparations ;
 - le conditionnement : les ailes sont lavées à l'eau douce, coupées en petits morceaux de 0,5 à 1 cm, séchées sous ventilation et vendues dans des sachets

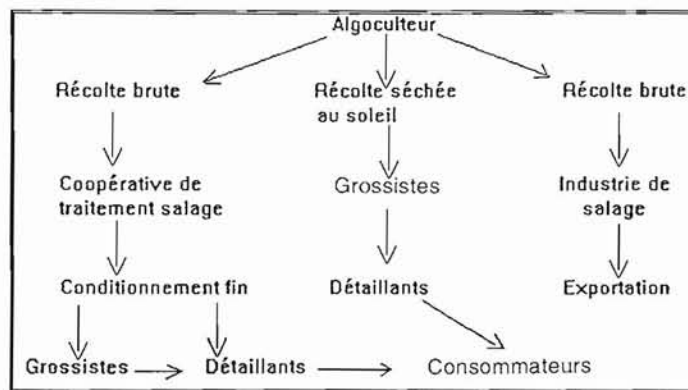
étanches pesant de 5 à 10 g. Le morceau d'algue, remis dans l'eau, récupère 14 fois son volume de liquide et reprend l'aspect typique de la lame fraîche.

Les études de 1986 indiquent clairement pour l'Extrême-Orient une augmentation de la consommation qui est passée de 2,08 kg en 1980 à 2,56 kg an⁻¹ par foyer (poids sec), exception faite de l'année 1981 où l'on a noté une légère baisse. Le produit frais, brut, est vendu de 0,80 à 1,30 F le kg (poids frais). Traité, il peut valoir de 12 à 35 F le kg selon sa qualité. Il y a incontestablement une évolution vers les produits salés et séchés (« cut » wakamé) qui représentent aujourd'hui 77 % du marché contre 23 % pour les produits traditionnels. Ces produits nouveaux se caractérisent par la rapidité d'utilisation, la qualité esthétique (primordiale en Extrême-Orient), les valeurs diététiques et gustatives. Ils correspondent mieux aux impératifs de la vie moderne.

STRUCTURE COMMERCIALE

Selon Nisizawa *et al.* (1987), Wu (1987, *com. pers.*), Hue (1989, *com. pers.*), la culture d'*Undaria pinnatifida* représente une valeur à la production de 2,50 milliards de francs en Corée, 1,40 milliards au Japon, un peu plus de 1 milliard en Chine, soit au total 5 milliards de francs. Pour avoir une estimation plus précise de l'impact économique, il faut inclure à ces chiffres l'ensemble des « valeurs ajoutées » qui sont dégagées tout au long de la chaîne « conditionnement-transformation-commercialisation-distribution » (estimation 10 milliards de francs). Les circuits commerciaux sont à peu près identiques au Japon et en Corée. Trois voies sont utilisées selon l'objectif visé comme le schématise le tableau 60.

Tableau 60 – Les circuits commerciaux au Japon et en Corée (selon Chang, 1990, *com. pers.*).



Le nombre d'entreprises engagées dans cette activité a diminué au Japon entre 1980 et 1990 de 14 500 à 12 500 en raison de concentrations et de la disparition de la culture dans des zones devenues polluées.

La F.R.D.A. (Fisheries Research and Development Agency) estime qu'en République de Corée, le nombre d'entreprises produisant du wakamé s'élève à 37 000 et n'a pas bougé depuis 1985 (Chang, 1990, *com. pers.*) ; les surfaces cultivées couvrent 76 000 hectares, soit 60 % de la surface aquacole totale. Malgré une chute des prix en 1974 due à la surproduction, la situation a été rétablie par le développement des exportations vers le Japon (35 000 t d'*Undaria* salé, soit 115 000 t de tissus frais). Les deux grands centres de production se situent au sud-ouest (île Wondo) et dans la région de Kijang près de Busan. Ils fournissent à eux deux 80 % de l'*Undaria* coréen.

Sur ce point, les informations concernant la Chine sont assez confuses. Les diverses missions effectuées dans ce pays (Barbaroux, 1986, 1991 ; Pérez, 1987) conduisent à penser que la culture d'*Undaria* est le fait de petites entreprises pratiquant déjà, en occupation principale, la culture de *Laminaria japonica*.

Dans presque tous les cas, au Japon et en Corée, on a affaire à des exploitations le plus souvent familiales qui associent culture d'*Undaria* et de *L. japonica* dans les zones nordiques (île d'Hokkaido), culture d'*Undaria* et de *Porphyra* dans le sud (île Wondo).

La tendance actuelle consiste à constituer des coopératives (ce qui est général pour la production de *Porphyra*, mais qui était peu fréquent pour *Undaria*) de façon à ce qu'il y ait une régulation et une stabilisation du marché, une meilleure distribution et un respect des normes, notamment celles concernant les teneurs en éventuels contaminants. On compte 86 coopératives en Corée, en principe une par région, quelquefois deux. A côté de ces groupements, il existe aussi des entreprises privées dans lesquelles les cultivateurs sont des salariés. La coopérative organise la récolte, la conditionne, la vend, répartit les bénéfices, achète et met à disposition le matériel commun. Les conflits ne sont pas rares. De nombreux fermiers ont, de ce fait, leur propre écloserie, petit hangar en bois le long du littoral, avec deux à trois bassins à l'intérieur. Mais les coopératives et les sociétés privées peuvent proposer des collecteurs ensemencés.

En liaison avec la culture d'*Undaria*, espèce qui concentre les métaux lourds dès que le milieu est contaminé, a été créé un réseau de surveillance qui contrôle en permanence l'évolution biochimique et bactériologique des aires de production.

CHAPITRE XI

LES PHYCOCULTURES DE MOINDRE IMPORTANCE

CAULERPA – *ULVALES* – *HIZIKIA* – *CLADOSIPHON*

A côté des cultures à destination alimentaire du type *Porphyra yezoensis*, *Undaria pinnatifida* ou *Laminaria japonica*, caractérisées par le fait qu'elles s'effectuent dans plusieurs pays, qu'elles occupent de larges superficies et qu'elles fournissent des tonnages élevés, il existe également, comme en agriculture, des phycocultures locales. Elles concernent des surfaces limitées (100 à 200 ha) et des productions modestes (moins de 15 000 t), mais souvent appréciées des populations locales.

Les recherches sur la biologie des espèces employées se sont souvent réduites à l'obtention des données permettant leur culture, ce qui a pour conséquence une absence d'évolution dans le perfectionnement des techniques mises en œuvre. Le statu quo résulte aussi des problèmes de distribution ou de qualité qu'il est intéressant d'analyser et qu'il serait souhaitable de résoudre.

CULTURE DE *CAULERPA LENTILLIFERA* J. AGARDH

Caulerpa lentillifera appartient à l'embranchement des Chlorophycophytes et à la classe des Chlorophycées par la dominance des chlorophylles a et b qui lui donnent la couleur vert-brillant. Elle se situe dans l'ordre des Caulerpales, la famille des Caulerpacées et le genre *Caulerpa* caractérisé par :

- une structure cœnocytique multinucléée car il n'y a pas de cloisons transversales, mais seulement des trabécules de soutien issus de la paroi et dirigés vers le cytoplasme,
- un thalle constitué d'un long stolon portant des rhizoïdes sur sa face inférieure et des frondes érigées sur sa face supérieure,
- une reproduction monogénétique diplontique. Le thalle est donc uniquement à 2n chromosomes,
- il n'y a pas de gamétocystes individualisés,
- la présence dans le cytoplasme de deux acides gras à longue chaîne, la caulerpine et la caulerpépine, à légère action neurosédative pour l'homme.

Parmi les 34 espèces qui composent le genre, la plupart vivent dans la zone tropicale. Mais, certaines sont présentes en Australie et en Méditerranée (*C. racemosa*, *C. taxifolia*). Selon l'espèce, les frondes peuvent être avec ou sans ramifications, cylindriques ou en lame, étroites ou larges, avec dents, épines ou pinnules. Chez *C. lentillifera*, les rameaux sont nombreux et courts, réduits à des glomérules ; la fronde présente l'aspect d'une grappe renversée, d'où le nom de « raisin de mer » donné parfois à l'espèce.

Les *Caulerpa* sont depuis longtemps utilisés dans l'alimentation humaine, frais ou légèrement marinés, en raison de leur goût délicat et de leur texture tendre agréable au palais. On les prélève le plus souvent dans les stocks sauvages. Seule, *C. lentillifera* fait l'objet d'une culture empirique.

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES DE *C. LENTILLIFERA*

Il s'agit d'une espèce sténohaline qui n'accepte pas les baisses de salinité. Elle se décolore de façon irréversible lorsque la teneur en sels du milieu tombe en dessous de 30 ‰ (Trono, 1987). Aussi, ne la trouve-t-on pas au voisinage des arrivées d'eau douce ; en outre, les précipitations peuvent provoquer d'importantes mortalités lorsqu'elles entraînent une forte dessalure. Le cultivateur devra être très vigilant sur ce point. *C. lentillifera* est brisé ou arraché aisément par les vagues ou les courants. Il ne subsiste que dans les eaux calmes mais fréquemment renouvelées et aérées, à une profondeur de 50 cm à 5 m, sur un sédiment meuble, de préférence sablo vaseux mais stable. Ayant besoin de beaucoup de lumière, il se développe mal dans une eau turbide.

L'espèce a la faculté d'accumuler dans ses tissus les minéraux et les oligoéléments, notamment des métaux lourds qui pourraient atteindre des concentrations toxiques pour l'homme. Du fait qu'on la consomme fraîche, juste lavée, on doit éviter de la cultiver dans les zones polluées ou insalubres.

REPRODUCTION

Reproduction sexuée

Lors de la reproduction sexuée (Figure 173), les noyaux des parties fertiles situées généralement aux extrémités se divisent chacun par méiose en 4 noyaux à n chromosomes autour desquels se concentre le cytoplasme. Ainsi, s'individualisent des éléments cellulaires biflagellés à valeur de gamètes qui sont libérés dans le milieu par rupture des pores pariétaux. Les thalles mâles produisent de nombreux gamètes mâles de petite taille (4 à 5 μm), ce qui donne aux extrémités une teinte vert-clair

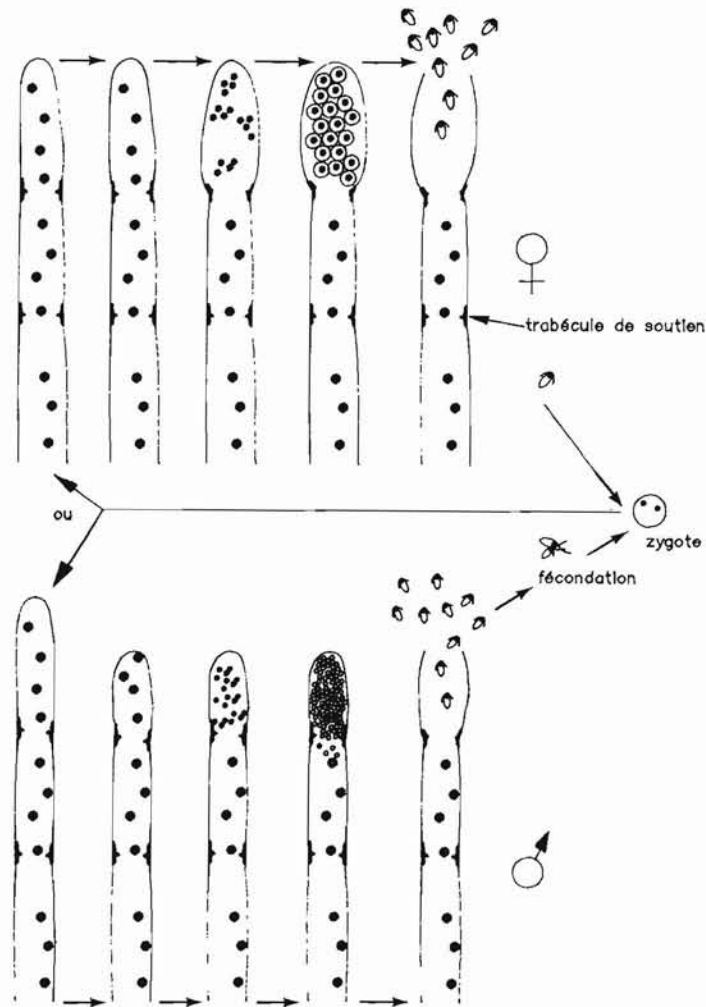


Figure 173 – Cycle de reproduction de *Caulerpa lentillifera*.

Le cycle est monogénétique diplobiontique : la réduction chromatique a lieu aux extrémités des plants diploïdes.

tendant vers le jaune. Pour les thalles femelles, les zones gamétogènes apparaissent vert foncé car les gamètes femelles, plus gros que les mâles, sont riches en amidon et chlorophylle (Fritsch, 1945). La fusion donne un œuf qui germe immédiatement en un thalle à 2n chromosomes.

Régénération

Les *Caulerpa* disposent également d'une propriété de régénération qui leur permet une multiplication asexuée à partir de fragments prélevés sur le thalle principal qui cicatrise et continue à croître. C'est cette propriété qui est utilisée pour la culture.

TECHNIQUE DE CULTURE

Les informations qui sont exposées ici ont été extraites des publications de Trono (1987, 1988), des commentaires qu'il a bien voulu nous transmettre et des observations faites par Barbaroux lors de plusieurs séjours aux Philippines.

Comme pour *Gracilaria*, la culture de *C. lentillifera* a débuté accidentellement aux Philippines dans l'île de Mectan, province de Cebu (Visayas centrale) lors de la pénétration de l'espèce dans les marais où étaient élevés des poissons. C'était donc à l'origine une ressource annexe, mais qui, en raison de la forte demande de 1965 à 1975 et des prix pratiqués, est rapidement devenue une ressource principale aux dépens des élevages de poissons et de crevettes. On commence à la réaliser également sur les rives du golfe de Lingayen dans la province de Luzon (Smith, 1987). A Mectan, près de 80 % des marais y sont consacrés (Trono, 1988).

Les marais étaient initialement construits pour les élevages auxquels suffisait un renouvellement d'eau hebdomadaire alors que *C. lentillifera* exige un changement par jour. Il a donc fallu les réaménager pour que le niveau du fond soit à au moins 30 cm au-dessous de la limite des plus basses mers et de manière à disposer d'un système de vannage rapide et efficace. Le but est d'assurer une bonne circulation de l'eau de mer apportant les nutriments et d'éviter autant que possible les variations de salinité et de température. Un chenal entourant le marais permet de collecter et d'éliminer les eaux douces d'écoulement.

Pour l'ensemencement, on abaisse le niveau d'eau jusqu'à une hauteur de 30 cm et on tend entre les deux rives un fil avec un repère tous les mètres : il sert à définir l'alignement et l'espace entre boutures. Une fois le « sillon » ensemencé, on tend le fil un mètre plus loin et ainsi de suite de façon à placer une bouture par mètre. Avec l'habitude, bon nombre de cultivateurs travaillent sans ce fil conducteur. La bouture est un fragment de 100 à 150 g. On l'enfonce en partie dans le sédiment. Utiliser des plants plus gros (250 à 500 g) ne donne pas de meilleurs résultats en croissance et conduit à une qualité inférieure (tissu plus coriace et jaune clair à cœur).

Le niveau est élevé à 80 cm de hauteur au moyen d'un courant entrant, assez faible pour qu'il n'arrache pas et n'entraîne pas les boutures. Le fait d'augmenter le niveau réduit l'éclairement, ce qui ne gêne pas l'algue ; celle-ci n'a au début qu'une faible croissance et n'a donc pas besoin de beaucoup de lumière ; par contre, on limite ainsi le développement des espèces végétales concurrentes telles *Ulva* sp., *Cladophora* sp., *Enteromorpha intestinalis* et *E. prolifera*, *Chaetomorpha crassa* et *C. aerea*, qui apparaissent dans le marais et sur les thalles de *C. lentillifera*. Le premier changement d'eau a lieu quatre jours après, suivi d'un renouvellement tous les trois jours durant la première semaine, tous les deux jours pendant la deuxième, tous les jours à partir de la troisième. Le niveau moyen est de 60 cm mais on peut l'abaisser à 40 cm si la turbidité est importante ou l'élever à 120 cm en période d'eau très claire et d'ensoleillement fort.

Une attention particulière doit être portée à la salinité au moment des pluies de mousson ; le cultivateur augmente le niveau du marais pour réduire l'impact des eaux douces. Au cas où, malgré tout, il observe une dessalure dangereuse pour l'algue, il doit remplacer immédiatement et totalement l'eau du marais par une nouvelle entrée d'eau de mer. La première récolte a en principe lieu trois mois plus tard. Si l'on souhaite une production de haute qualité, on arrache tout le thalle, ce qui nécessitera un nouveau bouturage et entraînera un coût plus élevé. Mais, on peut choisir de ne prélever qu'une partie du plant, laissant en place un tiers ou un quart qui redonnera un pied susceptible d'être prélevé dans un délai de 15 jours à 2 mois selon le taux de croissance ; on recommencera ainsi à la récolte suivante jusqu'à trois à quatre fois ; ensuite, un nouvel ensemencement sera inévitable. Dans ce type de récolte multiple, les parties les plus anciennes seront moins tendres. On évite cependant les plants trop touffus dont la densité gêne la pénétration de la lumière et qui restent de ce fait blanchâtres à cœur, ce que le consommateur n'apprécie guère. En outre, lorsque la biomasse devient trop importante, on risque des carences en nutriments qui se traduisent par des pertes de coloration et la dégénérescence des extrémités.

La lutte contre les algues commensales qui empêchent la pénétration de la lumière, consomment les nutriments aux dépens de *Caulerpa* et abaissent la pureté de la récolte, constitue une nécessité bi-hebdomadaire, sinon quotidienne. Il n'y a d'autres recours que de les enlever à la main ou au râteau lorsqu'elles flottent en surface.

La récolte fraîche de *Caulerpa* est lavée par agitation dans l'eau de mer et recouverte de thalles de sargasses pour la maintenir au frais jusqu'à la vente.

PRODUCTION

La culture de *C. lentillifera* occupe près de 400 ha ; mais, le rendement reste faible, entre 4 et 5 t ha⁻¹ an⁻¹ (poids sec), soit une production annuelle cultivée de 1 500 à 2 000 t pour les Philippines. Une partie est consommée autour des lieux de récolte ou expédiée en caisses isothermes vers les villes éloignées (Manille). Une autre partie (800 à 900 t), mise en saumure ou marinée, est exportée vers le Japon

et le Danemark. Depuis 1980, la demande n'augmente pas car la consommation urbaine se limite à celle des personnes originaires de la campagne qui maintiennent comme une tradition l'utilisation des salades de *Caulerpa*; les prix pratiqués sont élevés par rapport à ceux des légumes locaux en raison du coût du transport plus que du prix de revient de la culture; enfin les rendements à l'hectare sont faibles et ne poussent pas à rechercher de nouveaux marchés ou de nouvelles préparations attrayantes. Ohno (1990) signale cependant un essai à l'île japonaise d'Isigaki.

CONCLUSION

Pour que la culture de *Caulerpa* évolue, il faudrait, comme l'a montré Trono (1988), au cours d'essais réalisés au Calatagan, que les rendements soient augmentés en utilisant des marais mieux adaptés à la biologie de l'algue. Le cultivateur se contente souvent d'un léger aménagement des structures obsolètes construites initialement pour l'élevage de poissons. Les échanges d'eau sont insuffisants pour que *C. lentillifera* puisse parvenir à sa croissance optimale de 4 à 5 % par jour au lieu des 2 % actuels. Les fluctuations de salinité et de température, surtout durant la mousson, sont trop fréquentes et trop marquées lorsque la circulation de l'eau de mer se trouve réduite par des fonds trop hauts et un vannage désuet: les thalles en souffrent et la croissance s'arrête.

Un moyen complémentaire pour accélérer l'activité métabolique serait d'employer des engrais azotés en les épandant épisodiquement ou en les plaçant à l'intérieur de récipients poreux d'où ils diffuseraient peu à peu. Le maintien du pH autour de 8 et de la teneur en carbone autour de 2 μM accroîtrait l'effet des fertilisants. Dans ces conditions, Trono (1988) obtient des rendements par récolte de 3,1 t entre décembre et février, 3,3 t entre mars et mai, 9,1 à 9,4 t entre avril et juin, soit une production annuelle de 12 à 15 t par an.

Pour réduire le coût du transport, il n'est d'autre solution que de rapprocher les lieux de production des grands centres urbains où une promotion pourrait raviver la demande. Il est paradoxal qu'une culture qui, comme celle de *C. lentillifera*, rapporte par an au producteur 146 à 150 % du capital investi, ne parvienne pas à dépasser le niveau strictement local où elle est apparue, bien que la technique de production soit connue et aisément transférable.

CULTURE DES ULVACÉES

Les trois Ulvacées, *Monostroma*, *Ulva*, *Enteromorpha* sont utilisées comme aliments dans de nombreuses régions, en Amérique du Nord par les communautés asiatiques, en Amérique du Sud (notamment au Chili) et en Extrême-Orient, du Japon aux Philippines, où on les commercialise sous les noms respectifs de « Jadenori, de « Awosa » et de « Aonori ».

Pourtant, les cueillettes des peuplements sauvages ne sont pas appréciées car elles se composent de thalles d'âges différents. Si les jeunes lames, tendres et charnues sont agréables à croquer, il n'en est pas de même des frondes âgées ; coriaces, fibreuses, riches en triméthylamine (Katayama, 1962 ; Arasaki *et al.*, 1971) qui leur donne une odeur forte, elles laissent au palais un goût amer induit par le diméthylsulfide, produit de la dégradation du diméthylpropionétine. La position des champs dans la zone intertidale et près des estuaires les expose à des contaminations que les algues aggravent parfois en concentrant les polluants dans les vacuoles cytoplasmiques. La culture a pour but d'éviter ces inconvénients : les substrats peuvent être installés loin des zones insalubres et la récolte s'effectue au moment où tous les plants parviennent à la meilleure qualité.

Tandis que les cultures d'*Ulva lactuca* (Linné) et d'*Enteromorpha compressa* (Linné) Greville sont restées très empiriques, celle de *Monostroma latissimum* (Thuret) Wittrock s'est améliorée sensiblement depuis que l'ensemencement en éclosérie a progressivement remplacé celui effectué en milieu naturel. Ces trois algues présentent une biologie, un système de reproduction et une répartition géographique assez comparables pour qu'il soit possible de les traiter dans une même analyse.

BIOLOGIE GÉNÉRALE

Ces espèces se caractérisent par leur couleur verte brillante liée à la présence des chlorophylles a et b dominant les xanthophylles et le β carotène. Elles appartiennent :

- au phylum des chlorophytes caractérisé par l'appareil plastidial vert et la présence d'amidon vrai à l'intérieur du plaste,
- à l'embranchement des chlorophycophytes,
- à la classe des Chlorophycées :
 - dont les pyrénoides élaborent l'amidon,
 - dont le complexe pigmentaire comprend la chlorophylle a et b, le β carotène, et des xanthophylles,
 - dont les cellules reproductrices sont isokontées,
- à l'ordre des Ulvales au thalle massif avec cellules possédant un seul chromatophore ; le cycle de reproduction digénétique fait intervenir des gamètes biflagellés et des spores quadriflagellées,
- à la famille des Ulvacées pour *Ulva* et *Enteromorpha*, à la famille des Monostromacées pour *Monostroma*.

Morphologie

La fronde mince et membraneuse a la forme d'une lame aplatie, presque discoïde, de 10 à 20 cm de diamètre chez *M. latissimum*, de 10 à 60 cm pour *U. lactuca*, tandis qu'elle est tubuleuse chez *E. compressa* et *E. intestinalis* (L.) Link. La distinction entre *E. compressa* et *E. intestinalis* est controversée : la présence de ramifications qui identifie cette dernière ne résulterait que de l'adaptation de la première à la dessalure et à la turbidité (Pérez, 1965) ; on trouve d'ailleurs entre les deux tous les cas intermédiaires.

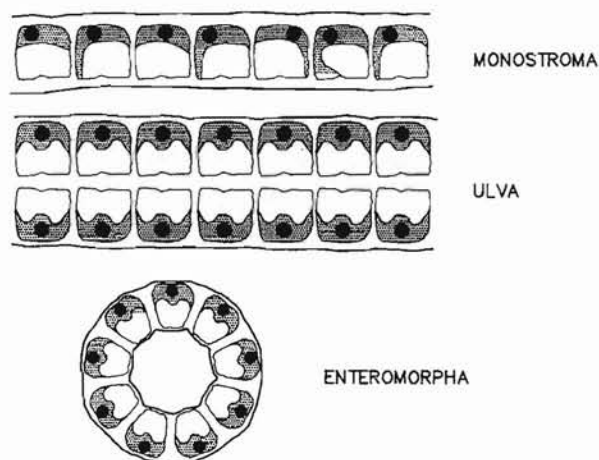


Figure 174 – Coupes transversales d'une lame d'*Ulva lactuca* (deux couches de cellules accolées), de *Monostroma* (une seule couche de cellules), et d'*Enteromorpha* (répartition en tube).

Lorsque la distinction entre les trois genres pose problème, la vue d'une coupe transversale sous le microscope apporte la solution (Figure 174). La lame foliacée d'*U. lactuca* se compose de deux couches soudées de cellules en général quadratiques et pourvues d'un chromatophore pariétal logeant un ou plusieurs pyrénoides. L'épaisseur varie de 45 à 60 μm (Gayral, 1959 ; Vincent 1966). Le disque basal qui la fixe au substrat est constamment renforcé par des rhizoïdes secondaires (Vincent, 1966). Le thalle de d'*E. compressa* apparaît comme une couronne de cellules entourant une zone centrale sans tissu : on en déduit que la fronde est en fait tubulaire, d'abord mince, puis s'élargit pour progressivement devenir cylindrique. Les cellules, réparties sans ordre, ont de 10 à 15 μm de largeur sur environ 18 μm de hauteur. Le plaste à un pyrénouïde remplit les 3/4 de la cellule (Pérez, 1965). La lame de *Monostroma* est, quant à elle, monostrate (épaisseur 18-20 μm), c'est-à-dire composée d'une seule couche de cellules, plutôt rectangulaires, deux fois plus hautes que larges et à plaste pariétal avec un seul pyrénouïde (Segi *et al.*, 1968). Les parois supérieures et inférieures sont riches en mucilages (Chapman, 1980). La structure explique la finesse de *M. latissimum* par rapport à *U. lactuca* ou *E. compressa* et la raison pour laquelle on tend de plus en plus à préférer la première espèce aux deux autres (Kida, 1990).

Aire de répartition

Ces ulvales ont une distribution cosmopolite. On les retrouve aussi bien sur les côtes atlantiques et pacifiques que le long des rivages de la Méditerranée, de l'océan Indien ou de la mer Baltique (Segi *et al.*, 1968 ; Chapman *et al.*, 1980).

Ces espèces se développent depuis la zone des plus hautes mers jusqu'à des profondeurs de 8 à 10 m. Kopp (1977) signale des thalles d'*U. lactuca* fixés par 23 m de fond. Les peuplements les plus denses se situent cependant dans l'espace intertidal. Ces Ulvales sont présentes aussi bien sur les rivages calmes des baies fermées et les étangs littoraux que sur les côtes exposées, tant à l'intérieur des estuaires qu'en mer ouverte, malgré les grandes différences de salinité, de température, de turbidité et de composition chimique (Dangeard, 1958). La nature du substrat leur est indifférente. Cailloux, rochers, bois, cordages naturels ou synthétiques, plastiques, verre, autres algues, coquilles, conviennent parfaitement à la fixation. On note cependant une certaine préférence de *Monostroma* pour la limite supérieure de l'étage littoral sur les trajets par lesquels l'eau de mer reflue à marée descendante (Segi *et al.*, 1968).

Aptitudes biologiques

Salinité – La répartition mondiale prouve que ces espèces sont capables de supporter de grandes variations de salinité. Dans des flaques supralittorales où elles s'implantent et se développent, la teneur en sels peut atteindre 45 ‰, suite à l'évaporation intense, avant que la marée montante la réduise. Les peuplements d'*Enteromorpha* vivant au niveau le plus haut sont parfois même, l'été, englués dans une couche de sel qui a cristallisé durant la période où la mer a laissé l'estran à découvert (Kopp, 1977).

A l'inverse, ces Chlorophycées supportent la dessalure puisqu'elles remontent assez profondément dans les estuaires. *Enteromorpha* peut s'adapter à des salinités de 4 ‰ et même vivre occasionnellement en eau pratiquement douce (Pérez, 1965).

La meilleure croissance est obtenue entre 33 et 36 ‰ (Kopp, 1977).

Température – *Enteromorpha*, *Monostroma* et *Ulva* sont aussi eurythermes que euryhalins (Levring *et al.*, 1969). L'éventail des températures acceptées va de 6 °C à 28 °C ; à partir de cette valeur, le thalle devient fertile puis se désagrège. Le gel, par contre, cause de très importants dommages : toute la lame blanchit en quelques jours (Segi *et al.*, 1968). Le meilleur développement a lieu entre 19 et 22 °C (Kopp, 1977).

Turbidité – Ces Ulvales peuvent se développer dans des eaux turbides ; le contact de certaines particules en suspension provoquerait la naissance d'épines ou de ramifications, notamment chez *Enteromorpha* (Dangeard, 1963). La croissance est d'autant plus active que l'éclairement est intense ; même très élevé, il n'entraîne pas, ou rarement, la décoloration des lames qui parviennent à vivre à fleur d'eau.

Nutriments – Comme *Gracilaria*, *Chondrus* et *Laminaria*, les Ulvales réagissent à l'enrichissement en ions ammonium ou nitrate par une accélération de la synthèse

tissulaire. Elles ont également la capacité de stocker l'azote sous forme de dipeptides. Le taux peut passer de 3 à 7 % (Kopp, 1977). Elles ont ensuite recours à l'azote stocké pour maintenir la croissance à un niveau plus élevé que ne le permettrait la teneur en nutriments du milieu. La mise en réserves s'effectue presque exclusivement le jour, contrairement à *Chondrus* et *Gracilaria* qui, eux, absorbent surtout la nuit (Ryther, 1982). Cette différence de comportement est utilisée pour éliminer les Chlorophycées des bassins de culture de ces algues rouges (l'apport des sels azotés et phosphorés a lieu en début de nuit : c'est la méthode dite du « pulsing »). Autre différence qui, elle, favorise les Ulvales : *Ulva*, *Enteromorpha* et *Monostroma* ont la possibilité de fixer les bicarbonates même lorsque le pH dépasse 9 ; la diminution d'activité par rapport au pH optimal (7,7) n'est que de 28 % contre 80 % pour *Gracilaria* et 87 % pour *Chondrus* (Ryther, 1982).

Production – La plus forte croissance a lieu dans les baies calmes où la température et la salinité sont élevées, la turbidité faible (Kopp, 1977). L'influence des nutriments n'a pas été, semble-t-il, approfondie pour *Enteromorpha* et *Monostroma*. Par contre, un certain nombre d'études concerne *U. lactuca* (Kopp, 1977).

En milieu enrichi et aéré, *U. lactuca* parvient dans les meilleures conditions à une production de $35 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (poids sec), soit, par extrapolation, à $127 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, c'est-à-dire une quantité égale à celle de *Gracilaria*. La capacité photosynthétique de l'espèce résulterait, selon Ryther (1982), de l'importance du rapport Surface/Volume (S/V) qui permet le maximum d'échanges avec le milieu. On comprend dès lors pourquoi Hanisak (1987) a retenu cette algue dans la liste des végétaux susceptibles d'être utilisés dans l'avenir pour la production d'une biomasse méthanisable. *U. lactuca* offre en outre l'avantage de fermenter rapidement et de donner un taux plus élevé de méthane que les autres matières premières, sans doute en raison de sa composition particulière en glucides et en protides (Habig et Ryther, 1984). A l'encontre de cette perspective, on constate que la lame d'*U. lactuca*, comme celles d'*Enteromorpha* sp. et de *Monostroma latissimum*, se dégrade partiellement au moment de la libération des éléments reproducteurs. C'est pourquoi, avant d'engager les Ulvacées, notamment *Ulva*, dans la production d'énergie, il serait indispensable d'avoir recours à des lignées stériles que l'on multiplierait végétativement.

Longévité – *Ulva*, *Enteromorpha* et *Monostroma* sont des Chlorophycées annuelles ; chaque thalle vit environ de 5 à 8 mois s'il n'est pas brouté par les *Patella* ou déchiqueté par le ressac.

COMPOSITION CHIMIQUE

Le tableau 61 donne un aperçu de la composition chimique générale moyenne de *Monostroma*, d'*Enteromorpha* et d'*Ulva* (Hoppe *et al.*, 1979 ; Tang *et al.* 1982 ; Lewin, 1974).

Tableau 61 – Composition chimique des trois ulvales *Ulva lactuca*, *Monostroma latissimum* et *Enteromorpha compressa*.

Teneur en % de matière sèche						
	Protéines	Lipides	Glucides	Fibres	Cendres	Azote
<i>Ulva</i>	14,9 à 23,8	0,6	42,1 à 50,6	0,2	16,9	2,38
<i>Enteromorpha</i>	12,4	0,3	53	10,6	10,4	3,6
<i>Monostroma</i>	24,2	0,4	49,8	7,7	10,2	3,20

La teneur en protéines s'approche de 15 %. *Monostroma* peut atteindre 25 % : de ce point de vue, ce sont donc des végétaux plus riches que les algues brunes alimentaires. Tous les acides aminés indispensables sont présents. Le tableau 62 indique ceux concernant *Ulva lactuca* et *Enteromorpha* établis d'après les travaux de Channing *et al.* (1953), Citharel (1971), Arasaki *et al.* (1971), Tang *et al.* (1982). On note une quantité importante d'acide cystéinologique, de cystéine, de proline, de chondrine et d'acide glutamique.

Les glucides sont également en teneur élevée notamment chez *Enteromorpha*. Il s'agit de polysaccharides sulfatés qui forment la paroi cellulaire. L'amidon a la même structure que celui des végétaux supérieurs ; il est du type α -1-4 glucopyranose mais son degré de polymérisation est plus bas : de ce fait, il se dissout facilement

Tableau 62 – Teneur en acides aminés chez *Ulva lactuca* et *Enteromorpha compressa*.

(mg.g ⁻¹)		
ACIDES AMINES	ULVA	ENTEROMORPHA
Alanine	16,2	23,2
Arginine	2,5	1,7
Acide aspartique	4,4	9,7
Chondrine	32,1	42,6
Citrulline	0,3	0,5
Cystéine	32,7	17,1
Acide D-cystéinologique	142,5	83,7
Acide glutamique	30,6	61,3
Isoleucine	2,9	4,6
Leucine	7,7	6,0
Lysine	0,6	0,6
Méthionine	0,1	0,3
Ornithine	0,2	0,0
NH ₃	3,7	3,4
Phénylalanine	4,1	3,8
Proline	40,0	51,1
Sérine	9,9	29,4
Taurine	1,8	2,0
Thréonine	4,8	4,7
Tryptophane	2,4	1,4
Tyrosine	2,0	2,6
Valine	3,8	3,8

dans l'eau chaude sans devenir gluant. Le fructane se compose d'unités de 2,6 β fructofuranose. Le taux de fibres est aussi appréciable : il s'agit de cellulose, de xylane et de mannane.

Les lipides, en principe peu abondants dans les algues alimentaires, atteignent ici les taux les plus bas avec 0,3 %. Il s'agit plus d'acides gras insaturés que de saturés. Le plus fréquent est le sitostérol qui, d'après les expériences faites sur des souris, a la propriété d'abaisser le taux de cholestérol.

Parmi les minéraux analysés, le fer se trouve à des concentrations correspondant à 30 fois celle des épinards, soit en poids sec : 106 $\mu\text{g g}^{-1}$ chez *Enteromorpha*, 87 $\mu\text{g g}^{-1}$ pour *Ulva* (Yamamoto *et al.*, 1971), 54 $\mu\text{g g}^{-1}$ pour *Monostroma* (Segi *et al.*, 1968). Pour mémoire, elle est seulement de 15 pour *Laminaria* et de 23 pour *Porphyra yezoensis*.

Le taux de calcium se situe à 73 mg g^{-1} (poids sec) pour *Ulva*, 60 pour *Enteromorpha*, 100 pour *Monostroma*. Il est loin de celui d'*Hizikia* (140 mg g^{-1}), mais proche de celui de *Laminaria japonica* (80). En comparaison, les mêmes poids de lait et d'épinards n'en contiennent respectivement que 10 mg g^{-1} et 9,8 mg g^{-1} .

Les valeurs concernant les vitamines sont groupées dans le tableau 63. Celles correspondant aux épinards et aux tomates y ont été incluses à titre de repères. A part la niacine, on ne note pas de valeurs exceptionnelles. Segi *et al.* (1968) signalent une teneur élevée en vitamine C (380 mg par kg sec) chez *M. latissimum*.

Tableau 63 – Contenu vitaminique d'*Ulva lactuca* et *Enteromorpha compressa* comparé à celui de la tomate et des épinards.

		Teneur (pour 100 g(secs))						
Viramine	A	B1	B2	Niacine	C	B6	B12	Acide
Végétal	IU	mg	mg	mg	mg	mg	μg	folique μg
<i>Ulva</i>	960	0,06	0,03	8	10	-	6,3	11,8
<i>Enteromorpha</i>	500	0,04	0,52	1	10	-	1,3	42,9
Tomates	200	0,08	0,03	0,3	0	0,11	0,0	28,0
Epinards	2 600	0,12	0,30	1	20	100	0,0	140,0

REPRODUCTION

Dès que la température le permet (plus de 17 °C), la reproduction suit le cycle lunaire avec émission d'éléments reproducteurs aux périodes de « pleine lune » ou de « changement de lune » (Vincent, 1966).

Chez *Enteromorpha* et *Ulva*, elle fait appel, d'une part, à des gamétophytes mâles et femelles, d'autre part, à des sporophytes. Gamétophytes et sporophytes sont morphologiquement identiques (Gayral, 1966). Pour *Monostroma latissium*, les lames sont toutes des gamétophytes mâles ou femelles. Il n'y a pas de sporophyte ou, plus exactement, le sporophyte se réduit à l'œuf (Shihira, 1958 ; Gayral, 1966 ; Kida, 1966).

Reproduction chez *Ulva* et *Enteromorpha*

Principalement dans la période de mars à juillet, à l'approche des grandes marées, les cellules des lames gamétophytiques, situées au sommet dans le cas d'*Enteromorpha*, à la périphérie chez *Ulva*, divisent leur contenu cytoplasmique en de nombreuses granulations libérées brusquement dans le milieu extérieur par rupture apicale de la paroi de la cellule-mère (Figure 175). Les zoïdes émis sont des gamètes ovoïdes ($7,5 \times 3 \mu\text{m}$), mâles ou femelles selon le plant d'où ils proviennent, les premiers étant nettement plus petits que les seconds chez *Ulva*, de même taille chez *Enteromorpha*. Ils se déplacent rapidement à l'aide de deux flagelles apicaux, recherchant la lumière qu'ils repèrent grâce à un point photosensible, de teinte rouge, placé à l'apex : le stigma.

La fusion de deux gamètes de signes complémentaires donne un zygote sphérique ($5 \text{ à } 6 \mu\text{m}$ de diamètre) qui, selon les conditions de milieu, peut germer immédiatement comme chez *Enteromorpha* ou après un certain temps de latence comme dans le cas d'*Ulva*.

Vers la fin de l'été et durant l'automne, le sporophyte issu du zygote devient fertile à l'approche des grandes marées. On observe une évolution identique à celle des gamétophytes : des cellules s'arrondissent en cellules-mères, scindent leur

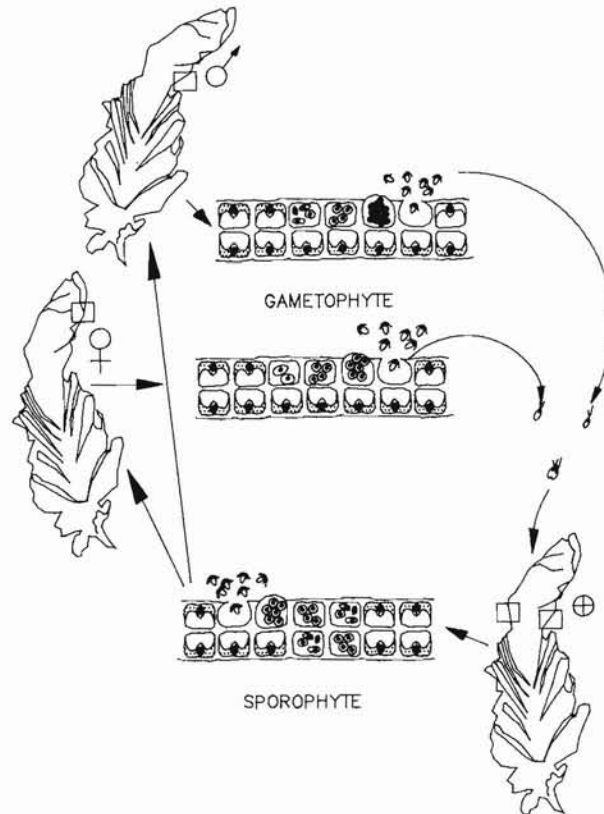


Figure 175 – Le cycle de reproduction chez *Ulva lactuca* et *Enteromorpha compressa*.

Il s'agit d'un cycle à deux phases avec des thalles sporophytiques et des thalles gamétophytiques. L'ensemencement s'effectue le plus souvent à partir des zoospores (quadriflagellées).

contenu en nombreuses petites cellules sphériques. Cependant, la première division est méiotique : le nombre chromosomique qui était de $2n$ dans la cellule-mère passe à n dans les cellules-filles. Les éléments libérés lors de la rupture de la paroi cellulaire de la mère ont donc valeur de spores. Celles-ci ressemblent aux gamètes ; mais elles possèdent quatre flagelles apicaux au lieu de deux et fuient la lumière (Gayral, 1967).

Chacune se fixe, perd les flagelles et s'arrondit. Elle germe en donnant un appareil fixateur (disque ou rhizoïdes) à partir duquel s'édifie le thalle dressé. Dans de bonnes conditions, la jeune lame atteint une taille de 3 à 5 mm en moins d'un mois et deviendra adulte en 3 à 4 mois (Kopp, 1977). Ce cycle est donc digénétique, haplodiplobiontique, car il fait intervenir deux générations, l'une à sporophytes ($2n$ chromosomes) en alternance avec celle à gamétophytes (à n chromosomes).

Cas de *Monostroma latissimum*

Pour la phase gamétophytique, l'évolution chez *M. latissimum* s'effectue (Figure 176) d'une manière comparable à celle qui a été décrite pour *Ulva* et *Enteromorpha* (Kida, 1966 ; Segi *et al.*, 1968). Les lames produisent des gamètes biflagellés dont la fusion donnera des zygotes. Mais, une fois formé (d'avril à juin), le zygote se fixe sur le substrat et grossit, passant de 7 μm de diamètre à 100 μm en 3 à 4 mois tandis que son contenu devient très dense. En septembre, celui-ci se divise en 4 par méiose, puis en de nombreux éléments qu'il libère par éclatement de sa paroi devenue épaisse. Ces zoïdes quadriflagellés et ovoïdes sont des spores dont la germination a lieu à la mi-septembre (Ohno, 1971). Leur développement durant l'automne et l'hiver aboutit à des gamétophytes. Dans ce cas, le cycle est monogénétique haplobiontique. La taille et le nombre des éléments reproducteurs ne semblent pas en relation avec le degré de maturité des thalles ; ils sont plutôt influencés par les conditions de milieu : température de l'eau, exposition à l'air, agitation et renouvellement de l'eau, intensité de l'éclairement (Segi *et al.*, 1968). Shihira (1958) a montré qu'on peut provoquer la libération des zoïdes lorsqu'ils sont présents dans les cystes par des chocs lumineux et/ou thermiques ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 26 °C).

Multiplication végétative et régénération

Lorsque leur lame a été sectionnée accidentellement ou désagrégée par la libération des gamètes et des spores, les Ulvacées sont capables de la reconstituer rapidement. La coupe de la lame permet sa régénération. De même, le fragment libéré et se déplaçant en épave entre deux eaux continue à croître. Si la houle, les chocs, les brouteurs le découpent en morceaux, chaque lambeau constitue une nouvelle lame flottante qui sera fragmentée à son tour, et ainsi de suite, jusqu'au moment où la houle, les courants ou la marée amèneront ces épaves sur le rivage. Lorsque les apports terrigènes élèvent la richesse en sels des eaux, ce qui entraîne l'accélération de la croissance (Baudrimont, 1961 ; Waite, 1972), et lorsque, par coïncidence, l'hydrodynamisme concentre les épaves sur une portion de côte, on assiste à une am-

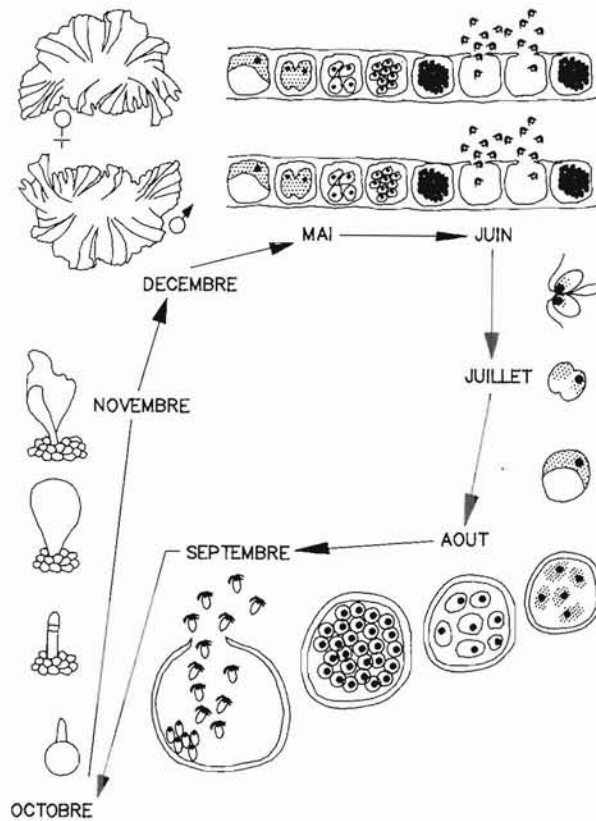


Figure 176 – Le cycle de reproduction de *Monostroma latissimum*.

La phase diploïde est absente ou, plus exactement, réduite au zygote enkysté. Ce cycle diffère de celui de *Monostroma nitidum* par la présence d'une reproduction asexuée par parthénogénèse lorsque la température est élevée.

plification du phénomène décrit ci-dessus (Kopp, 1977) : des milliers de tonnes de lames vertes se déposent le long du rivage : c'est une « marée verte ». Les champs naturels fixés ne sont ni plus nombreux ni plus développés : la prolifération a probablement lieu pendant le trajet entre le peuplement d'origine et le rivage. Si l'eutrophisation des eaux côtières continue à croître du fait de la pollution terrigène, les « marées vertes » deviendront plus fréquentes et plus intenses à moins qu'on leur oppose des cultures de macroalgues (utilisables, de préférence) qui absorberont les sels nutritifs et créeront une ombre inhibitrice.

Chez *U. lactuca*, Foy (1955), Gayral (1966) apportent la preuve d'une possibilité de développement parthénogénétique : les gamètes femelles (et même parfois mâles) peuvent germer sans avoir été fécondés et reconstituent un thalle à n chromosomes identique à celui qui les a émis. Dans certaines régions (Méditerranée) ce mode de reproduction sans fécondation peut se substituer totalement au cycle sexué.

Chez *Monostroma latissimum*, Ohno (1990) signale également la possibilité d'un développement parthénogénétique des gamètes.

TECHNIQUE DE CULTURE

Malgré le nombre et l'étendue des peuplements sauvages d'Ulvaes dont la production couvrirait largement la demande, les pêcheurs pratiquent la culture d'*Ulva lactuca*, d'*Enteromorpha compressa* et de *Monostroma* dans le but d'obtenir des algues de qualité supérieure à celle que proposent les champs naturels. La récolte est ainsi homogène et réalisée au moment où les thalles atteignent la plus haute valeur alimentaire du point de vue consistance, forme et couleur. Il y a 15 ans, les trois espèces étaient produites de façon empirique (Okazaki, 1971). Rien n'a changé en ce qui concerne *U. lactuca* et *E. compressa* ; par contre, pour *Monostroma*, on se dirige progressivement vers une technique du type *Porphyra*.

Ensemencement

Ensemencement confié à la nature – La culture empirique se caractérise par un ensemencement de supports effectué directement lors de la libération des spores. Pour *Ulva* et *Enteromorpha*, quelques jours avant une période de grandes marées, on choisit un peuplement dense et vivement coloré dans lequel on étend, directement au contact ou légèrement au-dessus, des filets le plus souvent en polypropylène, quelquefois encore en fibres de coco. On les maintient simplement avec des rocs de 2 à 3 kg ou entre des piquets de bois. Ces filets, connus sous le nom d'« Hibi » sont semblables en taille (1,2 m de largeur et 18 m de longueur) et en mailles à ceux utilisés pour *Porphyra*. Ils sont vendus par les coopératives après avoir été traités pour un meilleur captage selon un procédé qui n'est jamais révélé (un apprêt de carbonate de calcium). Pour *Monostroma*, on étend les filets sur les zones habituellement peuplées par cette espèce.

Ces opérations ont lieu à partir d'octobre quand les thalles sporophytiques d'*U. lactuca* et d'*Enteromorpha* ainsi que les cystes du *Monostroma* émettent leurs spores quadriflagellées. Celles-ci se fixent sur les filets et germent. La première récolte a lieu 30 à 45 jours plus tard. Les inconvénients de la pratique sont ceux qui se manifestent lors de tout ensemencement dans le milieu : présence d'algues commensales et incertitudes sur le taux de fixation, lié aux fluctuations imprévisibles du biotope. Il n'y a d'autre recours que d'éliminer régulièrement à la main les compétiteurs. Si l'ensemencement s'avère nettement insuffisant, il faut le recommencer aux prochaines grandes marées, ce qui occasionne pertes de temps et travail supplémentaire.

La demande et le prix de vente concernant *Ulva* et *Enteromorpha* sont peu motivants ; c'est la raison pour laquelle la technique n'a pratiquement pas évolué, excepté pour la qualité des filets et le processus de récolte. Pour *Monostroma*, la demande croît fortement depuis 1980 et le prix de vente sur le marché asiatique approche celui de *Porphyra*. Le cultivateur ne veut pas encourir le risque d'échec, d'où la naissance d'un mode d'ensemencement en éclosérie.

Culture actuelle de *Monostroma* – En mai-juin, des frondes fertiles, sélectionnées parmi celles qui ont montré au cours de la saison précédente le meilleur développement, sont récoltées, pressées pour évacuer l'excédent d'eau d'imbibition et étendues sur clayettes pendant une nuit, à l'obscurité. Leur teneur en eau s'abaisse ainsi à 40-50 %. Le lendemain matin, on les plonge dans une eau de mer à 26 °C contenue dans un récipient translucide et entouré de tubes fluorescents qui génèrent un éclairage de 200 à 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Les gamètes sont libérés en un nuage vert-clair qui teinte le milieu. Au bout de 20 mn, la solution est filtrée sur toile à blutter dont la maille de 30 μm retient les lames et les débris. On laisse reposer environ un quart d'heure sous éclairage élevé, période durant laquelle ont lieu les rencontres mâles-femelles et la fécondation.

Les collecteurs composés soit de cadres autour desquels une cordelette est enroulée en spirale, soit de demi-tubes en PVC de 10 cm de diamètre, soit de feuilles de plastique rigides, sont suspendus dans la solution qui est agitée. Les zygotes, poussés au contact des collecteurs, s'y fixent : cette phase demande 15 à 20 mn. L'observation sous le microscope de prélèvements d'eau et de lames de verre préalablement disposées dans le bac permet de vérifier le bon déroulement de l'opération et le taux de fixation. On transfère les supports dans des bacs en plastique munis de roulettes qui facilitent les déplacements. Ils y restent jusqu'à la fin juillet. On veille à ce que la température ne dépasse pas 28 °C. L'éclairage n'est pas contrôlé ; il n'a pas en effet à ce stade d'influence significative bien que certains préfèrent, par sécurité et pour plus de fraîcheur, travailler en lumière atténuée. Les zygotes sont dormants.

En août, les bacs sont chacun recouverts d'une plaque de bois ou en polystyrène qui provoque l'obscurité, puis amenés pour un mois dans une salle maintenue à 15 °C. Pendant ce temps, chaque zygote passe de 10 à 100 μm de diamètre, se colore en vert sombre et divise son contenu cytoplasmique en nombreux granules après deux premières divisions méiotiques. Il se transforme ainsi en cyste sporophytique. En septembre, les plaques sont retirées et les bacs placés sous une forte lumière. On y verse de l'eau de mer chaude de manière à porter la température à 26 °C. ce qui provoque l'éclatement des cystes et la libération des spores quadriflagellées. Au bout de 20 mn, la solution est filtrée sur toile à blutter pour éliminer des fragments de cystes et le filtrat versé progressivement dans un bassin d'eau de mer claire, à 20-22 °C, contenant un lot de 25 à 30 filets du type « Hibi ». Les spores se fixent sur les filets. On surveille comme précédemment le processus d'ensemencement par des observations au microscope. Au bout de 20 mn environ, l'opération est terminée, la fixation solide et l'ensemencement maximal.

Installation en mer

En octobre, les filets, qu'ils aient été ensemencés en milieu naturel ou en écloserie, sont disposés horizontalement, soit dans la zone intertidale tendus à 1 m du fond entre des piquets, soit en surface dans l'étage littoral. On réserve aux Ulvacées les lieux qui ne peuvent pas être utilisés pour la culture de *Porphyra*, c'est-à-dire la proximité des estuaires aux fortes variations et baisse de salinité, que *Porphyra* ne

supporte pas. On n'hésite pas à installer les « Hibi » assez loin à l'intérieur des embouchures puisque ces Chlorophycées supportent une faible salinité (jusqu'à 4 ‰). Cette position les protège des coups de mer et des algues sténohalines ; elle assure également un taux élevé de nutriments. Les rivages autour des baies de Mikawa et de Ise ainsi que ceux de la mer de Séto sont réputés pour la qualité des Ulvacées produites.

Récolte

La récolte s'effectue en plusieurs temps, à partir de la mi-décembre et jusqu'en avril, plus tardivement si l'hiver a été particulièrement froid. Elle est encore manuelle. Le cultivateur ne coupe que les frondes qui lui paraissent avoir atteint la qualité maximale. La partie restante de la lame régénère en 25 à 30 jours un nouveau thalle. Les facteurs climatiques ont bien entendu une incidence sur la production qui peut varier du simple au double selon la température et notamment le gel, la pluie, l'intensité de la lumière, les courants, la violence du vent et du ressac, la salinité. Elle dépend (Kaas *et al.*, 1991) également des interventions du cultivateur qui peut diminuer la densité, déplacer les filets, les monter ou les descendre de façon à neutraliser les facteurs négatifs (turbidité, gel) et favoriser les paramètres activant la croissance (éclairage, nutriments). On ne signale pas l'emploi de fertilisants. Le rendement par filet oscille en moyenne entre 4 et 5 kg (poids sec), soit environ 30 kg (poids frais).

Une fois récoltées, les algues sont traditionnellement pressées et mises à sécher sur des clayettes. Mais, de nouvelles présentations ont vu le jour depuis 1984 et sont fort appréciés comme les « feuilles reconstituées » à partir de *Monostroma* ou d'*Ulva* hachées, les préparations grillées, salées et croustillantes servies à l'apéritif, les marinades consommées avec des viandes (Kaas *et al.*, 1991). Les poudres d'*Enteromorpha* sont bien acceptées comme condiments, intégrées à la farine de blé ou de riz, mélangées à des purées de légumes ou de fruits. Les frondes de *Monostroma* cuites et dorées dans du caramel constituent un dessert délicieux.

CONCLUSION

La culture des Ulvales conduit à une production de 4 000 t au Japon et 3 000 t en Corée (Hue, 1990, *com. pers.*) Elle est réalisée par des familles qui cultivent le « Nori » en activité principale.

Pour *Ulva*, elle est faible et limitée et semble avoir peu de chances de progresser. Les consommateurs préfèrent de loin en effet la texture et le goût subtil de *Monostroma*.

Cette dernière espèce pourrait, par contre, devenir concurrentielle de *Porphyra* par sa technique de culture bien maîtrisée et relativement simple, ainsi qu'en raison de sa résistance aux variations de l'environnement et aux pathologies.

La sélection de variétés à hautes performances devrait accélérer cette évolution.

Pour *Enteromorpha*, on note une légère progression de la demande qui n'est cependant pas assez importante pour élever significativement les prix.

CULTURE D'*HIZIKIA FUSIFORME* (HARVEY) OKAMURA

Hizikia fusiforme est une algue brune commune des côtes tempérées du Japon, de la Corée et de la Chine (de Guang-dong à la baie de Hong Kong). Elle est utilisée comme aliment depuis des temps très anciens puisqu'on en a découvert des traces dans les ruines des tertres funéraires de Kiong-ju (est de la Corée du Sud) datant de 10 000 ans avant J.C. Elle a servi même pendant quelques siècles de monnaie d'échange. On la vend sous la dénomination d'« Hiziki », « Hijiki » ou d'« Ijiki ». La cueillette dans les champs naturels assure la majorité de l'approvisionnement du marché. La culture n'est réalisée en Corée que depuis 1977.

L'algue appartient :

- au phylum des Chrysophytes,
- à l'embranchement des Phéophycophytes,
- à la classe des Phéophycées,
- à la sous-classe des Cyclosporées à cycle de reproduction sexuée monogénétique diplobiontique,
- à l'ordre des Fucales dans lequel les différents organes reproducteurs sont situés en profondeur dans le thalle au sein de cavités appelées conceptacles, portées par des rameaux ou parties de thalle nommés réceptacles,
- à la famille des Sargassacées.

Le thalle se compose de deux parties : l'une dressée, constituée de 1 à 30 axes principaux, clairs et fermes, entourés de nombreuses petites ramifications cylindriques qui donnent à la plante l'aspect d'un buisson touffu, l'autre rampante que Suto (1955) nomme improprement « rhizome » et Kaas (1983) « stolon » par analogie de fonctionnement avec le fraisier.

L'espèce occupe la partie supérieure de l'étage infralittoral. La plus forte croissance a lieu de janvier à mars-avril lorsque la température oscille entre 10 et 13 °C. Les zones les plus propices sont celles qui, protégées de la houle, sont parcourues par un bon courant.

REPRODUCTION

Cycle sexué

La reproduction sexuée correspond typiquement à celle des Fucales (Figure 177). *H. fusiforme* présente des plants mâles et des plants femelles, chacun portant de un à quatre réceptacles. Dans les conceptacles des pieds mâles, au milieu d'une multitude de filaments unisériés, on observe de petits arbuscules à division dichotomique se terminant par des cellules allongées ; ce sont les spermatocystes, au contenu pâle qui se fragmente d'abord en quatre par division méiotique, puis, par

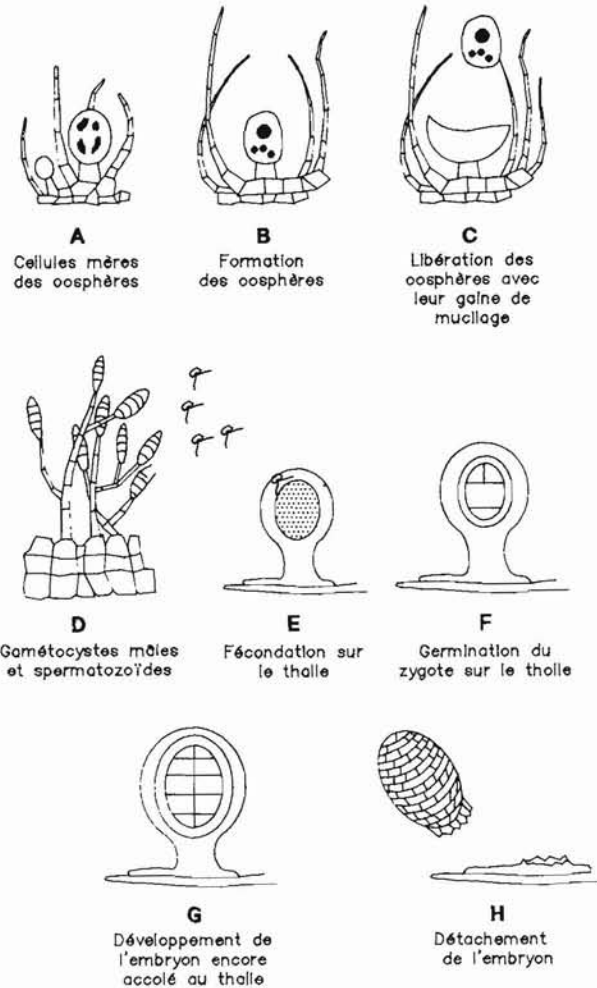


Figure 177 – Le cycle de reproduction sexuée d'*Hizikia fusiforme*.

La méiose et la formation des gamètes ont lieu dans les conceptacles. L'oosphère reste le plus souvent accolée par un mucilage à la plante-mère : c'est là qu'elle est fécondée et germe.

divisions mitotiques consécutives, en 64 éléments ovoïdes mesurant 4-5 μm de largeur et 6-8 μm de longueur, munis chacun de deux flagelles pleurocontés. Ces zoïdes représentent les gamètes mâles ou spermatozoïdes. Lors de l'ouverture apicale du spermatocyste, ils sont libérés dans le mucilage qui emplit le cœur du conceptacle. L'accroissement de la pression interne projetée dans le milieu marin, au travers d'une ostiole, le mucilage avec les spermatozoïdes. La goutte visqueuse se diluant, les gamètes mâles nagent librement.

Sur les plants femelles, chaque conceptacle comporte aussi une multitude de poils ; mais, les rameaux sont réduits à deux cellules. La cellule basale sert de pédoncule ; la cellule terminale grossit, devient dense et riche en pigments : elle constitue le gamétocyste femelle ou oocyste. Son noyau se divise en quatre noyaux-fils à n chromosomes. Trois d'entre eux avortent, tandis que le quatrième devient plus gros. Le contenu de la cellule est devenu un gamète femelle, ou oosphère, sans flagelle, à contenu opaque, de 20 μm de diamètre. La paroi du gamétocyste se rompt ; les oosphères sont libérées dans le mucus du conceptacle et poussées jusqu'à la sortie de l'ostiole. C'est souvent là qu'elles sont fécondées, encore rattachées à la cuticule du thalle par une gaine de polysaccharides. Les embryons ne se séparent du plant-mère que 24 à 48 h plus tard, après qu'ils aient commencé à germer, pour tomber sur le substratum, s'y fixer et continuer leur développement (Okuda, 1981). Le cycle est donc monogénétique, diplobiontique (un seul type de thalle à $2n$ chromosomes).

L'apparition des zygotes a lieu périodiquement à intervalle de 7 à 8 jours, de la fin mai lorsque la température de l'eau se situe autour de 20 °C, au début juillet car elle est inhibée au-dessus de 25 °C (Suto, 1955). La libération s'effectue à la marée montante. Le plant femelle produit environ 105 zygotes par saison. Le détachement de l'embryon a lieu lors de la marée montante. La fixation sur le substratum est très rapide : elle nécessite moins d'une minute en eau calme. En milieu tourmenté, elle peut être retardée de 24 à 48 h (Okuda, 1981).

Reproduction asexuée

La multiplication de l'algue peut s'effectuer naturellement soit par coupure du rhizome qui, se fixant ailleurs, génère de nouvelles frondes, soit par fragmentation des parties dressées. La culture se base sur cette propriété de régénération.

DÉVELOPPEMENT DU THALLE

La vésicule qui résulte de la germination de l'œuf est déjà un embryon d'une cinquantaine de cellules lorsqu'elle se fixe latéralement sur le substratum. Les rhizoïdes en se renforçant la redressent progressivement. Les bourgeons deviennent visibles dans la nature vers la fin de l'automne. Ils poussent pendant l'hiver, générant un axe dressé et 1 à 2 stolons. Au printemps, la fronde produit et libère les éléments reproducteurs puis dégénère. Seuls, les stolons subsistent. Au printemps suivant, de nouvelles frondes s'élèvent du stolon. Elles émettent des spermatozoïdes ou des oosphères puis disparaissent pendant l'été après que le nombre de stolons ait été accru. Il en est ainsi pendant plusieurs années. Suto (1955) affirme en se basant sur des marquages de stolons que la plante peut vivre plus de 6 ans. Si la partie dressée est annuelle, le rhizome est pérenne. A mesure qu'il se multiplie, le nombre de frondes augmente (Tableau 64), ce qui donne progressivement à la plante l'aspect d'une touffe de plus en plus dense (Suto, 1955).

Tableau 64 – Évolution à partir du zygote d'un plant d'*Hizikia fusiforme* au cours de sa vie (d'après Suto, 1950).

Age (an)	Nombre de frondes	Longueur de la fronde en cm	Poids de la touffe (g frais)	Nombre de stolons	Longueur d'un stolon en cm
1	1 à 3	5 à 15	2 à 15	3 à 5	1 à 2
2	2 à 8	10 à 40	30 à 150	6 à 15	2 à 5
3 à 6	6 à 22	20 à 200	210 à 1 010	10 à 50	3 à 5

COMPOSITION CHIMIQUE

En ce qui concerne les principaux éléments, la composition chimique ne diffère presque pas de celle de *Laminaria japonica*. Comme chez la laminaire, le taux de protéines n'atteint pas 13 % quelle que soit la saison avec cependant des pourcentages d'acide glutamique, d'acide aspartique et d'alanine plus bas. La teneur en lipides reste inférieure à 2 % (Tableau 65). *H. fusiforme* présente des teneurs en minéraux, oligoéléments et vitamines indiquées sur le tableau 66.

Tableau 65 – Composition d'une fronde d'*Hizikia* (en % par rapport au poids sec) d'après Mori *et al.* (1981) et Nisizawa *et al.* (1987).

Protéines	Lipides	Glucides	Fibres	Cendres	Azote
5,6 à 12,3	1,5	54,4	10,7	21,2	1,6 à 3,5

TECHNIQUE DE CULTURE

En juin, le cultivateur prélève dans la nature des fragments de stolons portant chacun une fronde dressée et les insère à intervalle de 10 cm entre les torons d'un cordage en polyéthylène de 100 m de longueur. Le succès ou l'échec dépend en grande partie de la constitution du cordage. Ce dernier doit être assez souple pour ne pas trop comprimer les boutures et les briser, mais assez rigides pour qu'elles ne puissent pas glisser et partir à la dérive. Les cordages pourvus de boutures sont placés en mer parallèlement les uns aux autres à 3 m de distance et parallèlement à la direction du courant. Ils sont maintenus par des flotteurs et des contre-poids à 50 cm sous la surface, dans une zone abritée de la houle mais parcourue par un courant suffisant. En juillet, la fronde disparaît mais le stolon survit. Les frondes apparaissent en début janvier. La croissance s'accélère de février à avril, période où le plant atteint de 100 à 120 cm alors que les plants sauvages dépassent rarement 50 à 70 cm. Les températures optimales sont comprises entre 10 et 13 °C. La production tissulaire s'arrête dès que se forment les premiers réceptacles.

La récolte s'effectue entre mai et juillet en coupant les frondes avec un couteau ou une faucille. Les rhizomes qui restent en place assureront la repousse et la récolte

Tableau 66 – Teneurs en minéraux, stérols et vitamines

d'après Heilbron (1938), Anon. (1982), Yamada (1985), Innam et al. (1985), Nisizawa (1987).
 unité : ppm sauf indication contraire. Entre parenthèses, pour comparaison, les valeurs concernant la tomate.

COMPOSANT	TENEUR
Stérol Fucostérol	480
24-méthylène-cholestérol	18
MINÉRAUX	
Na	16 200
K	50 930
Ca	16 200
P	1 160
Mg	6 540
Fe	637
Cu	21,1
Zn	26
Mn	19,4
Co	1,1
Ni	26
Se	11
VITAMINES	
Carotène	6,6
Rétinol IU	371
B1	0,12
B2	2 (0,3)
Niacine	21,6 (+)
C	0 (200)
B12 (ug)	5,7 (1,1)
Acide folique (ug)	218 (280)

de l'année suivante. Et ainsi pendant 4 à 5 ans sans qu'on ait à réensemencer. D'une année à la suivante, on note une augmentation du nombre et de la taille des stolons ainsi que du nombre et des dimensions des frondes. La première année, le rendement varie de 3 à 4 kg frais par mètre de cordage, soit 700 à 800 g secs. Les années suivantes, il peut atteindre 6 à 7 kg (frais). En général, l'activité métabolique est telle qu'elle absorbe une grande partie des sels minéraux et empêche ainsi l'installation des autres espèces végétales. Néanmoins, le cultivateur doit de temps en temps secouer les cordages de façon à éliminer les dépôts de vase et à chasser les herbivores. D'une année à l'autre, il substitue aux stolons manifestant une trop faible croissance des boutures provenant de plants plus performants et remplace ceux qui ont disparu.

MARCHÉ

Une fois récoltée, l'algue est longuement lavée dans de l'eau de mer, puis rapidement séchée au soleil, ce qui permet la conservation, mais non la consommation

car *Hizikia* possède à ce stade un goût amer dû à l'abondance des phénols qu'elle contient. Pour supprimer ce goût, on peut ébouillanter le produit sec pendant 1 à 2 mn puis le plonger immédiatement dans de l'eau froide : les tanins sont éliminés et l'algue prend une couleur verte qui est mal acceptée par le consommateur. On préfère la faire cuire pendant 4 à 5 h dans un récipient en fer avec des frondes d'*Eisenia* : *Hizikia* perd sa coloration propre mais est à nouveau coloré par les pigments provenant de *Eisenia*. On la coupe à la longueur choisie et on la sèche à nouveau au soleil. *H. fusiforme* ainsi conditionnée est vendue sous le nom de « Su-boshi-hiziki ». Elle est cuisinée avec des graines de soja ou mélangée en poudre à la farine servant à fabriquer les pâtes.

CONCLUSION

Il est difficile d'estimer la quantité d'*H. fusiforme* obtenue par culture ; les chiffres qui sont donnés par Nisizawa (1987) concernent en effet l'ensemble des productions provenant à la fois de la cueillette sur les peuplements naturels et de la phycoculture. Au Japon, il n'y a actuellement que quelques essais de culture qui n'ont pas atteint la taille d'une exploitation. Les 3 000 t d'*H. fusiforme* annoncées annuellement depuis 1980 concernent donc exclusivement la cueillette ; elles permettent d'obtenir 1 500 t de produit commercial. La Corée du Sud récolte en tout près de 7 000 t par an dont le quart provient de la culture (1 500 à 2 000 t). Elle exporte plus de 80 % vers le Japon où l'algue est transformée en 2 500 t de produit fini.

CULTURE DE *CLADOSIPHON OKAMURARUS* TOKIDA

Cladosiphon okamurarus, connue sous le nom commercial de «Okinawa-mozuku», est une algue brune endémique de l'archipel japonais Ryukuy (Figure 178). Cet ensemble d'îles, parmi lesquelles Amami-Ohshima au nord, Okinawa au centre et Iriomote au sud, est situé au sud-est de l'île Kyushu et léché par le courant chaud du Kuroshio.

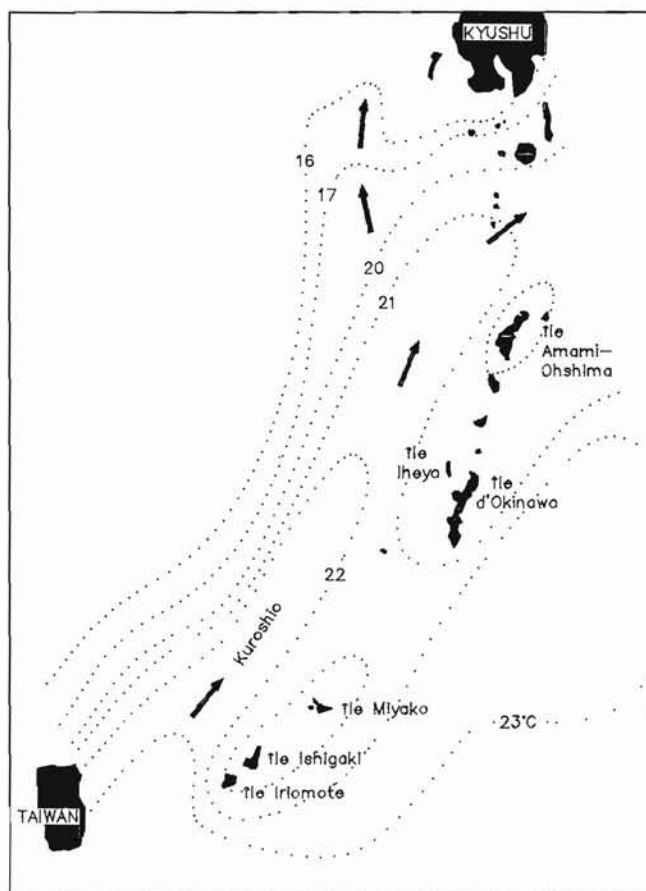


Figure 178 – L'archipel de Ryukuy au sud du Japon, zone de culture de *Cladosiphon okamurarus*.

Les températures y sont douces l'hiver (18 à 22 °C), élevées l'été (25 à 31 °C). La Phéophycée donne après cuisson un riche mucilage agréable au palais, d'où l'utilisation exclusive en alimentation humaine. L'espèce se présente sous forme d'un thalle dressé, à consistance gélatineuse de 25 à 40 cm de longueur, cylindrique (1,5 à 3,5 mm de diamètre), à la ramification irrégulière mais abondante. La couleur

brune varie du marron pâle quand le plant est stérile ou a libéré ses éléments reproducteurs, au marron foncé lorsqu'il est fertile. L'ensemble est fixé au substratum par un disque de 3 à 5 mm d'où s'élève la fronde.

C. okamurarus fait partie :

- du phylum des Chromophytes étant donné la présence, associés aux chlorophylles a et b, des pigments surnuméraires (Heilbron *et al.*, 1935) du type phycobiliprotéines (xanthophylle et carotène),
- de l'embranchement des Phéophycophytes,
- de la classe de Phéophycées,
- de la sous-classe des Hétérogénératés,
- de l'ordre des Chordariales,
- de la famille des Chordariacées,
- du genre *Cladosiphon* dont le nom fut adopté par Kylin (1939) pour y regrouper un certain nombre d'espèces incluses par Thuret dans le genre *Castagnea* (Fristch, 1945) ; elles ont toutes en commun la présence de sporocystes pluriloculaires associés en bouquets et de sporocystes uniloculaires isolés.

BIOLOGIE DE L'ALGUE

L'espèce vit dans des lagons immédiatement à l'arrière de la barrière corallienne au milieu des herbiers de *Thalassia hemprichii*, dans les courants que crée cycliquement la houle après s'être brisée en nuages d'écume sur le récif. Fragile, *C. okamurarus* ne supporte pas les fortes vagues et les courants violents qui la fragmentent ou l'arrachent ; mais, elle n'accepte pas non plus les zones calmes de fond de baie. C'est plutôt une algue sténotherme (Toma, 1987) qui réagit aux brusques variations de température par un arrêt de croissance. Mais, si l'évolution de la température est lente, *C. okamurarus* peut vivre entre 5 °C (sous forme de résistance) et 36 °C, valeur à laquelle elle se décolore. C'est également une espèce sténohaline. Le thalle dégénère pour des salinités inférieures à 32 ‰ et supérieures à 37 ‰, bien qu'à l'état de microthalle englobé dans un épais mucilage protecteur, l'algue est capable de survivre pendant plusieurs mois à des salinités de 50 à 55 ‰.

Par rapport au niveau des plus basses mers, la position bathymétrique moyenne se situe entre 1 et 3 m de fond. Toma (1979) signale avoir cependant trouvé quelques plants dans la zone intertidale et jusqu'à 19 m de profondeur. La fixation s'effectue indifféremment sur n'importe quel substrat, cailloux, feuilles de *Thalassia*, morceaux de plastique, fragments de papier, boîtes de conserve, cordages, filets, ancres, flotteurs, débris de coquille, etc. Toma (1982), Kakisawa *et al.* (1986) ont mis en évidence l'exudation par *C. okamurarus* d'une substance allélopathique capable de détruire les algues compétitives, substance particulièrement active lorsque les microthalles diploïdes sont en grand nombre. Dans la nature, le thalle apparaît à l'œil nu en octobre dans le nord de l'archipel et novembre dans le sud, au moment de la baisse de la température (de 25 à 19 °C), de la réduction de l'intensité lumineuse et de la durée du jour (Shinmura, 1977). Il atteint 30 à 40 cm en avril puis se désagrège et disparaît vers juin (dans le sud) ou juillet (dans le nord) lorsque la température dépasse 29 °C.

CYCLE DE REPRODUCTION

Reproduction sexuée (Okamura, 1936 ; Tokida, 1942)

A partir de mars et jusqu'en juin, le thalle macroscopique produit des sporocystes uniloculaires (Figure 179) dans lesquels la cellule-mère ($2n$ chromosomes) subit une division méiotique formant quatre spores (n chromosomes) suivie de mitoses. Après rupture de la paroi du sporocyste, ces éléments, munis de deux flagelles latéraux, sont libérés dans le milieu.

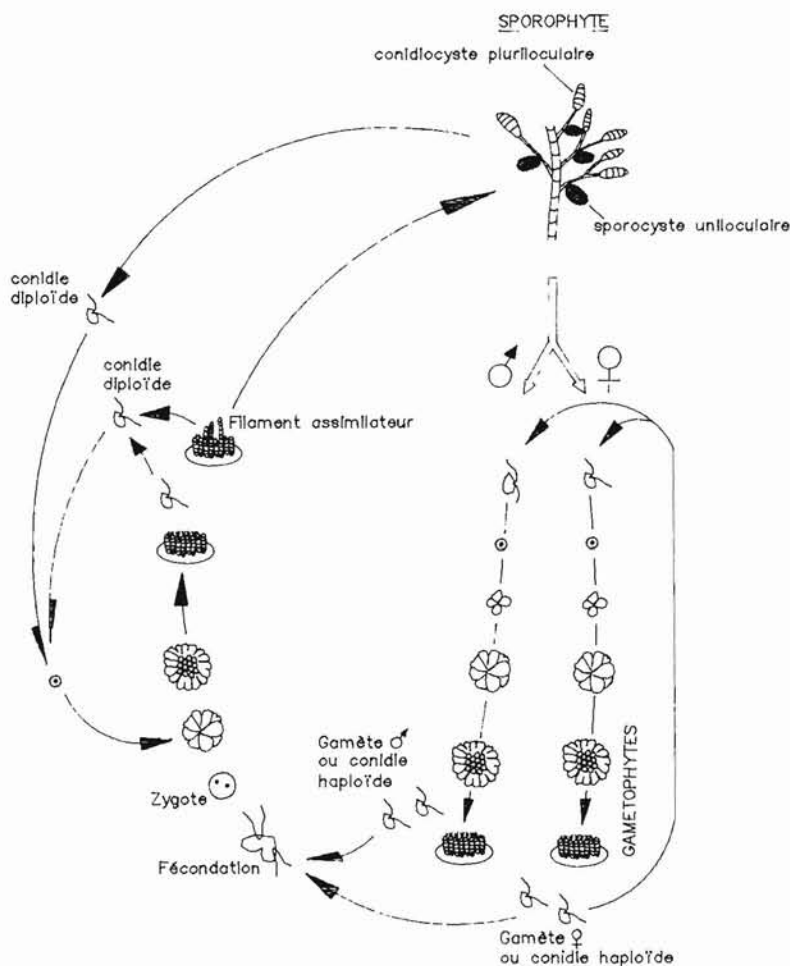


Figure 179 – Le cycle de reproduction de *Cladosiphon okamurarius*.

Le sporophyte porte des sporocystes uniloculaires qui libèrent des spores méiotiques et des sporocystes pluriloculaires qui émettent des monospores diploïdes : c'est sur celles-ci que le cultivateur compte pour ensemercer les filets.

Les spores toutes identiques (6 à 7 μm de longueur, 3 à 4 μm de largeur) germent pendant l'été pour aboutir à des microthalles prostrés (état adélophycée), morphologiquement identiques : ce sont les gamétophytes (n chromosomes) mâles ou femelles. Chaque gamétophyte forme à sa surface, au bout d'une vingtaine de jours, des cystes pluriloculaires dont chaque logette contient puis libère une seule cellule biflagellée à valeur de gamète. En effet, lorsque la température a amorcé la baisse automnale, ces éléments se comportent en gamètes en fusionnant, formant des zygotes.

Le zygote se développe en un microthalle prostré. Lorsque la température est inférieure à 20 °C, ce microthalle grossit en un disque basal. Ce disque donne naissance à des filaments photosynthétiques à partir desquels se développe la fronde multiaxiale. Le cycle est donc digénétique, hétéromorphe, haplodiplontique.

Reproduction asexuée

A côté de cette reproduction sexuée, *C. okamurarus* possède trois modes de reproduction asexuée.

Au niveau du sporophyte. A côté des cystes uniloculaires qui sont des sporocystes, généralement situés près de la base, le sporophyte macroscopique produit également des cystes pluriloculaires. Ces derniers ne sont pas siège de méiose ; chacune des 20 à 30 cellules qui les constituent libère son contenu sous forme d'un zoïde biflagellé, ou monospore à $2n$ chromosomes. Cette monospore diploïde germe en un microthalle qui est semblable à celui issu du zygote et qui évoluera de la même façon. Il aboutira à la formation d'un disque basal duquel s'élèvera le thalle dressé. Cependant, au cours de la période estivale, ces microthalles restent sous forme dormante tant que la température est élevée. On a observé (Shinmura, 1977) qu'il en est de même au laboratoire quand la température est inférieure à 8 °C.

Au niveau des microthalles diploïdes. Dans certaines conditions, le microthalle diploïde ainsi obtenu est aussi capable de donner naissance à des cystes pluriloculaires libérant, comme ceux du thalle dressé, des monospores diploïdes. Chacune d'elle reproduit un microthalle diploïde dont le devenir sera identique au microthalle issu du zygote ou à celui provenant d'une autre monospore à $2n$ chromosomes (libérée par le thalle dressé).

Au niveau des gamétophytes. Tant que l'eau est à une température supérieure à 28 °C, les zoïdes biflagellés émis par les disques gamétophytiques ne deviennent pas des gamètes : chacun se comporte en monospore haploïde qui germe en reconstituant un gamétophyte identique à celui dont elle est issue.

Reproduction par régénération

Des expériences (Toma, 1982) ont montré qu'un disque basal sectionné peut se reconstituer en 2 à 3 mois. En outre, un fragment de thalle qui s'est ou a été fixé est capable de devenir une touffe de 30 cm de longueur en en peu moins de 3 mois. La culture de *C. okamurarus* est basée principalement sur l'emploi des spores diploïdes comme semences.

TECHNIQUES DE CULTURE

Culture empirique

La culture de *C. okamurarus* commença vers 1955 comme celle de *Porphyra* : l'ensemencement des filets était confié à la nature. On a eu d'abord recours à la méthode connue sous le nom d'« Amami » qui fut mise au point par les habitants des îles Amami-Oshima : à la fin du printemps, ceux-ci tendaient horizontalement dans les zones où ils repéraient de denses peuplements de *C. okamurarus*, des filets maintenus, soit en position fixe à 1 m sous le niveau des plus basses mers, c'est-à-dire à 4 m de la surface à marée haute, au moyen d'ancrages adéquats, soit en position flottante entre deux eaux, constamment à 2 m de la surface par un équilibre entre flotteurs et contre-poids. Les résultats étaient médiocres en raison d'un ensemencement insuffisant laissant la place à de nombreuses algues commensales et à cause d'un pourcentage de germinations relativement bas.

Le procédé utilisé à l'île d'Okinawa présentait déjà une amélioration sur le type précédent car il tirait partie d'une observation importante faite dans la nature par les pêcheurs : le captage et le taux de germinations s'élèvent nettement lorsque les filets sont au voisinage du fond. Sans doute, comme dans le cas de *Gelidium sesquipedale* (Salinas, 1987, *com. pers.*), les turbulences qui se créent lorsque le courant lèche le substratum ont-elles un effet stimulateur sur le développement des micro-thalles. Cependant, les deux méthodes, « Amami » et « Okinawa » restent tributaires des caprices de l'écosystème avec des « bonnes » années lorsque l'ensemencement a été satisfaisant avec de nombreuses germinations, et des « mauvaises » années dans le cas contraire, les secondes étant souvent plus nombreuses que les premières. En outre, les filets devaient rester à l'eau durant l'été, période de mousson avec vents violents de sud et sud-est : d'où des pertes fréquentes et parfois sévères.

Technique actuelle

L'ensemencement des filets est réalisé à terre à l'intérieur d'un hangar éclairé par la lumière solaire pénétrant à travers une toiture partiellement translucide. Dans l'enceinte, sont disposés des bassins de 1 m de hauteur soit en ciment, de 5 à 10 m³,

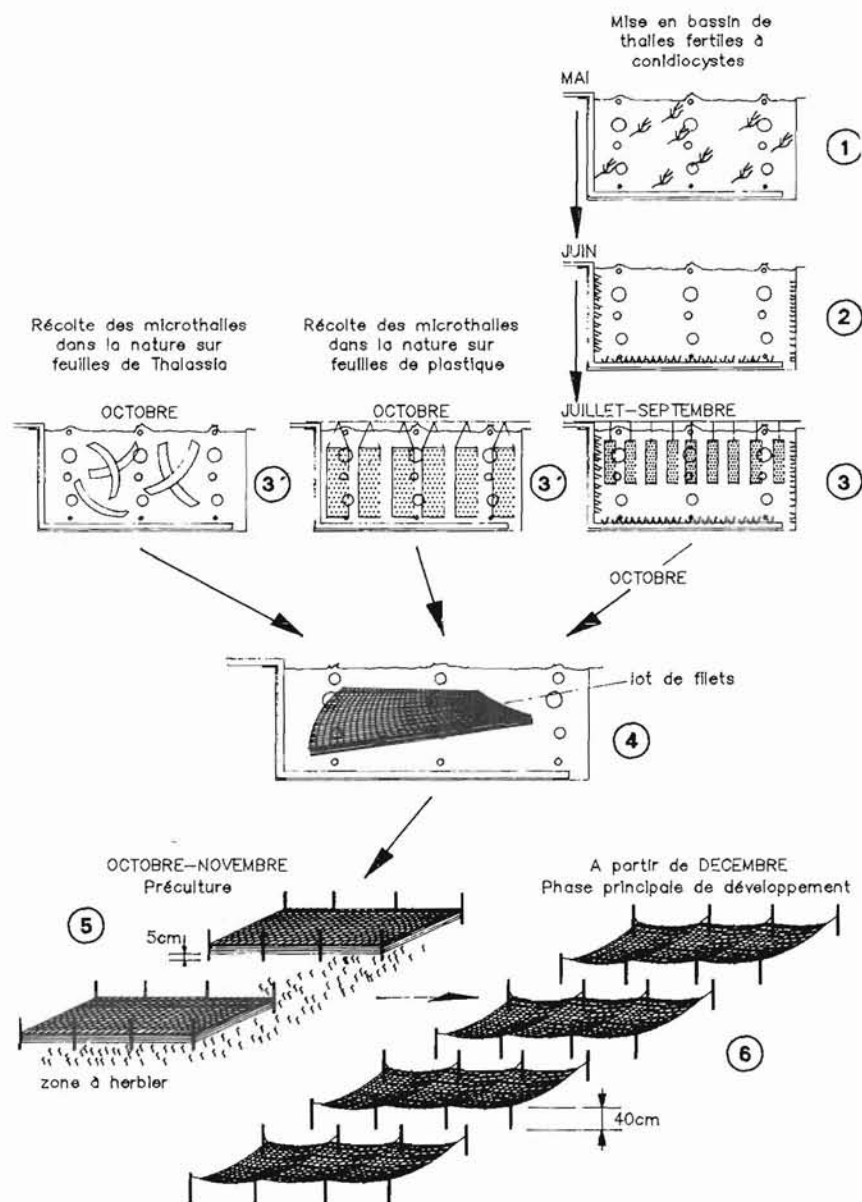


Figure 180 – Différentes étapes de la culture de *Cladosiphon okamurarius*.

L'ensemencement est réalisé à partir de feuilles de *Thalassia*, de feuilles de plastique ou de thalles fertiles, ce dernier procédé étant le plus efficace. Le séjour en préculture permet d'élever la densité et le taux de germination.

soit en plastique et de volume variant entre 1 et 3 m³. Ces derniers sont plus pratiques à utiliser : faciles à déplacer pour les installer dans les meilleures conditions de température et d'éclairement, faciles à nettoyer, ils ont remplacé dans la plupart des cas les bassins en ciment (Kaas *et al.* 1991).

Semence

Les filets peuvent être ensemencés soit directement à partir des monospores diploïdes libérées par les frondes dressées, soit indirectement à partir de spores émises par les microthalles. Dans ce dernier cas, les microthalles proviennent ou de fixations obtenues dans la nature sur des feuilles d'herbiers ou de plastique, ou de fixations réalisées en bassins.

Ensemencement direct par les monospores issus de macrothalles – L'algue macroscopique devient fertile de mars à mai et disparaît en juin ; l'ensemencement doit donc nécessairement s'effectuer à la fin du printemps (Figure 180).

Des plants fertiles, débarrassés des algues compétitives, sont légèrement déshydratés à l'obscurité puis disposés dans un bassin à raison de 6 à 8 kg par m³ d'eau de mer. Sous forte illumination et une agitation conséquente, les monospores diploïdes sont émises dans un nuage brunâtre tandis que, corrélativement, les thalles deviennent plus pâles. Un lot de 70 à 80 filets sont alors immergés dans le bassin. On les y laisse de 3 à 7 jours selon la rapidité de l'émission et le temps mis par les monospores pour se fixer. Une vue d'un prélèvement d'eau au microscope permet de savoir s'il y a encore des zoïdes mobiles. Une fois ensemencés (juin), les filets sont placés horizontalement en mer, à 40 cm au-dessus du sol, par groupes de 10 ou 15 : c'est la phase de préculture dans laquelle ils resteront jusqu'en octobre ; ils seront ensuite étendus séparément pour la phase définitive de développement. Bien que, dans ce cas, on parvienne à un ensemencement correct, le séjour de 6 mois en mer (de juin à octobre) constitue un handicap. Les vents violents de mousson et les herbivores provoquent des destructions ; les algues compétitives ont tout loisir de s'installer.

Ensemencement à partir des monospores issues de microthalles

Microthalles prélevés dans la nature – Certains pêcheurs récoltent en juin des feuilles de *Thalassia hemprichii* dans les herbiers près des champs de *C. okamururus*. Ils savent que sur ces feuilles sont venues se fixer de nombreuses monospores diploïdes émises par les macrothalles et qu'elles ont germé en donnant des microthalles, pour l'instant en latence en raison de la température de l'eau. Ils les stockent en bassin dans de l'eau de mer à 7-8 °C, avec un faible éclairement (moins de 40 μmol m⁻² s⁻¹), une légère agitation et un enrichissement avec une solution nutritive du type ESP. Les microthalles restent ainsi en bon état mais en attente. Cependant, sur les feuilles de *T. hemprichii*, sont aussi fixées d'autres spores d'algues et des larves de mollusques qui contamineront les bassins. Aussi, d'autres pêcheurs préfèrent-ils la pratique suivante : en mai-juin, ils étendent horizontalement sur le fond de la mer, près des peuplements de *C. okamururus*, de grandes feuilles de plastique souple (5 × 2 m)

qu'ils maintiennent avec des cailloux. Les spores diploïdes des frondes dressées s'y fixent et se développent en microthalles. Fin juin, on retire ces substrats artificiels, on les découpe en rectangles de 50 × 40 cm et on les traite comme les feuilles de *Thalassia* (mise en bassin d'eau de mer, température : 7-8 °C, faible éclairage, légère agitation, ESP) pour maintenir les microthalles à l'état latent. Beaucoup de larves et d'éléments reproducteurs végétaux ayant des difficultés à se fixer sur le plastique, on ne les retrouvera pas dans les bassins. Mais, il en restera encore. Ainsi, l'obtention des microthalles par le captage naturel est toujours soumis aux variations imprévisibles du milieu et amène toujours, plus ou moins, malgré les précautions, un grand nombre de compétiteurs indésirables. En outre, on n'obtient que des densités relativement faibles. C'est pourquoi, de plus en plus, prévaut la méthode qui consiste à produire les microthalles dans l'écloserie même.

Microthalles obtenus en écloserie – Des thalles dressés, sélectionnés parmi les plus fertiles sont récoltés en mai-juin, débarrassés des épiphytes et autres biontes, puis mis au sec à l'obscurité pendant quelques heures. On les plonge ensuite, à raison de 8 kg par m³, dans l'eau de mer claire et fortement agitée d'un bassin en plastique dont la température est maintenue à 24 °C. La libération des monospores diploïdes peut avoir lieu immédiatement ou s'effectuer progressivement. On laisse donc les thalles dans le bassin pendant 3 à 7 jours. Les monospores diploïdes se fixent sur les parois en plastique et germent en autant de microthalles. On augmente la surface de fixation en suspendant 200 à 300 collecteurs rectangulaires constitués par les feuilles de plastique ou par des cadres avec cordelette.

La densité au m³ est telle que les disques occupent la majeure partie de la surface ; en outre, ils exsudent ensemble une telle quantité de substance allélopathique que les algues compétitives sont inexorablement éliminées. Durant juin et juillet, la température est maintenue à 7 °C, ce qui induit la dormance, l'agitation atténuée et le milieu enrichi modérément par du ESP. On ne change pas l'eau ; on se contente de remplacer par de l'eau de mer stérilisée celle qui s'évapore : la salinité augmente et contribue à renforcer l'état latent.

Ensemencement des filets

En septembre, quelle que soit l'origine des microthalles, on opère de la façon suivante. La température est portée à 30,5 °C et la densité de l'eau de mer à 1,220. Les microthalles émettent alors des monospores diploïdes en grand nombre. Des lots de filets (60 à 80) sont alors placés dans le bassin où l'on crée une forte agitation pour accélérer l'émission et augmenter les chances de rencontre entre les zoïdes biflagellés et les fils des filets. Des lames de verre suspendues dans le bassin sont périodiquement observées au microscope, ce qui permet de suivre la progression du taux de fixation. Au bout de 3 à 7 jours, les filets sont transférés dans un bassin à l'eau limpide, aérée et enrichie.

Installation en mer

Pour l'installation des filets en mer, on choisit bien entendu la zone où les conditions écologiques correspondent le mieux à la biologie de *C. okamurarus* : à l'abri de la barrière récifale sur laquelle déferle la houle, au-dessus de fonds sableux parsemés de quelques rochers autour desquels un courant de 10 à 15 cm s⁻¹ crée des turbulences. En général, les surfaces portant des herbiers sont des aires propices. On opère en deux phases, la phase de nourricerie et la phase de développement.

Phase de nourricerie – Elle a pour but de permettre le plus haut taux de germination possible et l'obtention des jeunes thalles dressés. Les filets assemblés en lots de 15 à 20 sont tendus horizontalement à même le substratum par des fonds de 100 à 150 cm par rapport aux plus basses mers. On sait que cette position assure le meilleur pourcentage de germination des monospores en microthalles. La température étant tombée en dessous de 25 °C, la plupart des microthalles génèrent des macrothalles. Les microthalles qui libèrent encore des monospores diploïdes au lieu de produire des filaments dressés, contribuent pour un temps à accroître l'ensemencement des supports ; c'est la raison pour laquelle on laisse les filets en groupes, les monospores des microthalles retardataires des uns se fixant sur les autres et réciproquement.

Phase de développement – Elle débute dès que les plantules mesurent 2 à 3 cm de hauteur. Les filets sont alors séparés et tendus individuellement, parfois dans la zone qui a servi pour la nourricerie, le plus souvent un peu plus vers le large et dans des zones plus profondes (2 à 3 m) où les variations de température sont atténuées par le volume d'eau. La croissance s'y avère meilleure (Toma, 1983). On maintient chaque filet horizontalement à l'aide de pieux en fer à 40 ou 50 cm du substratum, parallèlement à la direction du courant de manière à ce qu'il y ait une circulation d'eau à la fois en-dessous et au-dessus. La croissance en est accélérée. De même, la tension doit être modérée pour que le filet ait un certain balancement, ce qui crée des turbulences favorisant le développement de *C. okamurarus*. Les thalles atteignent 30 cm en 3 mois. C'est alors le moment de la récolte.

RÉCOLTE

La récolte se faisait jadis à la main. Depuis 1975, on utilise une pompe suceuse coupante dérivée de celle employée pour la récolte de *Porphyra*. L'appareil aspire l'algue tandis qu'une hélice tournant à grande vitesse la sectionne au-dessus du crampon, ce qui permet la repousse. Un filet est récolté en 20-25 mn. Pour cela, deux personnes travaillent en coordination, l'une coupe et ramène les plants, l'autre élimine les impuretés, algues épiphytes, algues commensales, poissons, mollusques, etc. De janvier à fin mai-début juin, on peut recommencer l'opération de 7 à 10 fois. La production annuelle d'un filet se situe en moyenne entre 70 et 100 kg de thalles

frais par an, soit pour 200 filets, qui occupent en général un hectare, un rendement de 14 à 20 t.

Les thalles doivent être impérativement placés dans des paniers maintenus à fleur d'eau par des flotteurs (souvent une simple chambre à air) de façon à ce que les algues ne soient pas compressées ou détériorées. On ne les retire de l'eau qu'à l'arrivée à terre. La production est devenue significative à partir de 1970 lorsque l'ensemencement des filets a été réalisé en bassins, c'est-à-dire lorsque le cultivateur s'est libéré des aléas de l'ensemencement naturel. Le tableau 67 permet d'observer l'évolution de la production de 1979 à 1985 (d'après Toma, 1986). Les chiffres sont obtenus en additionnant cueillette sauvage et culture. Après une baisse en 1982, la reprise s'est effectuée lentement au fur et à mesure de la réorganisation du marché. La part de la culture progresse depuis 1980 malgré une certaine démotivation des cultivateurs suite à une forte baisse des cours. Elle représentait en 1989 plus des 3/4 (4 800 t) du tonnage total (6 210 t). L'île d'Okinawa assure 90 % de ces 4 800 t (Barbaroux, 1990, *com. pers.*).

Tableau 67 – Évolution de la récolte de *C. okamurarus* de 1979 à 1985.

ANNEE	PRODUCTION
	TONNES FRAICHES
1979	2 870
1980	4 780
1981	6 771
1982	4 877
1983	4 966
1984	5 559
1985	6 096

ÉTAT DU MARCHÉ

Déposée à l'usine de conditionnement, la récolte est à nouveau rincée, nettoyée des corps étrangers et triée. On la saupoudre de sels à raison de 20 à 25 % de son poids et on la brasse soigneusement avant de la stocker 10 à 15 jours dans de grands bacs de 15 à 20 m³. Elle perd ainsi par osmose 80 % de son eau. Une fois égouttés, les thalles sont emballés dans des containers et expédiés vers les lieux de consommation. Ils constituent le légume que le cuisinier accommode ou forment la trame de gelées sucrées. Réduits en poudre, on les retrouve dans de nombreuses préparations comme des pâtes, des purées ou des soupes.

On note une baisse importante des prix depuis 1985, résultat d'une surproduction à certaines périodes de l'année alors qu'il y a insuffisance à d'autres moments. Les problèmes proviennent surtout de l'organisation du marché et d'une absence de promotion, difficultés que l'association des coopératives nouvellement créée s'efforce de surmonter. La production pourrait alors atteindre 15 000 t.

CINQUIÈME PARTIE

PATHOLOGIES
DES ALGUES
MACROSCOPIQUES
CULTIVÉES

Cette partie passe en revue les facteurs biotiques et abiotiques susceptibles de contrarier les phyocultures réalisées pour l'extraction de polysaccharides ou pour la consommation humaine. Dans un environnement naturellement diversifié, les différentes espèces se développent en équilibre et ne présentent que peu de troubles.

Dans une culture unalgale, l'homme impose des densités et des taux de croissance qui créent des déséquilibres. Des microorganismes pathogènes ont la possibilité de rencontrer de très nombreux individus affaiblis sur, ou dans, lesquels ils sont susceptibles de proliférer en provoquant de profondes altérations (Tseng, 1981). Des composés naturels présents dans les sédiments ou rejetés par l'homme peuvent avoir des effets semblables. Enfin, il arrive que des espèces épiphytes, végétales ou animales, se fixent sur les algues et modifient leur qualité. Nous les considérons atteintes d'une affection.

Une approche bibliographique antérieure (Campello, 1989), relative à l'ensemble des productions aquacoles mondiales, fait mention des rapports qui lient les algues microscopiques et macroscopiques à leur environnement bactérien.

PATHOLOGIES DES ALGINOPHYTES

Les alginophytes cultivées sont les Phéophycées *Laminaria japonica* Aresch., *L. digitata* (Huds.) Lamouroux et *Macrocystis* sp.

MACROCYSTIS SP.

Ces algues géantes peuvent subir une attaque bactérienne et être épiphytées.

BACTÉRIOSE

Lésions noires

De petites lésions noires se manifestent au printemps et en été et confluent jusqu'à provoquer la flétrissure des extrémités des lames (Andrews, 1976). Les parties les plus sensibles sont les frondes mûres. Apparemment, l'infection débute sur des blessures. Elle peut progresser vers les stipes ; la croissance est alors arrêtée. Les parties atteintes deviennent molles et noires. Éventuellement, elles s'exfolient. Cette maladie parvient à diminuer de 90 % la production californienne (Brandt, 1923). L'agent responsable n'a pu être ni décrit, ni classifié. Il se multiplie vigoureusement à 18-20 °C. Il est aérobic. Ses propriétés physiologiques expliquent l'extension de cette bactériose pendant la saison chaude sur les frondes âgées qui flottent. Les symptômes n'apparaissent jamais sous la thermocline, où l'eau est plus fraîche. Cette maladie n'a pas pu être provoquée expérimentalement. Les cueillettes périodiques, sous la surface de l'eau, permettent aux algues de rester dans un état de santé compatible avec les impératifs économiques. Pendant la saison hivernale, *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh exsude une, ou des, substances qui inhibent la croissance bactérienne à la surface de l'algue et dans l'eau environnante (Scotten, 1971). Les dénombrements sont alors plus faibles. Le pouvoir antibiotique est en effet élevé : l'exsudat produit par 20 mg de lame, mis en suspension dans 100 ml d'eau de mer, inhibe le développement de 94 % des bactéries associées.

ÉPIPHYTIES

Des épiphytes animaux vivent sur les *Macrocystis*.

Invertébrés immobiles

Le plus visible est le bryzoaire encroûtant *Membranipora* sp. Quand les algues sont jeunes, l'infestation est habituellement faible. Les frondes deviennent fortement incrustées après leur maturation. L'épiphytie est plus importante, d'une part au-dessus de la thermocline, d'autre part à la lisière des peuplements. Ce phénomène limite l'intensité lumineuse et inhibe la photosynthèse. Les *Membranipora* présents sur les stipes, les lames et les pneumatocystes parviennent parfois à former une masse si lourde que les frondes s'enfoncent, ce qui empêche la croissance des lames sous-jacentes (Wing et Clendenning, 1971). Cette pellicule calcaire diminue la valeur marchande de l'algino-phyte.

Invertébrés mobiles

Dans les conditions naturelles, l'amphipode *Ampithoe humeralis* perfore les lames des *Macrocystis* (Wing et Clendenning, 1971). Des foraminifères sont rencontrés à l'intérieur de cavités, taillées exactement à leurs dimensions, dans les folioles, au niveau du dais, comme sur toute la longueur de l'algue, en hiver comme en été (Wing et Clendenning, 1971). Ces perforations fragilisent les lames qui se déchirent et partent à la dérive, ce qui diminue la biomasse.

ENDOPHYTIES

Des filaments de *Streblonema* sp. provoquent expérimentalement des galles sur les sporophytes de *Macrocystis integrifolia* Bory (Apt, 1988 a et b). Si elles se développaient dans les conditions fixées pour la culture des *Macrocystis*, elles compromettraient la qualité du produit exploité. Peters (1991) décrit une nouvelle espèce d'algue brune, *Streblonema macrocystis*, endophyte de *Macrocystis pyrifera*. Elle présente une alternance de générations dans différentes parties du même hôte. Le sporophyte se trouve dans les frondes reproductrices, tandis que le gamétophyte colonise la partie basale du stipe et les crampons qui persistent pendant l'hiver.

En 1958, Tokida a publié une revue relative aux galles qui se forment sur les algues.

LAMINARIA SP.

Des bactéries, des champignons, des épiphytes, des endophytes, des parasites et des substances chimiques sont susceptibles de compromettre la culture des *Laminaria*.

BACTÉRIOSES

Elles sont au nombre de cinq. Les bactéries pathogènes présentes en été dans les écloséries sont facilement isolées de l'eau de mer côtière. Il est donc nécessaire de surveiller leur abondance dans le système d'adduction d'eau. Cette microflore est tributaire de la qualité et de la quantité des nutriments disponibles. Elle varie en fonction du cycle des marées, avec un minimum à marée haute. Selon Ding *et al.* (1990), le point de pompage doit être choisi avec un soin d'autant plus grand que la microflore hétérotrophe a tendance à se multiplier dans les réservoirs de stockage. Pour la réduire, les auteurs recommandent la filtration sur sable, le nettoyage périodique de la couche filtrante et l'élimination des débris végétaux.

Malformations

Wu *et al.* (1983) prouvent expérimentalement que la rouille des canalisations et l'hydrogène sulfuré dissous dans l'eau de mer des stations chargées de la production des jeunes plants sont à l'origine des malformations des plantules de *Laminaria*. Les gamétophytes ont une croissance ralentie tandis que les chloroplastes dégénèrent. Les œufs se contractent dans l'oocyste et ne sont pas expulsés. Le rôle tenu par les bactéries productrices d'hydrogène sulfuré est confirmé par le fait que l'addition d'antibiotiques diminue le pourcentage d'individus malades. Les lames nécrosées, l'eau des bassins de culture et la boue marine au voisinage de la station sont porteuses de cultures mixtes de bactéries réductrices des sulfates et de bactéries saprophytes productrices d'hydrogène sulfuré, parmi lesquelles *Micrococcus* sp. Elles se multiplient rapidement à 10-12 °C en produisant de grandes quantités d'hydrogène sulfuré. Les symptômes typiques sont induits par des concentrations extrêmement faibles. La dose létale pour 32 % des gamétophytes est de 4 ml l⁻¹. Une concentration aussi faible que 0,005 ml l⁻¹ peut provoquer la contraction des œufs. La moitié de la dose toxique pour l'oocyste est approximativement de 0,018 ml l⁻¹. La formation de l'oocyste et celle du jeune gamétophyte sont les stades les plus sensibles.

Pourriture estivale

Selon les mêmes auteurs, les jeunes plants peuvent se détacher des supports de culture et se désagréger sous l'action d'un *Pseudomonas* alginolytique. Expérimentalement, le contact d'une suspension de 10⁸ cellules.ml⁻¹ provoque la perte des plantules. L'enzyme extraite aboutit aux mêmes effets. Le nitrate de sodium a une action

inhibitrice certaine sur ces bactéries. L'emploi de l'urée, comme source azotée, pour la culture des jeunes plantules est recommandé (Wu *et al.*, 1983).

Enroulement

Au cours de leur développement en mer, les frondes de *Laminaria* peuvent s'enrouler. Un organisme semblable à un mycoplasme est mis en évidence par microscopie électronique dans les coupes de tissus atteints. Il se manifeste en fonction de la température de l'eau. A 3 °C, la maladie est importante, mais à 10 °C les plants infectés commencent à se rétablir. Les cultures les moins immergées sont les moins atteintes (Wu *et al.*, 1983).

Alginolyse

Les phénomènes d'alginolyse sont souvent la cause des pertes de nombreux plants qui partent à la dérive. En 1959, les lames de *Laminaria japonica* var. *ochotensis* Okamura en culture forcée à l'île de Hokkaido (Japon) ont présenté, une multitude de petites perforations rapidement confluentes. Dans la phase terminale de l'évolution, la fronde se désagrège, ce qui entraîne une perte économique. Le vibron responsable a été isolé par Ando et Inoue en 1961. Il possède une alginase grâce à laquelle, après une phase de multiplication, il provoquerait cette maladie épidémique dans les aires où la culture est intensive. Des sporophytes en fin de croissance peuvent se détacher de leurs supports de culture. Selon Chen *et al.* (1984), la cause de ce phénomène réside dans la microflore alginolytique, dominante dans la microflore totale. Expérimentalement, cette infection se manifeste dès que la densité des germes alginolytiques dans l'eau de mer atteint 10^8 cellules.ml⁻¹. La phycoculture monospécifique intensive favorise l'épanouissement de cette microflore pathogène qui augmente au moment du développement des frondes (Chen *et al.*, 1986).

Taches rouges

Des *Alteromonas* sécrètent un pigment semblable à la prodigiosine, aux dépens de cellules vivantes d'autres bactéries Gram négatif. Les *Laminaria* prennent alors une coloration inhabituelle, indésirable. Il ne s'agit pas d'une maladie au sens habituel du terme puisqu'elle ne se développe pas au détriment des composés cellulaires des sporophytes des *Laminaria*, mais elle aboutit à une perte économique pour l'île de Hokkaido (Ezura *et al.*, 1988 b ; Yumoto *et al.*, 1989 a et b). Ces bactéries ont été identifiées entre mai et septembre, quand la température de l'eau de mer est supérieure à 13 °C. Elles se multiplieraient abondamment lorsque la teneur du milieu en matière organique particulaire et en flore bactérienne vivante devient élevée (Yumoto *et al.*, 1989 a). Elles ne résistent ni au chauffage à 80-90 °C qui précède le remplissage des bacs de culture, ni au dessèchement. Elles sont donc vraisemblablement amenées par les zoospores et par les plants-mères, au sommet desquels on les détecte aisément. Le lavage des géniteurs et l'élimination des parties colorées seraient des moyens utiles pour contenir l'invasion des bacs par cet agent du rougissement. Des cultures en laboratoire ont montré qu'*Alteromonas* peut lyser 43,3 % des 180

souches isolées entre juillet et décembre. Plus précisément, 66 % des *Moraxella*, 63 % des *Aeromonas*, 58 % des *Pseudomonas*, 53 % des *Vibrio* et 17 % des *Flavobacterium/Cytophaga* d'origine marine, ainsi que 17 % de ce groupe quand il est d'origine terrestre. L'enzyme responsable est aussi active vis-à-vis de bactéries à Gram positif. Ces résultats conduisent Yumoto *et al.* (1989 b) à penser que la température de l'eau de mer et la microflore hétérotrophe présente sont des facteurs importants de la survie de l'agent responsable de l'apparition des taches rouges sur les *Laminaria japonica*.

MYCOSES

Laminaria digitata peut être contaminé par deux champignons. Sur le même stipe, *Pharcidia laminaricola* Kohlmeyer peut être associé à *P. rhachiana* Kohlmeyer. Ce dernier est limité à la surface des haptères de son hôte, en association lichénoïde avec des Cyanophycées, des Chroococcales et probablement aussi des Ectocarpales. Ces deux champignons ne blessent pas leur hôte (Kohlmeyer, 1973).

Les cellules épidermiques de *L. digitata* semblent sécréter activement des substances polyphénoliques ce qui expliquerait l'apparente limitation de cette mycose aux organes reproducteurs (Davis *et al.*, 1973).

Les Laminaires, infectés par le champignon ascomycète *Phycomelaina laminariae* (Rostrup) Kohlmeyer, sont nécrosés au niveau du stipe et du crampon uniquement et les zones atteintes noircissent. La croissance du parasite est intercellulaire (Schatz *et al.*, 1979). Parfois, autour de la lésion, les tissus de l'hôte présentent une hyperplasie (Kohlmeyer, 1968, 1979). Les spermogonies et les ascocarpes se forment dans les taches noires (Schatz, 1983).

ÉPIPHYTIES

Pour se protéger de leurs épiphytes, les espèces de *Laminaria* érodent continuellement la partie distale de leurs lames, remplacée grâce à un méristème basal (Ott, 1979, 1980).

Bactéries

Sur les frondes de *Laminaria pallida* Grev., Mazure et Field (1980) ont mis en évidence le fait que les bactéries sont en quantités minimales en hiver et maximales en été à la base, mais élevées aux extrémités dont le taux d'érosion est variable en toutes saisons.

Corre *et al.* (1989 a et b) et Corre et Prieur (1990) mettent en évidence une flore bactérienne épiphyte sur du tissu frondal jeune, adulte et âgé de *Laminaria digitata*. Elle est nettement moins abondante au départ du méristème que sur les parties qui s'érodent. Au fur et à mesure de la croissance de l'algue, cette microflore se diversifie. Morphologiquement, les cocci capsulés et pédonculés et les bacilles

courts, présents en mars sur les tissus jeunes, laissent la place à des bacilles longs et à des formes filamenteuses dès juin. L'activité métabolique des formes cultivables augmente. Elle est mesurée par deux indices. L'indice moyen d'activité, basé sur le pourcentage de réponses positives aux tests pratiqués, passe de 2,05 à 7,14 entre janvier et avril. L'indice de régularité fonctionnelle, lié à la fréquence relative d'apparition de chaque caractère, varie de 0,06 à 0,57 pendant le même temps.

Les industriels doivent tenir compte de leur présence au moment de la récolte, entre mai et octobre. Cette microflore parfaitement adaptée est favorisée par la libération constante de matière organique dissoute, issue de la lyse des cellules algales érodées à l'extrémité des frondes. Elle pourrait compromettre la qualité du produit sous certaines conditions d'entreposage. Psychrophile, elle hydrolyse la laminarine ; mésophile, elle dégrade le mannitol, les protéines et l'alginate (Laycock, 1974). En culture en bacs, la proportion des bactéries marines capables de décomposer l'alginate et la laminarine augmente notablement en 40 j (Ezura *et al.*, 1988 a). Les microorganismes mis en évidence, par examens microscopiques ou par cultures, n'altèrent pas la physiologie des algues saines dans leur milieu naturel, mais ont les potentialités nécessaires pour le faire hors de l'eau, avant dessèchement, dans des conditions favorables.

Chlorophycées

Les Chlorophycées *Acrochaete viridis* (Reinke) R. Nielsen, *Blastophysa rhizopus* Reinke, *Bolbocoleon piliferum* Pringsh., *Ochlochaete hystrix* Thwaites *ex.* Harvey, *Phaeophila dendroides* (Crouan frat.) Batt. et *Pseudoclonium fucicola* (Rosenv.) R. Nielsen sont associées aux cellules superficielles de *Laminaria digitata*, *L. saccharina* (L.) Lamouroux et *L. sp.* (Nielsen et Mac Lachlan, 1986 a).

Phéophycées

L'épiphytie des algues brunes du détroit de Tsugaru, dans le sud de l'île de Hokkaido (Japon), fait l'objet de l'étude de Tanaka (1988). Bien que le nom du genre *Laminaria* ne figure pas de manière explicite dans la publication, il est possible de penser qu'il peut être épiphyté par les espèces citées des familles suivantes :

- Ectocarpaceae : *Giffordia mitchellae* (Harvey) Hamel ;
- Elachistaceae : *Elachista coccophorae* Takamatsu, *E. taeniaeformis* Yamada, *E. tenuis* Yamada, *Halothrix ambigua* Yamada, *H. lumbricalis* (Kützinger) Reinke et *H. tortuosa* Takamatsu ;
- Sphacelariaceae : *Sphacelaria furcigera* Kützinger et *S. variabilis* Sauvageau.

Autour de l'île de Man, la principale algue brune épiphyte sur *Laminaria digitata* est la Phéophycée *Ectocarpus fasciculatus* Harvey (Russell, 1988). Elle est présente sur le stipe vivace et sur la lame en continuelle régénération, avec une plus grande fréquence aux extrémités. La distribution et l'abondance des épiphytes sur les lames semblent être fortement apparentées aux caractéristiques de croissance des lames (Russell, 1983 b). La distribution discontinue des *Ectocarpus* sur les *Laminaria* est due au méristème intercalaire qui produit le tissu frondal et stupal. C'est ainsi que les

spores qui germent sur la fronde sont convoyées vers l'extrémité par le processus de croissance du thalle de l'hôte. La pérennité des *Ectocarpus* est liée à leur capacité à atteindre le stade de reproduction avant que leur support se désintègre (Russell, 1983 a). Elle est fortement aidée par la variabilité morphologique. Les filaments primaires et secondaires d'*E. fasciculatus* sur *Laminaria digitata* ont normalement moins d'importance que celui qui est en position centrale et demeure visible sur toute la longueur de la plante. Les cycles écologiques de cette épiphyte et de l'hôte peuvent être considérés comme le résultat d'une adaptation évolutive ou de la convergence d'optima saisonniers et environnementaux confirmés par l'observation. Cette forme d'association est également visible à Helgoland (Kornmann et Sahling, 1977).

Rhodophycées

Selon Goff (1983), *Laminaria sinclairii* (Harv.) Farl., Anders. et Eaton peut être épiphyté par la Rhodophycée *Erythrotrichia porphyroides* Gardn. ; *Laminaria dentigera* Kjellm. par *Porphyrella gardneri* Smith et Hollenb.

Bryozoaires

Les larves du bryzoaire *Membranipora membranacea* L. colonisent les lames de *Laminaria hyperborea* (Gunner) Foslie (Lüning, 1990).

ENDOPHYTIES

Les algues brunes endophytes font l'objet des publications de plusieurs auteurs : Setchell et Gardner (1922, 1925), Andrews (1976, 1977), Yoshida et Akiyama (1978) et Goff (1983) qui signale que *Streblonema evagatum* Setchell et Gardner pénètre profondément dans les tissus de son hôte, *Laminaria dentigera*. Les *Endophyton* et quelques *Audouinella* (*Acrochaetium*) font de même.

PARASITOSSES

Streblonema sp.

Une algue brune peut provoquer une réaction de son hôte. Les galles rencontrées sur les stipes de *Laminaria japonica* sont associées aux filaments d'une algue voisine de *Streblonema* (Andrews, 1977). Elles sont très grosses par rapport à la finesse des stipes qui les supportent. Elles sont sphériques ou allongées, plus ou moins enroulées (Apt, 1988 a et b). Des sporophytes peuvent être expérimentalement contaminés par des filaments de *Streblonema*. Des galles apparaissent. Les filaments irrégulièrement divisés produisent des sporocystes uniloculaires. Le tissu qui constitue la galle provient des cellules les plus internes de l'épiderme de la zone méristématique de l'hôte. Les cellules infectées se divisent d'une manière irrégulière et inorganisée. Cette struc-

Tableau 68 – Tableau récapitulant les pathologies des Phéophycées alginophytes cultivées.

Genres	Espèces	Affections	Agents	Auteurs
MACROCYSTIS	<i>M. pyrifera</i>	BACTÉRIOSE Lésions noires	Aérobie	Andrews, 1976; Brandt, 1923; Scotten, 1971
	<i>M. integrifolia</i> <i>M. pyrifera</i>	ENDOPHYTIES	<i>Streblonema</i> sp. <i>S. macrocystis</i>	Apt, 1988 a et b Peters, 1991; Tokida, 1958
	<i>M. sp.</i>	EPIPHYTIES	<i>Membranipora</i> sp. <i>Ampithoe humeralis</i>	Wing et Clendenning, 1971 " "
LAMINARIA	<i>L. japonica</i>	BACTÉRIOSES Malformations	<i>Micrococcus</i> sp.	Wu <i>et al.</i> , 1983 Ding <i>et al.</i> , 1990
		Pourriture estivale	<i>Pseudomonas</i> sp.	" "
		Enroulement	Mycoplasme	" "
		Alginolyse	Vibrion; microflore alginolytique	Ando et Inoue, 1961; Chen <i>et al.</i> , 1984, 1986
		Taches rouges	<i>Asteromonas</i> sp.	Ezura <i>et al.</i> , 1988 b; Yumoto <i>et al.</i> , 1989 a et b
	<i>L. digitata</i>	MYCOSES	<i>Pharcidia laminaricola</i> et <i>P. rhachiana</i>	Kohlmeyer, 1973; Davis <i>et al.</i> , 1973
	<i>Laminaria</i> sp.		<i>Phycomelaina laminariae</i>	Schatz <i>et al.</i> , 1979; Kohlmeyer 1968, 1979; Schatz, 1983
	<i>L. digitata</i> <i>L. pallida</i> <i>L. saccharina</i> <i>L. sp.</i>	EPIPHYTIES	Bactéries	Mazure et Field, 1980; Corre <i>et al.</i> , 1989 a et b; Corre et Prieur, 1990; Laycock, 1974; Ezura <i>et al.</i> , 1988 b
			Chlorophycées	Nielsen et Mac Lachlan, 1986 a
			Phéophycées	Tanaka, 1988; Russel, 1983 a et b; 1988; Kornmann et Sahling, 1977
	<i>L. sinclairii</i> et <i>L. dentigera</i>		Rhodophycées	Goff, 1983
	<i>L. hyperborea</i>		Bryozoaires	Lüning, 1990
	<i>L. dentigera</i>	ENDOPHYTIE	<i>Streblonema evagatum</i>	Setchell et Gardner, 1922, 1925; Andrews, 1976, 1977; Yoshida et Akiyama, 1978; Goff, 1983
	<i>L. japonica</i>	PARASITOSES	<i>Streblonema</i>	Andrews, 1977; Apt, 1988 a et b
<i>L. digitata</i>	<i>Ectocarpus siliculosus</i>		Dangeard, 1931	
<i>L. japonica</i>	Mollusques herbivores		Asano <i>et al.</i> , 1990	
<i>L. digitata</i>	CHIMIOSE	Hydrocarbures	Bokn, 1987	

ture est insolite parce que l'organisme qui provoque la prolifération cellulaire appartient taxonomiquement au même phylum que son hôte (Apt, 1988 a et b).

Ectocarpus siliculosus

En France, la Phéophycée *Ectocarpus (deformans) siliculosus* (Dillw.) Lynb. est considérée par Dangeard (1931) comme la cause des galles apparues sur *Laminaria digitata*. Au début de l'attaque, le parasite se décele par une tache brun-noir d'étendue variable, visible à l'œil nu à la surface des stipes ou des lames. Il détermine bientôt la formation d'excroissances dues à une prolifération cellulaire plus active dans la région attaquée. Ces galles se présentent sous forme, soit de pustules isolées, soit de tumeurs noueuses saillantes, isolées ou groupées, soit de zones boursoufflées qui déterminent assez souvent l'enroulement du stipe en spirale. Les coupes de stipes parasités montrent que les filaments du parasite ont une direction générale perpendiculaire à la surface de l'hôte et se terminent par une extrémité libre entre les cellules superficielles qu'ils désorganisent sans en dépasser le niveau. La forte pigmentation des filaments du parasite contraste avec la faible coloration des cellules du tissu intermédiaire de *L. digitata*. Sur les tumeurs âgées, des sporocystes pluriloculaires unisériés font à peine saillie au dehors.

Mollusques herbivores

Au cours d'expériences de laboratoire, Asano *et al.* (1990) remarquent que la croissance des frondes de *Laminaria japonica* augmente avec la température entre 2,5 et 10 °C, mais diminue en fonction de la densité des petits mollusques herbivores présents. Les auteurs concluent que la densité algale importante certaines années, malgré des températures particulièrement basses le long des côtes, peut être attribuée à la diminution de la fonction de nutrition de ces mollusques, connus pour se nourrir aux dépens des jeunes sporophytes.

CHIMIOSE

Compte tenu des risques de pollution par les hydrocarbures, Bokn (1987) étudie les effets d'un tel contact pendant deux ans sur la croissance et la guérison des *Laminaria digitata*.

L'exposition continue au fioul affecte la croissance longitudinale. Cet effet ne se fait sentir qu'à partir de la seconde année. Une forte concentration (130 µg l⁻¹) entraîne une inhibition plus ou moins continue. Une faible concentration (30 µg l⁻¹) aboutit à des inhibitions périodiques.

Le contact terminé, les algues montrent une guérison complète pendant la période de croissance qui suit l'arrêt de la pollution artificielle.

PATHOLOGIES DES CARRAGHENOPHYTES

Les carraghénophytes cultivées appartiennent à la classe des Rhodophycées. Ce sont les espèces *Chondrus crispus* Stackhouse, *Eucheuma cottonii* (Weber) Van Bosse, *E. spinosum* Burnam, et *E. striatum* Schmidtz.

EUCHEUMA SP.

Ces algues sont susceptibles d'être attaquées par des bactéries, des champignons, des épiphytes, des endophytes, et de subir des malformations à étiologie mal définie.

BACTÉRIOSES

Deux maladies à étiologie bactérienne sont identifiées.

Hydrolyse

L'hydrolyse des carraghénanes de *E. cottonii* résulte de l'action des carraghénases produites par plusieurs *Pseudomonas* marins (Weigl et Yaphe, 1966 ; Bellion *et al.*, 1982). L'activité enzymatique de *P. carrageenovora* atteint son maximum à la fin de la phase logarithmique de croissance. La iota carraghénase dégrade 75 % du iota carraghénane de *E. spinosum* et 10 % du kappa carraghénane de *E. cottonii*. La kappa carraghénase hydrolyse 80 % du kappa carraghénane et 23 % du iota carraghénane (Bellion *et al.*, 1982). Certaines bactéries ne synthétisent qu'une hydrolase, d'autres les deux. Dans le milieu naturel, les enzymes qui coupent les liaisons β 1 \rightarrow 4 dominent. Huit sont isolées. Aucune activité hydrolasique α 1 \rightarrow 3 n'est détectée. Si les travaux de Bellion *et al.* (1982) ne révèlent pas directement un désordre physiologique, ils mettent en évidence l'existence d'enzymes extracellulaires capables de dégrader les polysaccharides constitutifs de la paroi cellulaire des Rhodophycées et sécrétées par des bactéries marines présentes sur leurs lieux de culture.

Perforations

Des cavités traversent le cortex et atteignent les régions médullaires sous-jacentes. Si des bactéries peuvent être isolées et le postulat de Koch vérifié, ces perforations débutent toujours par une blessure mécanique du cortex. Elles fragilisent le thalle qui se brise sous l'effet de la houle avec, pour corollaire, une perte économique. Cette atteinte ne s'étend en général pas (Doty, 1987). Parfois, les perforations se couvrent de tissu cortical régénéré de même nature et de même couleur que le cortex initial.

MYCOSE

Aux îles Carolines, les cultures monospécifiques de *E. striatum* sont parfois infectées ; elles deviennent alors blanchâtres et perdent leur rigidité. Cette affection est causée par un champignon identifié à *Penicillium waksmanii* Zaleski (Dewey *et al.*, 1983). C'est la première fois qu'un *Penicillium* parasite est signalé sur une algue marine. Son potentiel de dégradation du carraghénane est à l'étude. Aucun des champignons connus, parasites des Rhodophycées, n'est pathogène pour les *Eucheuma*.

ÉPIPHYTIES

Aux Antilles, *Eucheuma isiforme* (C. Agardh) J. Agardh supporte des thalles de Chlorophycées telles que *Acrochaete marchantiae* (Setchell et Gardner) Nielsen et Mac Lachlan, *A. leptochaete* (Huber) Nielsen et *Blastophysa rhizopus* (Nielsen et Mac Lachlan, 1986 b).

Sous l'influence de changements mal tolérés de l'agitation de l'eau, de la salinité ou de la teneur en éléments minéraux tels qu'ils apparaissent au rythme des saisons ou par hasard, les thalles d'*Eucheuma* peuvent se couvrir d'épiphytes avant de perdre leur pigmentation et de pourrir. Cet inconvénient peut être compensé par un déplacement des supports de culture (Doty, 1987).

ENDOPHYTIES

Les Chlorophycées *A. leptochaete* et *B. rhizopus* sont aussi endophytes des thalles de *E. isiforme* dans lesquels une autre Chlorophycée, *Phaeophila dendroides*, est signalée par Nielsen et Mac Lachlan (1986 b).

MALFORMATIONS

Des zones dépigmentées (translucides) apparaissent çà et là sur les thalles d'*Eucheuma spinosum* et d'*E. striatum*, cultivées aux Philippines et en Indonésie. Elles entraînent la désagrégation de l'algue. Le nom, « ice-ice », donné à cette maladie est dû à son aspect. Uyenco *et al.* (1981) ont isolé des *Pseudomonas*, des *Flavobacterium*, des *Vibrio*, des *Xanthomonas* et des *Achromobacter* à diverses périodes de l'année. Aucune de ces bactéries n'est directement liée à la maladie. De mai à septembre, période de croissance, l'apparition du « ice-ice » est faible, probablement en raison de l'activité inhibitrice due à une croissance active. Cette maladie serait liée à des facteurs physiologiques et environnementaux ou un moyen pour l'algue de se disséminer végétativement lorsque les conditions deviennent insupportables.

CHONDRUS CRISPUS

Cette Rhodophycée est l'objet d'attaques par des bactéries et des champignons ; elle a à supporter des épiphytes végétaux et animaux. Elle abrite également des endophytes. Harvey et Mac Lachlan (1973) ont présenté une bibliographie exhaustive relative aux bactéries, champignons, plantes et animaux qui apparaissent sur cette algue.

BACTÉRIOSE

En 1930, Cantacuzène décrit des galles d'origine bactérienne. Elles apparaissent sur la base, le stipe et la lame des thalles infectés. Leur taille varie en fonction de leur ancienneté et de leur position. Les plus grandes se trouvent sur les portions de plus âgées de l'hôte. Elles donnent naissance à des métastases. Les tissus médullaires concernés sont hyperplasiques. Des bactéries ont été isolées des tumeurs primaires et secondaires. Des galles expérimentales ont été obtenues par inoculation d'algues saines avec des bactéries issues de cultures ou de galles broyées. L'auteur conclut à l'existence d'un agent pathogène, basée sur l'association de ce dernier avec les galles, sur son action dommageable pour l'hôte, sur son affinité pour des tissus spécifiques et sur la réaction qu'il provoque après infection expérimentale.

MYCOSE

En 1973, au Nouveau-Brunswick, les régions apicales des frondes de *C. crispus*, cultivés en bacs, sont devenues moribondes (Shacklock *et al.*, 1974). En Nouvelle-Ecosse, dans les cultures mises en place en 1980, les épidémies débutent fin août ou début septembre. Les zones méristématiques sont infectées, perdent leur couleur et meurent, laissant en place des frondes « décapitées ». La croissance est arrêtée pen-

dant plusieurs semaines, le temps que de nouveaux apex régénèrent. L'agent causal est le champignon oomycète *Petersenia pollagaster* (Petersen) Sparrow. Grâce à ses zoospores, il s'installe dans les extrémités apicales quand la température de l'eau est supérieure à 10 °C (Molina, 1986). Il se signale par de très petites lésions blanchâtres au voisinage de la zone de croissance du thalle. Après environ deux semaines, les lésions deviennent abondantes ; la zone distale du thalle blanchit et s'érode. L'examen microscopique révèle l'infection fongique en contact étroit avec l'hôte, dans un but probablement alimentaire. Le développement de *P. pollagaster* est différent de celui de *Pythium* (Kazama et Fuller, 1970 ; Molina, 1986). Une température inférieure à 15 °C retarde fortement l'extension de ce mal. En dessous de 10 °C, l'épidémie est arrêtée (Craigie, 1984).

ÉPIPHYTIES

Flores épiphytes

Chopin (1986) dresse une liste des algues brunes, vertes et rouges qui épiphytent *C. crispus*. Un petit nombre d'entre elles peut être nuisible pour les cultures en bacs. Quand la température de l'eau est basse, en hiver et au début du printemps, des diatomées benthiques et filamenteuses dominent. Au fur et à mesure que l'ensoleillement augmente et que la température de l'eau s'élève, elles sont remplacées par des algues brunes filamenteuses, principalement des *Ectocarpus* spp. Au delà de 15 °C environ, les algues brunes croissent difficilement et deviennent des épiphytes peu encombrants. Il en va autrement des algues vertes, *Ulva* sp., qui se développent rapidement au printemps et au cours des premiers mois de l'été. *Ulva lactuca* L. est un compétiteur puissant de *C. crispus* entre 5 et 20 °C. Mais, avec un faible ensoleillement et une température peu élevée, la culture prime sur l'épiphytie (Enright, 1979). La Chlorophycée *Enteromorpha* sp. est aussi épiphyte des cultures de *C. crispus* (Shacklock *et al.*, 1973 ; Morrison, 1974), favorisée par les températures comprises entre 15 et 20 °C. Comme *Ulva*, elle sporule fréquemment. Les frondes, longues et étroites, empêchent l'agitation nécessaire des cultures qui se développent mal et deviennent sujettes aux maladies (Craigie et Shacklock, 1989). Une autre Chlorophycée, *Acrochaete viridis*, est épiphyte ou endophyte parmi les *C. crispus* au Canada (Nielsen et Mac Lachlan, 1986 a). D'autres algues vertes, *Chaetomorpha* sp. et *Cladophora* sp., sont parfois observées dans les cultures de *C. crispus*, mais sont rarement assez abondantes pour être gênantes (Craigie et Shacklock, 1989). Des algues rouges telles que *Ceramium* sp., *Cystoclonium purpureum* (Hudson) Batters et *Porphyra* sp. sont des épiphytes temporaires, peu dangereux. Il n'en est pas de même pour la phase *Trailliella intricata*, génération alternant avec *Bonnemaisonia hamifera* Hariot, qui peut coloniser les bacs (Ryther *et al.*, 1979). Dès que la densité de la flore épiphyte avoisine les 10 % de la biomasse totale, la qualité commerciale de *Chondrus* est compromise (Craigie et Shacklock, 1989).

Faunes épiphytes

Il arrive que plusieurs espèces animales pénètrent dans les bacs de culture de *C. crispus* par les systèmes d'adduction d'eau, sous forme d'œufs, de larves, de jeunes ou d'adultes. Une fois enfermées, elles peuvent acquérir leur maturité, se reproduire et les individus devenir nombreux assez rapidement. Ces observations concernent, en particulier, les crustacés amphipodes *Gammarus oceanicus* Segerstrale et isopodes *Idotea baltica* Pallas ainsi que les mollusques *Lacuna vincta* Montagu (Craigie et Shacklock, 1989). Ils causent des dommages en broutant. *I. baltica*, *G. oceanicus* et *L. vincta* ingèrent respectivement 20, 5 et 4 % de leur poids par jour (Shacklock et Croft, 1981). La perte de biomasse occasionnée n'est pas seulement immédiate, car elle ne se limite pas aux parties végétatives ; elle doit être extrapolée dans le futur, du fait que les parties apicales fertiles sont aussi atteintes. D'autre part, les mollusques râpent les couches épidermiques des frondes ; ils exposent ainsi les tissus internes à un dépérissement certain et précoce. En grand nombre, ces brouteurs peuvent réduire la culture d'hiver en pièces s'il n'y a pas de surveillance. Par contre, en petit nombre, ils peuvent débarrasser *C. crispus* de sa flore épiphyte, *Enteromorpha* sp. et *Ectocarpus* sp. (Shacklock et Doyle, 1983). *Gammarus lawrencianus* Bousfield ne broute pas les *C. crispus*, mais seulement ses épiphytes végétaux, *Enteromorpha*, *Ectocarpus* et *Ulva* (Shacklock et Doyle, 1983).

ENDOPHYTIES

C. crispus peut être endophyté par des algues brunes et des algues vertes (Nielsen et McLachlan, 1986 a ; Correa *et al.*, 1987, 1988). Cette endophytie est commune sur les côtes Est et Ouest de l'Atlantique Nord, touchant plus de 80 % des frondes, surtout dans leurs parties médianes. La maladie frappe les frondes situées à mi-marée et celles qui ne sont jamais découvertes, qu'elles soient gamétophytes ou tétrasporophytes. Les algues endophytes isolées sont identifiées à *Phaeophila dendroides*, *Acrochaete heteroclada* Correa et Nielsen et *A. operculata* Correa et Nielsen (Chlorophycées) et à *Streblonema* sp. (Phéophycées). Les Chlorophycées pénètrent dans leur hôte à tous les stades du développement de celui-ci, depuis la zoospore fixée jusqu'à la partie apicale de la lame en forte croissance. Une même fronde peut héberger plusieurs espèces endophytes. Les voies d'entrée peuvent être constituées par des blessures, des sporocystes ouverts et des cellules du tissu cortical dont la cuticule est rompue par la croissance. Dans certains cas, les endophytes n'induisent que peu de perturbations chez l'hôte. Dans d'autres cas, ils remplacent complètement son tissu cortical. Dans certaines conditions, leurs filaments peuvent ressortir à la surface de l'hôte et s'y étaler. En présence de petits gastéropodes, ils sont broutés. Le broutage ouvre certes de nouvelles voies à l'envahissement. Mais en l'absence de brouteurs, les endophytes deviennent excessivement abondants et supplantent leurs hôtes. L'infection expérimentale permet de déterminer la variation phénotypique des Chlorophycées endophytes. *Acrochaete heteroclada* passe d'abord par un stade épiphyte, pas

toujours visible du fait du broutage. Secondairement, elle émet des filaments à l'intérieur du cortex de l'hôte. Les cellules-mères des sporocystes de *A. operculata* peuvent être confondues avec les filaments émis par l'hôte. L'endophytie de *Phaeophila dendroides* est étroitement liée à la température. A 15 et à 24 °C, elle est épiphyte. A 20 °C, elle s'introduit dans les tissus des *C. crispus*. Pour ces trois Chlorophycées endophytes, les filaments végétatifs ne se comportent pas en épiphytes et ils ne pénètrent pas dans l'hôte au cours d'essais de contamination *in vitro*. L'association physique ne s'établit que par les zoospores, quand celles-ci se déposent et germent en n'importe quel point de la surface de l'hôte. La cuticule de *C. crispus* n'est pas une barrière efficace.

MALFORMATION

Des galles induites par des nématodes (Barton, 1901, cité par Apt, 1988) se rencontrent sur *C. crispus*. La description du phénomène ne permet pas de savoir s'il y a hyperplasie et modification de la structure interne de l'hôte.

ÉTIOLOGIE INCONNUE

Les frondes matures des *C. crispus* peuvent être affectées par une maladie dont l'agent, bactérie ou champignon, n'est pas identifié. Des cellules meurent au hasard en formant de petites taches verdâtres. Elles peuvent atteindre 3 mm de diamètre avant que le tissu disparaisse, faisant apparaître des perforations caractéristiques qui, quand elles sont suffisamment nombreuses, compromettent la structure de la fronde ; celle-ci se morcelle en petits fragments qui passent à travers les filtres des bassins de culture, d'où des pertes significatives de biomasse (Craigie et Shacklock, 1989).

Tableau 69 – Tableau récapitulatif des pathologies des Rhodophycées carraghénophytes cultivées.

Genres	Espèces	Affections	Agents	Auteurs
EUCHEUMA	<i>E. cottonii</i>	BACTÉRIOSES	<i>Pseudomonas</i> sp.	Weigl et Yaphe, 1966;
	<i>E. spinosum</i>	Hydrolyse		Bellion <i>et al.</i> , 1982
		Perforations		Doty, 1987
	<i>E. striatum</i>	MYCOSE	<i>Penicillium waksmanii</i>	Dewey <i>et al.</i> , 1983
	<i>E. isiforme</i>	EPIPHYTIE	Chlorophycées	Nielsen et Mac Lachlan, 1986 b;
				Doty, 1987
	<i>E. isiforme</i>	ENDOPHYTIES	Chlorophycées	Nielsen et Mac Lachlan, 1986 b
	<i>E. spinosum</i> <i>E. striatum</i>	MALFORMATIONS	<i>Pseudomonas</i> , <i>Flavobacterium</i> , <i>Vibrio</i> , <i>Xanthomonas</i> , <i>Achromobacter</i>	Uyenco <i>et al.</i> , 1981
CHONDRUS	<i>C. crispus</i>	BACTÉRIOSE		Cantacuzène, 1930
		MYCOSE	<i>Petersenia pollagaster</i>	Shacklock <i>et al.</i> , 1974; Kazama, et Fuller, 1970; Craigie, 1984; Molina, 1986
		EPIPHYTIES Flores	Diatomées, <i>Ectocarpus</i> , <i>Ulva</i> , <i>Enteromorpha</i> <i>Acrochaete viridis</i> <i>Chaetomorpha</i> <i>Cladophora</i>	Chopin, 1986; Enright, 1979; Shacklock <i>et al.</i> , 1973; Morrison, 1974; Nielsen et Mac Lachlan, 1986 a Craigie et Shacklock, 1989 " " " " " " Ryther <i>et al.</i> , 1979
		Faunes	<i>Ceramium</i> <i>Cystoclonium</i> <i>Porphyra</i> <i>Trailiella</i> <i>Gammarus oceanicus</i> , <i>Idotea ballica</i> , <i>Lacuna vineta</i>	Craigie et Shacklock, 1989 Shacklock et Croft, 1981 Shacklock et Doyle, 1983
		ENDOPHYTIES	<i>Phaeophila dendroides</i> , <i>Acrochaete heteroclada</i> , <i>A. operculata</i> , <i>Streblonema</i> sp.	Nielsen et Mac Lachlan, 1986 a Correa <i>et al.</i> , 1987 et 1988
		MALFORMATION	Némarodes	Apt, 1988
		ETIOLOGIE INCONNUE		Craigie et Shacklock, 1989

PATHOLOGIES DES AGAROPHYTES

Les algues, d'où l'agar peut être extrait, appartiennent à la classe des Rhodophycées, notamment aux genres *Gelidium* et *Gracilaria*.

GRACILARIA SP.

Gracilaria sp. est sujet aux attaques virales et à l'épiphytie. Il peut être parasité.

VIROSE

Un cas de galle, probablement causé par un virus, est signalé par Apt (1984) sur *Gracilaria epihippisor* Hoyle. La particule est présente dans le cytoplasme, mais son rôle dans les croissances anormales n'est pas mis en évidence. Les cellules des zones de croissance semblent avoir perdu leurs capacités de différenciation. Elles se divisent au hasard pour former des agrégats semblables à des calcs. Cette masse, une fois excisée, continue à proliférer en un tissu indifférencié qui a une ultrastructure et des parois cellulaires de composition particulière (Apt, 1988 b).

ÉPIPHYTIES

Flores épiphytes

Algues microphytes – Des algues planctoniques peuvent se fixer sur *Gracilaria*. Dans la baie de Coquimbo (Sud du Chili), les champs de culture de cette algue sont envahis par des compétiteurs de ce type. De nombreuses espèces de diatomées ont été recensées sur les frondes (Kim, 1970).

Algues macrophytes – Suivant le lieu de la culture, les *Gracilaria* sont épiphytés par des espèces d'algues macrophytes qui appartiennent à des classes différentes : Rhodophycées, Phéophycées et Cyanophycées. L'épiphytie de *Gracilaria compressa* Greville dans le sud-ouest de Porto Rico a été suivie pendant un an (Ballantine, 1979). Les

épiphytes augmentent en nombre des parties les plus jeunes vers les parties les plus âgées. Ils appartiennent à trois classes.

– Les Rhodophycées (même classe que l'hôte) :

Acrochaetium sp., *Polysiphonia havanensis* Montagne, *P. ferulacea* Suhr, *Griffithsia globulifera* Harvey, *Crouania attenuata* (Bonnemaison) J. Agardh, *Fosliella farinosa* (Lamouroux) Howe, *Callithamnion byssoides* Arnott, *Ceramium byssoideum* Harvey, *C. fastigiatum* f. *flaccida* H.E. Petersen, *Heterosiphonia wurdemanni* (Bayley ex Harvey) Falkenberg, *Herposiphonia tenella* (C. Agardh) Naegeli et *H. secunda* (C. Agardh) Ambronn ;

– Les Phéophycées :

Giffordia sp. et *Dictyota* sp.

– Une Cyanophycée :

Microcoleus lyngbyaceus (Kützing) Crouan.

Dans les conditions les plus difficiles, les Rhodophycées : *Ceramium byssoideum*, *Polysiphonia havanensis*, *Callithamnion byssoides* et la Cyanophycée *Microcoleus lyngbyaceus* parviennent à se fixer. Avec l'âge de la plante-hôte, les composants de la flore épiphyte augmentent. Une espèce peut en remplacer une autre. Si les premières implantées deviennent moins importantes, en terme d'abondance relative, d'autres arrivent à dominer sur les parties les plus âgées. A Taïwan, la culture intensive de *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss, *G. gigas* Harvey et *G. lichenoides* (L.) Harvey s'effectue dans des bassins de moins de 1 m de profondeur dans une eau dont la salinité est comprise entre 5 et 50 ‰. Chiang (1984) observe que les agarophytes y sont épiphytées par *Enteromorpha* et *Chaetomorpha* (Chlorophycées), ainsi que par *Ectocarpus* (Phéophycées). En Nouvelle-Ecosse (Canada), *Gracilaria tikvahiae* Mac Lachlan, supporte les filaments irrégulièrement ramifiés de la Chlorophycée *Acrochaete leptochaete* (Nielsen et Mac Lachlan, 1986 a). En Suède, la culture forcée de *Gracilaria secundata* Harvey dans des cylindres en plexiglass entraîne celle d'épiphytes tels que la Rhodophycée *Ceramium rubrum* (Hudson) C. Agardh et la Phéophycée *Ectocarpus siliculosus* (Lignell et al., 1987).

La biomasse récoltable de *Gracilaria* varie beaucoup au cours des saisons. Il en va de même pour l'algue brune *Giffordia* sp. qui en est épiphyte. Kuschel et Buschmann (1991) dressent un tableau quantitatif des principales algues épiphytes dans un système de culture ouvert, soumis aux marées, dans le Sud du Chili et présentent les effets de l'épiphytie sur la production. Au printemps *Giffordia* sp. peut représenter 300 % de la biomasse de *Gracilaria*. Durant l'été, les céramiales dominent, mais sont significativement moins abondantes que les *Giffordia*. Les pieds de *Gracilaria* de la zone sublittorale sont plus sensibles que ceux de la zone médiolittorale. Dans certains cas, la technique d'ensemencement utilisée peut favoriser la fixation des *Giffordia*.

Au cours de cultures expérimentales de *Gracilaria conferta* (Schousboe) J. et G. Feldmann, Friedlander et Ben-Amotz (1991) font varier la qualité de l'eau de mer, de la lumière et de la source azotée. La biomasse épiphyte est constituée par les Chlorophycées *Ulva lactuca* L., *Enteromorpha compressa* (L.) Grév., *Cladophora pellucida* (Huds.) Kütz. et *Ectocarpus fasciculatus* Harvey. Elle diminue en eau recyclée, probablement par manque de CO₂, et quand la quantité de nitrate est trop faible.

Elle augmente sous l'effet de la lumière ultra-violette. Friedlander *et al.* (1991) arrivent à inhiber presque complètement la croissance de ces épiphytes dans des conditions de luminosité et de teneur en ammoniacque bien définies :

I = 0,05-0,25-0,40 ; NH₄ = 2mM et I = 0,05 ; NH₄ = 0,5mM.

Faunes épiphytes

Faune sessile – Dans la baie de Coquimbo (Sud du Chili), les champs de *Gracilaria* sont couverts de bryozoaires qui causent des dégâts considérables au développement des thalles (Kim, 1970).

Faune mobile – Les champs naturels de *Gracilaria verrucosa* sur les côtes méridionales du Chili renferment une épifaune composée principalement de trois espèces : *Gaimardia bahamondi*, *Chloromytilus chorus* et *Semimytilus algosus*. Ces mollusques bivalves exercent une influence sur la quantité d'agar et sur la force du gel en fonction de la saison. La teneur en agar varie entre 7,7 % au printemps et 21,3 % en automne. La force du gel de celui-ci est comprise entre 134 et 1 200 g cm⁻². En toutes saisons, les algues qui ont une épiphytie supérieure à 30 % du poids total fournissent de plus grandes quantités d'agar dont la force du gel est plus forte que celles qui ont une épiphytie moindre. Ce contact permet d'améliorer la production en conditions contrôlées. Des expériences de laboratoire mettent en évidence le fait que les algues placées dans un bac de culture en présence de ces mollusques, sans être en contact avec eux, sont le siège d'une croissance plus forte que celle des algues cultivées sans ces animaux. Elles donnent en outre un agar plus gélifiant. Cette force serait due à un effet des substances nutritives, en particulier de l'ammoniacque, produit d'excrétion de la faune, rapidement absorbée par la flore. En effet, plus la concentration interne en azote des algues est élevée, plus fort est le gel (Craigie *et al.*, 1984 ; Cancino *et al.*, 1987).

PARASITOSES

Quand *Gracilaria verrucosa* subit la présence de *Holmsella pachyderma* (Reinsch) Sturch (Rhodophycées), Evans *et al.* (1981) mettent en évidence un transfert non négligeable de glucides de l'hôte vers son parasite par une technique de marquage au ¹⁴C.

La Rhodophycée *Gracilariophila gardneri* Setch. parvient à parasiter *Gracilaria textorii* (Sur.) J. Agardh, tandis que *Gracilariophila oryzoides* Setch. et Wils. infecte *Gracilaria sjoestedtii* (Kylin) Dawson et *G. andersonii* (Grun.) Kyl. (Goff, 1983). Selon Nielsen et McLachlan (1986 b) des espèces de *Gracilaria* sont parasitées par des Chlorophycées dans les Antilles : *G. blodgettii* Harvey et *G. crassissima* par *Acrochaete leptochaete* ; *G. blodgettii*, *G. cervicornis* Turner J. Agardh, *G. crassissima*, *G. debilis* (Forsskal) Borgesen et *G. sp.* par *Blastophysa rhizopus* et *G. cervicornis*, *G. crassissima*, *G. debilis* et *G. sp.* par *Phaeophila dendroides*.

GELIDIUM

Épiphyties et parasitoses causent des troubles à leur culture.

ÉPIPHYTIES

Flore épiphyte

L'espèce *Gelidium amansii* Lamouroux est cultivée le long de cordages suspendus à des radeaux le long de la côte de Shandong (Chine). Des espèces algales non désirées envahissent ses ramifications et s'enroulent dans les supports. Au fur et à mesure de leur croissance, elles entravent de plus en plus la culture de l'agarophyte (Li *et al.*, 1987). Sur la côte Nord de l'Espagne, *G. latifolium* (Greville) Thuret et Bornet arrive à supporter 45 espèces d'algues épiphytes réparties en Chlorophycées, *Ulva* sp. et *Enteromorpha* sp., Phéophycées *Sphacelaria fusca* (Hudson) C. Agardh et *Elachista flaccida* (Dillwynn) Aresch. et Rhodophycées de petite taille, *Pterosiphonia* sp. ou de grande taille comme *Calliblepharis jubata* Kützing et *Plocamium cartilagineum* (L.) Dixon (Arrontes, 1990). D'une manière générale, les espèces filamenteuses occupent les parties apicales qui sont les zones de croissance, tandis que les espèces plus grandes recouvrent les stipes et les crampons. La couverture épiphyte avoisine les 100 % en été, tandis qu'elle est presque nulle en hiver. Les pics d'abondance de la biomasse sont dus à l'abondance des *C. jubata*. Ils peuvent atteindre 400 g kg⁻¹ d'hôte en mars et en juillet.

Faune épiphyte

Suivant que le littoral est abrité ou non, la méiofaune de *G. pristoides* (Turner) Kützing est différente (Beckley, 1982 ; Gibbons, 1988). Les thalles des rivages calmes renferment préférentiellement des petits copépodes, leurs larves et des ostracodes. Ceux des rivages exposés abritent des amphipodes et des bivalves. Communément, plusieurs espèces de *Membranipora* se fixent sur des algues brunes et rouges. Cancino *et al.* (1987) mesurent les changements occasionnés par les colonies de *M. tuberculata* Bosc. sur la croissance de *G. rex* Santelices et Abbott. Le flux photonique est diminué d'environ 56 % par rapport à la lumière incidente, mais sa qualité n'est que peu affectée. Bien que la photosynthèse soit moins importante sous les colonies, il ne semble pas qu'il y ait une influence marquée sur la croissance de l'algue.

PARASITOSES

L'existence d'espèces parasites chez les Rhodophycées attire l'attention sur la présence ou l'absence de synapses secondaires entre les cellules du parasite et celles de son hôte. Dans le complexe *Gelidiocolax deformans* Seoane-Camba / *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Thuret, Seoane-Camba (1982) décrit la présence d'une hyperplasie entre les filaments du parasite et les cellules de l'hôte. En 1985, l'auteur signale des connexions intercellulaires plus complexes et, en 1989, la possibilité de relations physiologiques entre les deux espèces de Rhodophycées. L'hyperplasie développée, ainsi que l'appauvrissement en grains d'amidon floridéen des parties parasitées du thalle par rapport aux autres régions, permettent de suggérer que les matières nutritives passent de l'hôte au parasite, probablement en relation avec quelques stimulations communiquées par le parasite à l'hôte. Bien que cette description ne précise pas les effets de la parasitose sur la croissance et la reproduction de l'hôte, elle met en lumière le fait que, pour un poids de récolte donné, il y a modification de la qualité. *Gelidium* sp. a aussi pour parasite la Rhodophycée *Gelidiocolax microsphaerica* Gardn. (Goff, 1983).

Tableau 70 – Tableau récapitulant les pathologies des Rhodophycées agarophytes cultivées.

Genres	Espèces	Affections	Agents	Auteurs	
<i>Gracilaria</i>	<i>G. epihippisora</i>	VIROSE		Apt, 1984, 1988 b	
	<i>G. compressa</i> <i>G. verrucosa</i> , <i>G. gigas</i> <i>G. lichenoides</i> <i>G. tikvahiae</i> <i>G. secundata</i> <i>G. sp.</i>	EPIPHYTIES Flores	Algues microphytes Algues macrophytes	Kim, 1970 Ballantine, 1979; Chiang, 1984; Nielsen et Mac Lachlan, 1986 a Lignell <i>et al.</i> , 1987 Kuschel et Buschmann, 1991 Friedlander et Ben-Amor, 1991; Friedlander <i>et al.</i> , 1991	
	<i>G. conferta</i> <i>G. sp.</i> <i>G. verrucosa</i>	Faunes	Faune immobile Faune mobile	Kim, 1970 Craigie <i>et al.</i> , 1984; Cancino <i>et al.</i> , 1987	
	<i>G. verrucosa</i> <i>G. textorii</i> <i>G. sjoestedtii</i> <i>G. andersonii</i> <i>G. tikvahiae</i> <i>G. blodgettii</i> <i>G. crassissima</i> <i>G. blodgettii</i> <i>G. cervicornis</i> <i>G. crassissima</i> <i>G. debilis</i> <i>G. sp.</i>	PARASITOSES	<i>Holmsella</i> <i>pachyderma</i> <i>Gracilariophila</i> <i>gardneri</i> <i>G. oryzoides</i> <i>Acrochaete</i> <i>leptochaete</i> <i>Blastophysa rhizopus</i> <i>Phaeophila</i> <i>dendroides</i>	Evans <i>et al.</i> , 1981 Goff, 1983 Nielsen et Mac Lachlan, 1986 b	
	<i>Gelidium</i>	<i>G. amansii</i> <i>G. latifolium</i>	EPIPHYTIES Flores	Algues	Li <i>et al.</i> , 1987 Arrontes, 1990
		<i>G. pristoides</i> <i>G. rex</i>	Faunes	<i>Membranipora</i> <i>tuberculata</i>	Beckley, 1982; Gibbons, 1988; Cancino <i>et al.</i> , 1987
		<i>G. sesquipedale</i> <i>Gelidium sp.</i>	PARASITOSES	<i>Gelidiocolax</i> <i>deformans</i> <i>G. microsphaerica</i>	Seoane Camba, 1982, 1985, 1989; Goff, 1983

PATHOLOGIES DES MACROALGUES ALIMENTAIRES

Les principales macrophytes alimentaires appartiennent à deux classes :

- les Rhodophycées avec le genre *Porphyra*. Sa reproduction sexuée comporte un stade à thalle microscopique filamenteux, appelé *Conchocelis* ;
- les Phéophycées avec les genres *Laminaria*, *Undaria* et *Hizikia*.

LAMINARIA SP.

Les pathologies des *Laminaria* sont exposées dans la partie concernant les algues (p. 501-507).

UNDARIA PINNATIFIDA

Undaria pinnatifida (Harvey) Suringar est sujette aux maladies bactériennes. Elle peut aussi être parasitée.

BACTÉRIOSES

Taches vertes

En Corée, en 1981, des taches vertes sont apparues sur la partie distale des frondes sous l'action de microorganismes pathogènes (Kang, 1981). Les tissus nécrosés disparaissent pour laisser la place à de petites cavités aux bords verdâtres. Celles-ci tendent à confluer, accélérant ainsi le dépérissement des frondes. Les thalles atteints sont plus nombreux au centre des zones de culture. La population bactérienne des frondes malades est comprise entre $6,8 \cdot 10^5$ et $1,2 \cdot 10^6$ cellules viables.g⁻¹. Des *Moraxella*, des *Achromobacter*, des *Vibrio*, des *Flavobacterium*, des *Acinetobacter* et des *Pseudomonas* ont été identifiés.

« Nanpusei anaaki sho »

En 1989, à Iwate (Japon), la production a diminué par suite de cette maladie, probablement d'origine bactérienne. Les premières manifestations ne sont pas encore déterminées avec exactitude. Une récolte précoce serait de nature à contenir son développement. Des souches algales résistantes pourraient être créées par des techniques biotechnologiques (Ishikawa et Saga, 1989).

PARASITOSE

Streblonema aecidioides

Le long de la côte Nord-Est de l'île de Honshu (Japon), les *Undaria* cultivées sont susceptibles d'être parasitées, entre mai et juin, par une algue macrophyte de la classe des Phéophycées, identifiée à l'espèce *Streblonema aecidioides* Rosenvinge (Yoshida et Akiyama, 1978). Les lames atteintes présentent des taches brun sombre qui peuvent atteindre 2 cm de diamètre. La zone malade devient plus épaisse et prend un aspect rugueux. Parfois, le centre des plus grandes taches se perce du fait du pourrissement des tissus. La qualité alimentaire de la culture se trouve diminuée.

La tache brune correspond à un groupe de sporocystes. La surface sous-jacente est formée d'un ensemble de cellules parasites. Au premier stade, celles-ci se trouvent immédiatement sous la couche de cellules épidermiques de l'hôte. Au stade suivant, des sporocystes se sont formés. Ils soulèvent la couche épidermique, parfois jusqu'à la rupture. Un tapis dense de sporocystes apparaît.

Une section transversale de la lame montre les filaments irrégulièrement ramifiés du parasite, reconnaissables à leurs plastes richement pigmentés. Les tissus du parasite et de l'hôte sont entrelacés.

Cette Ectocarpale parasite est connue en France (Hamel, 1931).

« Hantensei sakikusare sho »

Cette maladie parasitaire n'est pas bien définie. L'expérience faite à Iwate (Japon) a montré qu'une récolte précoce peut en limiter les dégâts (Ishikawa et Saga, 1989).

Crustacés

En Corée, les cultures d'*Undaria pinnatifida* peuvent être attaquées par des crustacés parasites. Certaines perforations sont dues à des copépodes harpacticoïdes, *Thalassidroma* sp., qui apparaissent entre décembre et mars (Kang, 1981). Les frondes présentent un très grand nombre de perforations.

L'amphipode gammaride, *Ceinina japonica*, envahit la moelle de la nervure médiane après avoir pénétré par le crampon du thalle. Dans les cas graves, le tunnel ainsi creusé peut conduire à la séparation de la fronde (Kang, 1981).

Les conséquences sur la production sont évidentes.

HIZIKIA FUSIFORME

Cette algue brune d'intérêt alimentaire peut être épiphytée. Tanaka (1988) a noté la présence de *Sphacelaria furcigera* et de *S. variabilis* se reproduisant sur des thalles de *Hisikia fusiforme* (Harvey) Okamura.

PORPHYRA

LE STADE MICROSCOPIQUE : *CONCHOCELIS*

Les *Conchocelis* peuvent subir des attaques bactériennes.

Bactérioses

Taches rouges – Lors de la culture en masse de la phase *Conchocelis* de *Porphyra tenera* Kjellman à l'intérieur de coquilles d'huîtres, des taches rouge-orangé peuvent apparaître sur le support calcaire. Il arrive qu'elles causent la perte des *Conchocelis*. Absents des filaments sains, de nombreux bacilles se trouvent à l'intérieur des filaments colorés. La maladie a été reproduite expérimentalement (Nozawa et Nozawa, 1957).

Taches jaunes – Les cultures industrielles des *Conchocelis* de *Porphyra yezoensis* Ueda sont parfois atteintes par une maladie qui se manifeste par des taches jaunes. L'agent responsable est plus petit qu'une bactérie et plus grand qu'un virus. Si on utilise l'eau de mer stérilisée d'un bac où la maladie est bien développée pour cultiver des *Conchocelis* inoculés avec le complexe pathogène, presque tous seront atteints. Au contraire, quand des *Conchocelis* contaminés sont placés dans une eau de mer naturelle, ils ne souffrent pas de la maladie. La demande chimique en oxygène et la teneur en nitrate sont comparativement fortes dans l'eau de culture stérilisée et faibles dans l'eau de mer qui n'a pas supporté de culture malade (Taniguchi, 1977 a et b).

LE STADE MACROSCOPIQUE

Cette algue est sujette à des maladies d'origines diverses.

Bactérioses

Flétrissure blanche – Dans les baies à faible renouvellement d'eau, les thalles de *Porphyra tenera* cultivés subissent des attaques bactériennes. La première est connue depuis 1947 sous le nom de « flétrissure blanche ». Les frondes sont décolorées de l'extrémité jusqu'au crampon. Elles se détachent alors du support de culture constitué par un filet flottant et la récolte est perdue. Les microorganismes isolés sont identifiés aux genres *Achromobacter*, *Flavobacterium* / *Cytophaga*, *Pseudomonas* et *Beneckea*. Certains sont des levures (Tsukidate, 1983). Cette maladie (Shirogusare sho) apparaîtrait quand les nutriments dissous, indispensables à la croissance de l'algue, seraient en quantité insuffisante pour permettre un métabolisme normal (Katada, 1967). Les thalles des *Porphyra* peuvent également devenir blanchâtres et mourir quand une bactérie du genre *Vibrio* devient majoritaire dans la microflore accompagnatrice (Tsukidate, 1970). La période de latence est d'environ trois jours quand la bactérie suspecte représente 20 %, ou plus, de la microflore totale présente sur les thalles (Tsukidate, 1977).

Flétrissure rouge – Les thalles de *Porphyra yezoensis* prennent une coloration rouge intense après une attaque bactérienne (Suto *et al.*, 1972) dont les responsables appartiennent aux genres *Beneckea* et *Agaracterium* (Fujita *et al.*, 1972).

Flétrissure verte – Ce désordre apparaît fréquemment dans les cultures de *Porphyra*. L'invasion bactérienne débute au niveau d'une plaie de la fronde dont le tissu est désorganisé en éléments uni ou pluricellulaires. Ce processus aboutit à la turgescence et au verdissement des parties blessées. La zone atteinte est progressivement éliminée. Cinq souches bactériennes sont capables de reproduire la maladie *in vitro*, sans plasmolyse des cellules endommagées. Elles sont identifiées aux genres *Pseudomonas* et *Vibrio* (Fujita *et al.*, 1972 ; Nakao *et al.*, 1972 ; Fujita, 1973).

Sénescence – Au début de la période de récolte, une certaine forme de sénescence apparaît dans les cultures de *Porphyra*. Selon les professionnels de cette phyco-culture, les grandes différences entre les températures de l'air et de l'eau au moment de la basse mer de l'aube seraient les causes favorisantes. Ce facteur environnemental a été vérifié. Des *Beneckea* sont présents entre le deuxième et le neuvième jour qui suit une différence de température supérieure à 8 °C pendant au moins 4 h au lever du jour. Ils sont la cause de l'apparition de cellules qui présentent des granulations, puis qui se contractent en perdant leur vitalité après que les chromatophores aient pâli. A ce stade, la couleur est rouge, mais elle devient blanche ensuite. Tous les pieds, quelle que soit leur taille, sont affectés. Ils meurent en quatre jours (Tsukidate, 1977).

Galles – Des proliférations cellulaires anormales ont été observées ; elles entraînent la perte des thalles de *Porphyra* en culture entre octobre et février. Quand un *Vibrio* est dominant dans la microflore accompagnatrice, les cellules algales deviennent pâles et meurent en trois jours. Quand ce *Vibrio* est associé à un *Aeromonas*, l'algue réagit en formant une galle. Parfois, l'*Aeromonas* provoque seul cette réaction du thalle (Tsukidate, 1974). Les dommages occasionnés sur le plan économique ne sont pas importants.

Perforations – Les thalles de *Porphyra* sp. en culture peuvent présenter des perforations. Cette atteinte est appelée la maladie de l'Anaaki par les Japonais. La bactérie responsable est identifiée à *Vibrio fisheri* (Beijerinck) Lehmann et Neumann. Elle sécrète des enzymes capables de digérer les polysaccharides qui constituent la paroi cellulaire des algues brunes et rouges, provoquant ainsi la libération des protoplastes. Cette action enzymatique entraîne la perte des cultures (Hayashi *et al.*, 1984). Elle peut être mise à profit au laboratoire pour améliorer les plants d'algues dans des recherches faisant appel à la fusion des protoplastes (Hayashi *et al.*, 1984).

Dégradation du porphyrane – Des *Vibrio*, potentiellement aptes à dégrader le porphyrane grâce à leur β -agarase, sont présents dans les eaux marines de Fukuoka (Japon). Cette enzyme est induite par un extrait de *Porphyra yezoensis* (Aoki *et al.*, 1990). Pour que cette Rhodophycée, aux propriétés alimentaires et médicinales bien connues, ne perde pas ses propriétés après la récolte, il importe que son pH ne s'abaisse pas en-dessous de la neutralité car l'activité enzymatique est très élevée à pH 6,5. Que ce vibron ait été isolé loin de nos eaux ne doit pas nous inciter à la passivité pour deux raisons. La première réside dans l'universalité de la microflore ; la seconde dans le fait que l'enzyme pourrait être induite en tous points où les *Porphyra* seraient cultivées.

Mycoses

Pourriture blanche – Le premier isolement d'un *Olpidiopsis* sp., sur des *Porphyra* sp., remonte à 1960, mais la maladie engendrée n'est plus signalée au Japon depuis plusieurs années. A plusieurs reprises des *Olpidiopsis* ont été identifiés à partir de thalles de *Porphyra* atteints par la pourriture blanche dans la mer d'Ariake. Ce champignon aquatique prolifère entre 5 et 30 °C. Il tolère les teneurs en sels élevées des saumures. Dans son hôte, il est remarquablement résistant à la dessiccation. Ses attaques peuvent être particulièrement violentes (Migita, 1969).

Taches jaunes – Dans la mer Noire, au printemps, un *Pythium* sp. se fixe sur les *Porphyra (leucosticta) thuretii* Setchell et Dawson matures sous 20 cm d'eau (Mujdaba-Apas, 1976). Il étend ses hyphes entre les cellules de l'algue. Des taches circulaires de couleur jaune, avec un liseré rougeâtre qui correspond aux sporocystes, apparaissent. A un stade plus avancé, elles disparaissent, conférant à l'algue un aspect criblé (Kazama et Fuller, 1970).

Pourriture rouge – *Pythium porphyrae* Takahashi et Sasaki est un champignon marin qui provoque de lourdes pertes au Japon. La pourriture rouge, appelée Akagusare, peut détruire une récolte en deux à trois semaines (Andrews, 1976). Le genre *Pythium* contient un nombre important de champignons pathogènes marins avec cinq souches taxonomiquement apparentées à l'espèce *P. porphyrae* (Fujita et Zenitani, 1976). Les études sérologiques aboutissent à la différenciation de deux groupes : le groupe Ariake-Fukushima et le groupe Miyagi. Tous les isolats marins de *Pythium* ne sont pas pathogènes pour les *Porphyra*. Des différences morphologiques dans l'appareil

reproducteur permettent de définir un *P. marinum* Sparrow. Mais les similitudes sont telles et les variations si mineures qu'il semble que ce soit le même pathogène qui attaque toutes les espèces de *Porphyra* (Arasaki, 1947 ; Kazama, 1979). La première manifestation de la pourriture rouge sur le thalle est une coloration bleu-verdâtre. Ces zones s'entourent ensuite d'un liseré rouge. Le cycle reproductif de *Pythium porphyrae* passe par la formation d'oospores qui germent pour donner des zoospores. Celles-ci donnent naissance au champignon parasite. Les symptômes de la pourriture rouge ont été obtenus *in vivo* après infestation des frondes de *Porphyra yezoensis* par des oospores (Fujita, 1978) ou par des zoospores (Kazama, 1979).

Au Japon, *Porphyra* est une annuelle hivernale alors qu'en Amérique du Nord elle est une annuelle estivale. Elle peut se développer le long des côtes orientales [*P. miniata* (Lyngbye) C. Agardh] et occidentales [*P. perforata* J. Agardh, *P. lanceolata* (Setch. et Hus.) G.M. Smith et *P. schizophila* Hollenberg]. Etant donné que *P. pulchra* Hollenberg, *P. nereocystis* Anderson et *P. miniata* f. *cuneiformis* Setchell et Hus. sont sujettes à l'infection *in vivo*, il semble que toutes les espèces de *Porphyra* soient susceptibles d'être envahies par les *Pythium* dans certaines conditions (Kazama et Fuller, 1977). Les lésions observées sur la côte pacifique de l'Amérique du Nord sont blanchâtres et mesurent entre 1 et 3 mm, tandis que celles de la côte atlantique sont marbrées de rose au centre, orangées à la périphérie et atteignent 2 à 25 mm (Fuller *et al.*, 1966). La coloration des lésions dépend de la pigmentation de l'hôte plus que de la souche du champignon. Les marbrures des lésions des *Porphyra miniata* peuvent provenir de différences dans la structure du thalle. En effet, celui de *P. miniata* est constitué de deux couches de cellules, alors que ceux de *P. perforata* et de *P. nereocystis* sont monostromatiques (Kazama, 1979). En dehors des estuaires, ces algues alimentaires seraient à l'abri de la destruction fongique. Les périodes de reproduction sont les plus sensibles. Au Japon, les récoltes peuvent être perdues pendant les hivers chauds et pluvieux. Sur la côte est de l'Amérique du Nord, les pieds infectés se rencontrent à la fin de juillet ou au début d'août. La phase *Conchocelis* de *Porphyra tenera* et *P. yezoensis* est insensible aux attaques des *Pythium* (Kazama, 1979). *Porphyra* peut résister à l'attaque fongique grâce aux substances qu'elle synthétise sous l'effet de l'histidine (Noda *et al.*, 1983 a et b). En Méditerranée, *P. (leucosticta) thuretii* est infestée par *Pythium marinum* (Aleem, 1980).

Parasitoses

Une autre catégorie de microorganismes entraînant des dommages aux cultures de *Porphyra* sp. et à leurs supports dans les baies abritées est constituée par des diatomées. Au Japon, la zone la plus importante pour la production du nori, *Porphyra tenera*, est la baie d'Ariake. La récolte a lieu principalement entre novembre et mars. Elle peut être contrariée par de véritables marées rouges qui se produisent en plein cœur de l'hiver, entre la fin janvier et la mi-mars. En leur absence, les volumes de plancton récoltés sont faibles. Entre janvier et février, ils augmentent logarithmiquement ; puis la chute est brutale jusqu'à la mi-mars. Les *Chaetoceros* spp. dominent par le nombre de leurs cellules. Les cinq espèces les

plus importantes par le volume de leurs cellules sont : *Eucampia zoodiacus*, *Rhizosolenia* spp., *Chaetoceros* spp., *Coscinodiscus* spp. et *Biddulphia sinensis*. Les espèces à grandes cellules, telles que *Coscinodiscus* et *Biddulphia*, n'ont pas présenté de variations quantitatives notables pendant les observations *in situ*, entre septembre 1985 et mars 1986. Au cours d'une marée rouge, la teneur de l'eau de mer en azote inorganique suit une évolution inverse de celle du phytoplancton. L'efflorescence planctonique consomme presque tous les nutriments dissous. Ceci entraîne la perte de la coloration brune sombre du nori et, par voie de conséquence, une diminution drastique de sa valeur marchande (Uno et Sasaki, 1989). Au laboratoire, ces auteurs cultivent six espèces de diatomées avec des thalles de *Porphyra*. *E. zoodiacus* présente le plus fort taux de croissance et est l'espèce la plus représentée pendant les épisodes de « marées colorées ».

La marée rouge se traduit par une forte augmentation de la quantité de chlorophylle *a* présente dans le plancton. Selon Yamamoto et Fujisaki (1989), la mesure de la fluorescence induite du DCMU (3,4 - dichlorophényl - 1,1 diméthylurée), un herbicide puissant, permet de prévoir ces efflorescences hivernales de plus en plus importantes d'année en année. Cette fluorescence, corrélée à l'activité photosynthétique, augmente un à deux jours avant que les *Chaetoceros* spp. et les espèces associées aient atteint leur expansion maximale. Des études *in vitro* portent sur la température de l'eau, l'intensité lumineuse, la chlorinité, le pH, les besoins nutritifs et les acides aminés sécrétés par les frondes. Elles mettent en évidence les mécanismes qui permettent à ces algues planctoniques d'adhérer aux *Porphyra* ce qui diminue la valeur marchande du produit fini. Elles permettent de cerner les facteurs environnementaux nécessaires à la propagation des diatomées, ainsi que quelques stratégies à mettre en œuvre pour éviter tout dommage (Ohgai, 1986).

Chimioses

Rejets agricoles – Les informations relatives aux effets des pesticides sur les algues marines font état de réactions diverses (Andrews, 1976). Les insecticides, fongicides, herbicides et biphényles polychlorés inhibent la division cellulaire et le métabolisme. Certains hydrocarbures aromatiques polycycliques stimulent des croissances anormales. Des structures semblables à des tumeurs se développent sur les frondes des *Porphyra tenera* en contact avec des boues marines souillées par du 2-chloroanthraquinone et par du dibenzanthrone réduit (Ishio *et al.*, 1972 a, b et c). Des tumeurs semblables apparaissent sur les *Porphyra* exposées pendant plusieurs semaines à des concentrations inférieures à 1 ppm de ces produits à l'état pur (Watanabe et Kato, 1972).

Hydrocarbures – Sous l'influence d'une pollution chronique, *P. umbilicalis* (L.) J. Agardh voit sa photosynthèse diminuer quand les thalles sont émergés. Quand, par la suite, ces derniers sont plongés dans un milieu convenable, les réactions photosynthétiques demeurent faibles tant que le film huileux recouvre la cuticule (Schramm, 1972). Certains hydrocarbures aromatiques polycycliques provoquent des croissances anormales et peuvent être oncogènes. A faibles concentrations, ils induisent une augmentation de la production cellulaire sur les jeunes plantules (Apt, 1988 b).

Rejets industriels – Dans les eaux fortement polluées par des rejets industriels, les *Porphyra tenera* développent des galles à partir de décembre. La teneur en acide ribonucléique des cellules algales ne change pas. Par contre, la teneur en acide désoxyribonucléique est maximale au début de l'atteinte et son évolution semble directement liée à l'évolution de la maladie (Katayama et Fujiyama, 1957).

CONCLUSION

Les algues macrophytes qui peuvent être utilisées, soit directement ou indirectement pour notre alimentation, soit à d'autres fins, sont sujettes à des maladies capables d'en diminuer, voire d'en annihiler, la valeur marchande. Ces éventualités ne doivent pas nous faire perdre l'espoir de mettre en œuvre une phycolture diversifiée et rentable. En effet, d'une part, la nature a doté ces algues de moyens de défense susceptibles d'assurer leur survie (Campello, 1991) et d'autre part, des recherches en biotechnologie permettront d'obtenir des variétés résistantes, comme cela a été récemment signalé (Hayashi *et al.*, 1984 ; Ishikawa et Saga, 1989).

Tableau 71 – Pathologies des Phéophycées alimentaires cultivées.

Genres	Espèces	Affections	Agents	Auteurs
LAMINARIA	Voir : Tableau 68 (p. 506)			
UNDARIA	<i>U. pinnatifida</i>	BACTÉRIOSES	<i>Moraxella</i> , <i>Achromobacter</i> , <i>Vibrio</i> , <i>Flavobacterium</i> , <i>Acinetobacter</i> , <i>Pseudomonas</i>	Kang, 1981
		Taches vertes		
		Nanpusei anaaki sho		Ishikawa et Saga, 1989
		PARASITOSSES	<i>Streblonema aecidioides</i>	Yoshida et Akiyama, 1978 ; Hamel, 1931
		Hantensei sakikusare sho		Ishihawa et Saga, 1989
			Crustacés	Kang, 1981
HISIKIA	<i>H. fusiforme</i>	EPIPHYTIES	<i>Sphacelaria furcigera</i> <i>S. variabilis</i>	Tanaka, 1988

Tableau 72 – Tableau récapitulatif des pathologies des Rhodophycées alimentaires cultivées.

Genres	Espèces	Affections	Agents	Auteurs
Stade <i>Conchocelis</i> de <i>Porphyra</i> sp.	<i>P. tenera</i> <i>P. yezoensis</i>	BACTÉRIOSES Taches rouges Taches jaunes		Nozawa et Nozawa, 1957 Taniguchi, 1977 a et b
PORPHYRA SP.	<i>P. tenera</i>	BACTÉRIOSES Flétrissure blanche	<i>Achromobacter</i> <i>Flavobacterium</i> <i>Pseudomonas</i> <i>Beneckea</i> Levures	Katada, 1967; Tsukidate, 1970, 1977, 1983
	<i>P. yezoensis</i>	Flétrissure rouge	<i>Beneckea</i> <i>Agaracterium</i>	Suto <i>et al.</i> , 1972; Fujita <i>et al.</i> , 1972
	<i>P. sp.</i>	Flétrissure verte	<i>Pseudomonas</i> , <i>Vibrio</i>	Fujita <i>et al.</i> , 1972; Nakao <i>et al.</i> , 1972; Fujita, 1973
	<i>P. sp.</i>	Sénescence	<i>Beneckea</i>	Tsukidate, 1977
	<i>P. sp.</i>	Galles	<i>Vibrio</i> , <i>Aeromonas</i>	Tsukidate, 1974;
	<i>P. yezoensis</i>	Dégradation du porphyrane	<i>Vibrio</i> sp.	Aoki <i>et al.</i> , 1990
	<i>P. sp.</i>	Perforations	<i>Vibrio fisheri</i>	Hayashi <i>et al.</i> , 1984
	<i>P. sp.</i>	MYCOSES Pourriture blanche	<i>Olpidiopsis</i> sp.	Migita, 1969
	<i>P. thuretii</i>	Taches jaunes	<i>Pythium</i> sp.	Mujdaba Apas, 1976; Kazama et Fuller, 1970
	<i>P. sp.</i>	Pourriture rouge	<i>Pythium porphyrae</i> <i>P. marinum</i>	Andrews, 1976; Fujita et Zenitani, 1976; Arasaki, 1947; Kazama, 1979; Fujita, 1978; Kazama et Fuller, 1977; Fuller <i>et al.</i> , 1966; Noda <i>et</i> <i>al.</i> , 1983 a et b; Aleem, 1980
	<i>P. tenera</i>	PARASITOSSES	Diatomées	Uno et Sasaki, 1989; Yamamoto et Fujisaki, 1989; Ohgai, 1986
	<i>P. tenera</i> <i>P. umbilicalis</i> <i>P. tenera</i>	CHIMIOSES	Rejets agricoles Hydrocarbures Rejets industriels	Andrews, 1976; Ishio <i>et al.</i> , 1972 a, b et c; Watanabe et Kato, 1972 Schramm, 1972; Apt, 1988 b Katayama et Fujiyama, 1957

CONCLUSION

Depuis le début du XX^e siècle, l'utilisation des algues ne cesse de progresser, principalement pour l'alimentation humaine et pour la production de « gommes » végétales. Cette évolution n'est pas une simple mode ; il n'est pas douteux qu'elle va s'amplifier étant donné la demande en nourriture qui s'élèvera de plus en plus avec la progression de la démographie, notamment dans les pays du tiers monde, et vu les tendances des pays développés vers une alimentation plus diététique à texture améliorée par des substances épaississantes, gélifiantes ou stabilisantes peu caloriques.

UTILISATIONS COMPLÉMENTAIRES

Il faut y ajouter également d'autres utilisations qui, bien que concernant actuellement des quantités plus modestes (2 à 3 % de la biomasse algale récoltée), pourraient connaître des développements importants.

UTILISATIONS AGRICOLES

C'est le cas en agriculture. Les fermiers emploient en effet certaines algues calcaires du genre *Lithothamnium*, groupées sous le nom de « maërl ». En France, en 1990, 660 000 t ont été répandues dans les champs pour diminuer l'acidité des terres. On fait également appel à des engrais naturels composés de thalles de laminaires souvent récoltés en épaves durant le printemps lorsque *Laminaria hyperborea* perd la vieille lame (environ 200 000 t), ou de *Fucus serratus* qui a la faculté de se décomposer rapidement, ou encore des poudres de *Macrocystis* (25 000 t).

Ces alginophytes apportent au sol :

- de nombreux minéraux et oligoéléments,
- des auxines, des kinétines et des gibbérélines qui stimulent le métabolisme des végétaux,
- des substances (phénols), comme celles contenues dans *Laurencia* sp., qui inhibent la prolifération de bactéries pathogènes et de champignons,
- des mucilages qui contribuent à aérer le terrain en associant les particules en agrégats et qui retiennent, par chélation ou par leur force ionique, à proximité des racines, les ions qui seraient, sans cela, entraînés au loin par les eaux de ruissellement.

Certaines sociétés proposent des « engrais foliaires », obtenus soit après liquéfaction des laminaires par traitement basique et broyage, soit par congélation et microbroyage. Ces liquides sont pulvérisés sur les feuilles des végétaux qui les absorberaient. Le traitement stimulerait la croissance et améliorerait la résistance de la récolte à l'attaque des insectes et des germes microbiens. Malgré quelques travaux de recherche, souvent financés par les firmes commercialisant ces produits, les preuves d'efficacité restent à apporter.

Dans les contrées maritimes, certains éleveurs ont conditionné leurs troupeaux d'ovins ou de bovins à consommer les algues intertidales en les conduisant sur la côte à marée basse. D'autres trouvent plus simple d'ajouter de la poudre d'algues (*Ascophyllum nodosum* et de *Fucus serratus*, quelquefois *Laminaria digitata*) à la ration quotidienne du bétail : les carences en oligoéléments sont ainsi évitées.

UTILISATIONS EN COSMÉTOLOGIE ET PHARMACOLOGIE

La médecine fait, elle aussi, appel aux algues, notamment la médecine chinoise qui les utilise pour la prévention et le traitement de nombreuses maladies. Les industries pharmaceutiques sont consommatrices de phycophytes, principalement par le biais des excipients épaississants, gélifiants ou stabilisants. Elles ont isolé également de certaines algues des principes actifs comme l'acide kaïnique de *Digena simplex* pour le traitement des vers, les alginates contre les remontées acides dans l'oesophage, les agars pour la protection de la paroi intestinale et contre la constipation.

De même, l'industrie des cosmétiques a trouvé dans les algues, outre les mucilages qui sont la base de la plupart des préparations, des composés actifs du type anticoagulant présents dans *Delesseria sanguinea* et les Fucales, astringent chez *Laurencia* sp., antiviral chez *Constantinea simplex*, cicatrisant chez les carraghénophytes, stimulant des défenses de la peau (*Porphyra* riche en vitamine A).

Ces débouchés cosmétologiques et pharmacologiques sont susceptibles d'un fort développement au cours de la prochaine décennie, vu le nombre de principes actifs récemment découverts par les chimistes. Cependant, cette perspective dépend de la convergence d'études biologiques, physiologiques et chimiques pour définir les conditions d'apparition de ces substances, les moyens d'en contrôler la biosynthèse, la technique de culture pour en accroître la quantité et l'efficacité.

Devant cette progression de la demande, on s'est efforcé d'assurer une meilleure gestion des peuplements naturels, notamment pour *Chondrus crispus* au Canada, *Laminaria japonica* en Chine, *Macrocystis pyrifera* en Californie. Les outils de cueillette ont été améliorés dans le sens d'une meilleure sélectivité. Les périodes de récolte ont été choisies pour élever l'efficacité de la reproduction ; des cartographies précises ont été réalisées pour mieux répartir l'effort de pêche. Malgré cela, la production n'a plus suffi pour répondre aux besoins. La nécessité de développer la phycolture est née à la fois

- de la recherche d'un complément de récolte,
- du souhait de disposer, tout au long de l'année ou à certaines périodes précises, d'une qualité particulière ou supérieure ou différente de celle fournie par la nature,

-
- d'une volonté de regrouper au voisinage des lieux d'utilisation la production souvent disséminée sur de larges espaces de façon à éviter les frais de transport ou de main-d'œuvre,
 - du désir d'échapper aux caprices de la production naturelle tant sur le plan de la quantité que de la qualité.

DIFFÉRENTS TYPES DE PHYCOCULTURE

PHYCOCULTURE DE SOUTIEN

En fait, on peut admettre que la première phycoculture a commencé dès que l'homme a voulu accroître la production végétale marine en favorisant l'extension des peuplements naturels. Les entreprises visant à augmenter les surfaces de fixation en Chine et au Japon par immersion de branchages pour capter les conchospores de *Porphyra*, de rocs ou de blocs en ciment, de cylindres grillagés pour fixer les spores de *Laminaria*, font déjà partie de la phycoculture. De même les transferts de plants de *Macrocystis pyrifera* fertiles d'un lieu à un autre que North (1975) et les marins du Department of Fish and Game voulaient ensemercer. On peut citer également la dispersion au hasard de fragments d'*Euclima gelatinae* dans les coraux de l'île de Hainan, de fragments de *Gracilaria verrucosa* au Chili, actions dont le pourcentage de réussite est aussi faible que celui obtenu en traînant derrière des barques des bouquets de *Gelidium sesquipedale* fertiles ou des thalles de *Laminaria* dans la perspective d'obtenir une plus large dissémination des éléments reproducteurs.

Par contre, la destruction des compétiteurs (*Laminaria farlowi*, *Chaetomorpha*, *Furcellaria*) à l'intérieur ou à la périphérie des peuplements de *Macrocystis* et de *Chondrus* a donné de bons résultats sur l'instant ; mais ceux-ci ont été éphémères.

Le procédé japonais qui consiste à utiliser les explosifs pour retourner et dénuder les fonds au profit de *L. japonica* peut être considéré comme une phycoculture ; on ne le conseille pas : bien qu'efficace pour 2 à 3 ans, il est de toute évidence une agression contre la vie marine.

La progression des connaissances sur la biologie et la physiologie de certaines espèces, ainsi que l'expérience acquise au contact du milieu ont permis de remplacer le plus souvent cette culture de soutien par une phycoculture d'abord associée à la production naturelle puis, de plus en plus dégagée de celle-ci.

PHYCOCULTURE INTENSIVE

On a pu constater que la technique utilisée pour une espèce donnée est propre à cette espèce et conduirait à l'échec si on l'utilisait telle quelle pour une autre espèce, même très proche au point de vue systématique et biologique. On peut ce-

pendant classer les techniques de phycolture en plusieurs groupes. Neish (1988) en a distingué deux. Il semble qu'il y en ait en fait trois.

Dans le groupe 1, la culture algale s'effectue par bouturage manuel et uniquement en mer, même si, parfois, pour des raisons de commodité, une partie du travail comme la fragmentation des plants et la confection de la bouture a lieu sous hangar. Cette pratique est appliquée à *Euclima denticulatum*, *E. alvarezii*, *E. gelatinae*, *Hizikia fusiforme*, *Gracilaria verrucosa*, *Caulerpa lentillifera*.

Elle ne nécessite pas d'investissement coûteux, tout au plus des cordages, des ancrages, des piquets et de la cordelette. Mais, elle a besoin d'une main-d'œuvre nombreuse, particulièrement au moment de l'ensemencement et de la récolte. Il s'agit d'une main-d'œuvre sans qualification et, pour l'instant, peu rémunérée.

Cette culture conduit à des rendements modestes (de 5 à 10 t ha⁻¹ an⁻¹ poids sec). Elle est totalement tributaire du milieu naturel. Elle est réalisée dans des zones peu profondes.

Pour le groupe 2, la phase de développement et la récolte ont lieu en mer. Mais, l'ensemencement est réalisé en éclosérie et consiste en une production de plantules qui sont ensuite placées en mer autour d'un cordage porteur. Il est donc indépendant des facteurs extérieurs. Il peut même être, par le procédé du « free-living », indépendant des périodes de reproduction naturelle de l'algue. La taille des plantules et la forte densité au mètre linéaire sont telles que les compétiteurs n'ont souvent plus la possibilité de se manifester. Il faut, comme dans le groupe 1, une main-d'œuvre nombreuse ; mais celle-ci doit être plus qualifiée, principalement pour ce qui concerne le fonctionnement de l'éclosérie où les facteurs assurant la fécondation, la germination et le développement des plantules doivent être étroitement contrôlés (intensité de la lumière, température, photopériode, nutriments, qualité et renouvellement de l'eau, inhibition ou élimination des épiphytes). Ce modèle correspond aux procédés utilisés pour *Laminaria japonica*, *Undaria pinnatifida*, *Porphyra yezonensis*, *Porphyra tenera*, *Porphyra columbina*, *Cladosiphon okamurarius*, *Monostroma latissimum*.

La culture étant le plus souvent en surface (*Porphyra*) ou sur cordages à 1 ou 2 m de la surface (*Undaria*, *Laminaria*), la profondeur du lieu n'a pas d'importance. On peut donc disposer les installations plus au large. La production, accrue par la forte densité, par le maintien des conditions d'éclairage optimales, par l'emploi d'engrais, atteint des tonnages compris entre 15 et 40 t ha⁻¹ an⁻¹ (poids sec).

L'investissement est relativement faible en mer bien que, les infrastructures étant plus exposées et sur des substratums plus profonds, il est supérieur au cas précédent. Il est surtout important pour l'éclosérie où, en plus de la salle et des bassins, il faut disposer de pompes pour la circulation de l'eau, d'un éclairage adéquat, de filtres, de nutriments, d'aérateurs ou d'agitateurs, d'une loupe ou mieux d'un microscope. Dans l'éclosérie, on tend à diminuer la main-d'œuvre et le temps de séjour en automatisant un certain nombre d'opérations : c'est ce qu'on fait en France pour la culture d'*Undaria pinnatifida*.

Le **groupe 3** se caractérise par le fait que toutes les opérations se passent à terre dans des bassins recevant de l'eau de mer enrichie. La construction et l'aménagement des bassins constituent un investissement élevé. Les coûts de fonctionnement correspondant à l'approvisionnement en eau de mer et au maintien d'une puissante agitation sont importants. L'accroissement de la biomasse à partir d'un inoculum sélectionné s'effectue par régénération et multiplication végétative. Les paramètres régulant la croissance sont en permanence maintenus à l'optimum et la moindre erreur peut se traduire par une forte baisse de la production.

La plupart des opérations étant mécanisées et automatisées, la main-d'œuvre est réduite au minimum. Cependant, elle possède un haut niveau de compétence : elle doit en effet être capable de gérer une technique élaborée où l'informatique tient une place primordiale. Elle doit être en mesure d'apporter des solutions rapides à tous les problèmes qui peuvent se présenter. Elle a la responsabilité de faire des choix économiques : vaut-il mieux, par exemple, renouveler l'eau plus souvent ou augmenter l'agitation et la concentration en nutriments ? Faut-il effectuer une récolte partielle, ce qui permettrait d'abaisser la biomasse par m² et d'élever le taux de croissance ou laisser croître la densité avec pour corollaire une réduction de l'éclairement, donc de la photosynthèse et de la production ?

Pour maintenir la multiplication cellulaire au niveau le plus haut, on enrichit le milieu en sels nutritifs qui sont ajoutés au moment le plus propice, de manière à ne pas favoriser le développement des algues commensales contre lesquelles une lutte est menée en permanence. Les rendements obtenus égalent et même parfois dépassent ceux de l'agriculture la plus performante (70 à 80 t ha⁻¹ an⁻¹ poids sec).

Ce type de phycoculture n'est pas, vu le montant des investissements à réaliser, à la portée des simples pêcheurs. Elle est le fait d'associations ou de sociétés industrielles comme les industries utilisatrices d'algues. Le gain financier proprement dit, c'est-à-dire la différence entre le prix de revient de la culture et la valeur de l'algue au cours du marché, reste pour l'instant assez faible. Les sociétés tirent principalement le bénéfice de la commercialisation du produit extrait. Initialement, cette phycoculture avait simplement pour but de fournir à l'usine de traitement et à proximité de celle-ci un stock de base qui la mette à l'abri des ruptures d'approvisionnement. Mais, du fait qu'elle donne la possibilité d'ajuster exactement la qualité des polysaccharides à la demande, il se peut que, dans l'avenir, l'ambition soit autre.

Cette méthode de production est appliquée à l'espèce *Chondrus crispus*. Elle a été testée avec *Gracilaria verrucosa* et *Gelidium sesquipedale*. Il n'y a pas eu de suite pour ces deux dernières espèces. *Gracilaria verrucosa* ne donne pas un agar d'une valeur suffisante pour compenser les dépenses. *Gelidium sesquipedale* se développe trop lentement et produit en bassin un agar de qualité médiocre. Des recherches visant à renverser cette situation sont en cours. Ce type de culture « hors mer » est sérieusement envisagé pour la production d'algues à vocation alimentaire comme *Palmaria palmata* et *Iridea*.

Quel que soit le groupe considéré, on décèle une tendance des forces économiques à créer par le biais de la phycoculture des filières verticales intégrant toutes les étapes depuis la production contrôlée de la matière première jusqu'à la commercialisation du produit fini, qu'il soit gomme ou aliment. Ainsi, les producteurs s'ef-

forcent de se grouper en coopératives dont le rôle est d'assurer le conditionnement et la transformation de la récolte pour la vente directe aux consommateurs. Les pays qui, comme les Philippines, le Chili, la Chine, parviennent à un tonnage suffisant pour assurer l'approvisionnement d'une usine, n'hésitent plus à investir pour créer cette usine : la commercialisation du produit fini ou même semi-raffiné rapporte plus que l'exportation de l'algue séchée. Les sociétés qui, jusqu'en 1980, se contentaient d'acheter la matière première et d'extraire les polymères, cherchent de plus en plus à produire, avec leur propre personnel devenu aquaculteur, sur leur propre terrain ou concession, leur propre matière première pour disposer d'un approvisionnement constant et de qualité. Elles se libèrent de l'emprise des producteurs et peuvent peser sur les prix à la production. Ainsi, les récoltants canadiens qui ont de leur propre chef décidé d'accroître fortement le prix du *Chondrus crispus* risquent de ne plus trouver acquéreur lorsque la phycoculture de cette algue aura atteint son plein développement.

Le tableau 73 tente de classer les phycocultures par rapport à trois critères :

- le mode d'ensemencement, selon qu'il fait appel à des boutures ou à des éléments du cycle de reproduction (spores, carpospores, zygotes) ;
- la technique utilisée pour laquelle les opérations peuvent avoir lieu uniquement en mer, à la fois à terre (en éclosérie) et en mer ou uniquement en mer ;
- la finalité recherchée (carraghénanes, agars, alginates ou consommation humaine).

Cette classification est bien entendu tributaire de l'évolution des connaissances et des procédés qui découleront de ces dernières.

Tableau 73 : Classification des phycocultures.

Les espèces dont la culture est effective sont inscrites en caractères gras ; celle dont la culture est encore à un niveau expérimental ou envisageable sont écrites en caractères fins.

Finalité	Mode d'ensemencement		
	cycle reproducteur	boutures	
Alginates	<i>Macrocystis</i> <i>Laminaria japonica</i> <i>Laminaria digitata</i> <i>Leissonia</i>		
Carraghénanes		<i>Euclima</i>	<i>Chondrus crispus</i> <i>Grateloupia</i> sp. <i>Anatheca</i> sp. <i>Callophilis</i> sp.
Agars		<i>Gracilaria</i> sp. <i>Gelidium</i> sp.	
Alimentaire	<i>Porphyra</i> sp. <i>Ulva</i> sp. <i>Undaria pinnatifida</i> <i>Monostroma</i> sp. <i>Enteromorpha</i> sp. <i>Cladosiphon</i> sp. <i>Nereocystis</i> sp.	<i>Hizikia</i> sp. <i>Caulerpa</i> sp.	
Technique	en éclosérie et en mer	uniquement en mer	uniquement à terre

LES HANDICAPS ET LES CONTRAINTES

L'expansion de la phycoculture soulève un certain nombre de problèmes qui sont apparus à l'analyse des différentes situations.

RECHERCHE DE L'ESPACE CONVENABLE

Les fermiers préfèrent bien entendu travailler dans les zones abritées où les structures destinées à porter les algues risquent moins d'être détériorées par les intempéries. Néanmoins, le renouvellement et le brassage de l'eau doivent être suffisants pour empêcher les carences en nutriments et l'accumulation des exsudats.

On évite les points d'arrivée d'eau douce si la culture concerne une algue sténohaline (*Caulerpa lentillifera*, *Laminaria japonica*) ou on les recherche si l'algue se développe mieux lorsque la salinité baisse (*Monostroma latissimum*, *Gracilaria verrucosa*). Si l'espèce est produite à des fins alimentaires, il faut se garder de la cultiver dans un milieu pollué car, concentrant les métaux et les minéraux, elle pourrait accroître cette pollution jusqu'à devenir toxique (*Porphyra*). On s'éloigne des eaux turbides, des fonds meubles remis en suspension au moindre tourbillon et des rejets organiques. Étant donné toutes ces contraintes, les espaces propices sont relativement limités. Ce sont en outre ces mêmes espaces qu'occupent déjà ou que convoitent les autres types d'aquaculture et d'autres activités comme la pêche et le nautisme.

La compétition pour la place est telle qu'elle a rendu nécessaire en Corée et au Japon la construction de digues pour créer de nouvelles zones abritées. En Californie, la loi restreint la circulation littorale des bateaux hors-bord à des chenaux balisés de façon à éviter que les hélices détériorent les plants de *Macrocystis* dont les extrémités flottent à la surface. Si en Extrême-Orient la culture des algues s'est intégrée harmonieusement aux autres activités maritimes, il n'en est pas de même en Europe et en Amérique du Nord où, nouvellement apparue, elle est interdite pour des raisons souvent fallacieuses ou rejetée dans les zones peu favorables.

VARIATIONS DES PRIX

L'autre grand problème que rencontre la phycoculture réside dans les fluctuations incontrôlables du marché et des prix à la production. Cette difficulté apparaît moins en ce qui concerne les algues alimentaires. Certes, l'ensemencement étant en Extrême-Orient tributaire de la période de fertilité de l'espèce, les quantités récoltées peuvent varier du simple au triple (particulièrement pour *Undaria pinnatifida* en Corée et *Laminaria japonica* en Chine). Dans les cas de faible production, les prix augmentent mais cette augmentation reste limitée par la mise sur le marché de stocks constitués lors des années de forte production. Pour les algues à destination indus-

trielle, notamment pour *Eucheuma* et *Gracilaria*, on assiste depuis 15 ans à un déséquilibre cyclique du marché, ce qui nuit au bon développement des exploitations. Le mécanisme est le suivant : lorsque la demande s'élève, les prix montent (5 000 à 8 000 F la tonne sèche), ce qui attire de nouveaux fermiers à la phycolture et pousse ceux déjà établis à accroître la surface de leurs concessions. De ce fait, la récolte augmente, dépasse la demande ; il s'ensuit une chute des prix (1 800 F la tonne sèche) ; les usines en profitent pour réaliser des stocks et achètent moins l'année suivante : le prix baisse donc encore (1 000 F). Cette situation décourage de nombreux aquaculteurs qui changent d'activité. En conséquence, le tonnage récolté diminue si bien que la demande devient supérieure à la production ; de ce fait, les prix remontent. Et le cycle recommence. Pour l'instant, aucune solution n'a été proposée pour stabiliser cette évolution, sans doute parce que les intermédiaires et les sociétés d'achats y trouvent intérêt aux dépens des cultivateurs peu influents car non-regroupés.

PATHOLOGIES

Peu fréquentes lorsque les plants sont épars, les pathologies deviennent de plus en plus préoccupantes au fur et à mesure de l'accroissement des rendements et des superficies cultivées. On a supposé en première approche que le déclenchement d'une maladie résultait d'un déséquilibre dans le peuplement. On cherchait donc à modifier les paramètres physicochimiques pour rétablir cet équilibre. Or, on sait maintenant qu'il y a possibilité de mycoses, de développement bactérien ou attaque virale contre lesquels, une fois l'infection commencée, l'aquaculteur n'a de recours que de supprimer les plants ou la partie du peuplement affectée. L'intervention doit être rapide, sans quoi tout le peuplement et les champs voisins seront atteints. Les filets ou les cordages portant les plants malades sont brûlés. On a vu quelquefois en Indonésie, où les boutures d'*Eucheuma* et les lignes de culture sont très proches les unes des autres, des dizaines d'hectares détruites en quelques heures par une prolifération de « Pitting ». De même, la maladie « verte » peut réduire à néant la production de nombreuses concessions de *L. japonica*, notamment dans le sud de la Chine où les températures relativement hautes facilitent la multiplication des germes. Exceptés quelques traitements antibiotiques utilisés en éclosion, on ne dispose pas de moyens chimiques pour prévenir ou neutraliser les agents pathogènes dans le milieu marin. Il s'agit là d'un domaine de recherches où de grands efforts sont nécessaires.

VIEILLISSEMENT DES SOUCHES

Doty *et al.* (1984) ont révélé le problème que pose le vieillissement des souches multipliées uniquement par bouturage et le risque d'aboutir à une dégénérescence de l'espèce. Il est impératif d'en maintenir les capacités par le recours à la repro-

duction sexuée en croisant des variétés venant d'autres lieux. Or, il est souvent difficile d'obtenir les autorisations de transfert pour disposer d'espèces non indigènes. Il est vrai que dans ces cas d'introduction des précautions sanitaires drastiques doivent être prises pour éviter la dispersion des germes contre lesquels les espèces autochtones pourraient ne pas avoir de défense naturelle.

DISPONIBILITÉ DES INFORMATIONS

La difficulté à obtenir les informations constitue un handicap sérieux à la progression de la phycoculture. Il arrive assez souvent que des circonstances politiques ou économiques (compétitivité exige) obligent à dissimuler certains résultats. Il y a également la barrière des langues : trop peu de rapports chinois, coréens, japonais, philippins sont traduits en une langue comprise un peu partout (anglais). Il est dommage par exemple que les publications de Kang et celles de Hue, spécialistes de la culture de *Porphyra* et d'*Undaria*, sont incompréhensibles pour un biologiste ne lisant pas le coréen. Il est certain que les traductions des travaux en différentes langues, la multiplication des contacts entre chercheurs et techniciens, les échanges de stagiaires entre laboratoires permettraient le perfectionnement plus rapide des techniques ainsi que des avancées significatives dans le domaine des pathologies, de l'amélioration des espèces, de la lutte contre les épiphytes, les algues commensales et les compétiteurs.

ABSENCE D'ÉQUIPES DE RECHERCHE PLURIDISCIPLINAIRE

La phycoculture est également défavorisée par l'absence d'équipes pluridisciplinaires. Or, les chimistes ou les généticiens travaillant sur les phycophytes ne peuvent parvenir à des résultats qu'en prenant simultanément en compte les données des biologistes : l'aptitude de l'algue à synthétiser telle ou telle substance à telle ou telle période est la conséquence d'une situation biologique momentanée qu'il faut connaître et savoir reproduire si on souhaite obtenir cette substance. Il est surprenant que dans le domaine des algues où les phénomènes concernant la reproduction sexuée sont relativement simples, il n'y ait pratiquement pas de phycogénéticien. Or, la culture a besoin pour se développer de plants aux capacités supérieures à celles des algues sauvages. Pour compenser ou justifier le coût de la culture, il faut parvenir à de fortes quantités ou de hautes qualités. Cela nécessite le recours à des plants « étalons » comme le type T4 chez *Chondrus crispus*, la « variété » *Alvarezii Tambalan* des *Eucheuma cottonii* aux capacités telles qu'on en a fait une espèce différente : *Eucheuma alvarezii*, le clone ORDA chez *Gracilaria verrucosa*, la variété Haiquin 1 pour *L. japonica*. Ceux ci ont été le plus souvent obtenus par sélection massale ou hybridation. Les manipulations génétiques directes ou par actions chimiques de-

vraient pouvoir être multipliées. On pourrait réaliser assez facilement des polypléidies et des fusions somatiques à condition de disposer d'un généticien travaillant en équipe avec des algologues car les algues ont de nombreux types de cycles qu'il faut pouvoir contrôler et pour lesquels il faut définir le meilleur moment d'intervention.

La création d'équipes polyvalentes avec des chercheurs ayant chacun une spécialité mais se complétant les uns les autres apparaît de plus en plus comme une criante nécessité. Le développement futur de la phycolture est à ce prix. Et l'enjeu mérite qu'on le prenne en compte.

INCIDENCE SOCIO-ÉCONOMIQUE

La phycolture représente en effet une activité aux multiples retombées dans tous les domaines de la vie moderne ; Il n'est qu'à se rappeler, pour s'en convaincre, toutes les utilisations faites avec les carraghénanes, les alginates, les agars, les algues alimentaires.

Cette aquaculture fournit 2 800 000 t de matière fraîche sur les 3 900 000 utilisées. Elle procure un gain à la base de plus de 25 milliards de francs et un chiffre d'affaires (conditionnement, transport, affinage, promotion, distribution compris) de plus de 80 milliards de francs. Elle mobilise environ 530 000 hectares, crée 250 000 entreprises familiales, procure 950 000 emplois depuis ceux induits pour les installations et leur ensemencement jusqu'à ceux nécessaires au conditionnement et à la vente des produits finis. Elle assure le fonctionnement de 300 à 350 usines qui obtiennent des substances intervenant dans la plupart des domaines de la vie moderne.

PERSPECTIVES

Les recherches de Moore (1977), Baslow (1977), Glombitza (1977, 1979), Amico *et al.*, (1978), Finer *et al.* (1979), Fenical (1980), Paul *et al.* (1980), Higgs et Mulheirn (1981) conduisent à penser que les algues élaborent des substances très différentes de celles isolées des organismes terrestres et pouvant posséder des propriétés originales utilisables dans l'avenir. Ainsi, chez les chlorophycées, on note de nombreuses actions antibiotiques obtenues avec des extraits de Siphonales (*Caulerpa*, *Codium*, *Dasyclada*). Des actions antibactériennes ont été mises en évidence à partir d'un trialdéhyde extrait de *Udotea flabellum*, et d'un composé phénolique bromé produit par *Avrainvillea nigricans*. Chez les Phéophycées, les Dycytotacées, les Cystoseiracées, les Sargassacées et les Fucacées synthétisent des composés phénoliques dérivés ou proches du phloroglycinal, composés à action antibiotique. *Dyctiota crenula* et *Dyctiota flagella* libèrent un dialdéhyde, le dycytotol, toxique pour les bactéries pathogènes et les levures. *Dictyopteris undulata* contient une hydroquinone complexe très actif contre certains champignons. L'Institut du Cancer (Etats-Unis) mène des

recherches sur un biépoxyde extrait de *Spatoglossum schmittii*, le spatol, toxique pour les cellules du mélanosome humain ; mais, en raison de la trop petite quantité disponible, l'expérimentation n'a pu être menée *in vivo*. L'algue brune *Stypoldium zonale* produit une orthoquinone originale, cytotoxique, le stypoldione, agissant sur la leucémie à lymphocytes P 388 par inhibition de la division cellulaire en bloquant la polymérisation de la tubuline. Le stypoldione se comporte donc comme la vincristine et la vinblastine, médicaments anticancéreux bien connus ; il offre une structure chimique capable de donner naissance à de nouveaux médicaments anticancéreux. *Bifurcaria galapagensis* est constamment évitée par les poissons en raison de la présence d'une hydroquinone nommée bifurcarénone. Cette substance est le résultat de la synthèse entre un diterpénoïde et un noyau aromatique : elle possède un pouvoir antibactérien et cytotoxique élevé. On trouve également des hydroquinones à action antibactérienne chez de nombreuses *Sargassum*.

Les Rhodophycées ont été sérieusement analysées du point de vue biomédical. Leurs composés actifs en tant qu'antibiotiques résultent de la présence du brome dans la structure chimique. C'est le cas des Némaliales comme *Liagora farinosa* (Helminthocladiacées) de *Sparagopsis*, de *Delisea* et de *Ptilonia* (Bonnemaisoniacées) ainsi que des Cryptonémiales comme *Chondrococcus* et *Ochtodes* qui contiennent des monoterpènes halogénés montrant des propriétés antimicrobiennes. *Constantinea simplex* élabore une substance encore mal connue du point de vue de sa structure chimique mais dont on a mis en évidence le pouvoir antiviral extrêmement puissant contre les virus du type Herpes. Chez les Gigartinales, *Plocamium* et *Rhodophyllis* se signalent par une action à l'encontre des germes microbiens. Chez les Cérampiales, souvent employées dans la pharmacologie orientale, on a mis en évidence une action *in vitro* contre les bactéries pathogènes pour l'homme ; c'est le cas des extraits de *Dasya pedicellata* var. *sanfordiana* dont le principe actif est la p-hydroxybenzaldéhyde, dérivée sans doute de la tyrosine. Les membres de la famille des Rhodomélacées contiennent aussi des substances bioactives comme *Digenia simplex* utilisée comme vermifuge depuis plus de 10 siècles en raison de l'acide kaïnique qu'elle contient. *Chondria californica* se révèle être un producteur d'antibiotiques sulfurés empêchant la multiplication de *Staphylococcus aureus* ; *Donthalia* sp., *Polysiphonia* sp. et *Rhodomela* sp. possèdent des pouvoirs comparables à celui de *Chondria*. Il faut également citer le genre *Laurencia* dont les métabolites ont des propriétés intéressantes l'agrochimie et la médecine. Le sesquiterpène élatol a une toxicité considérable sur les œufs d'oursins. Un autre métabolite du type lactone montre une très forte activité anticancéreuse dans le cas de la leucémie P. 388. Le laurentérol, autre photosynthétate de *Laurencia*, atteint une capacité antimicrobienne aussi élevée que celle de la streptomycine. La dactyline que l'on extrait des frondes montre, lorsqu'elle est acétylée, une action originale unique : elle neutralise l'effet du pentobarbital. *Delesseria sanguinea* contient un anticoagulant à pouvoir égal au tiers de celui de l'héparine pris comme référence ; des recherches devraient permettre d'accroître cette action.

Exceptés quelques travaux réalisés par Fenical et ses collaborateurs (1974, 1980, 1984), il y a très peu de tests sérieux sur l'action des algues en agriculture. On a cependant établi que :

- les broyats de *Laurencia* détruisaient les pucerons des haricots, les chenilles des marais, les champignons, les araignées et la chenille de la leucanie,
- *Pachydicton coriaceum* pouvait être utilisé contre la cloque de l'oseille et les vers,
- *Odonthalia gloccosa* et *Anacystis marina* pouvaient jouer le rôle d'herbicides, le premier contre les mauvaises herbes, le second plus sélectivement contre le liseron,
- les extraits de *Plocamium cartilagineum* et de *Plocamium violaceum* donnent des résultats très prometteurs en tant qu'insecticides qui sont aussi actifs que les insecticides standard tout en étant biodégradables.

La liste des substances originales nouvellement identifiées n'est pas exhaustive. Si le développement de l'utilisation des algues en tant que sources de substances pharmaceutiques ou agroactives se fait lentement, bien qu'on atteigne des niveaux d'activité élevés, c'est parce que, actuellement, le relais industriel manque pour pousser plus loin les essais et les recherches. L'industrie hésite à intervenir en raison de la difficulté à obtenir une matière végétale homogène et une production bien contrôlée : elle ne peut se satisfaire de cueillettes dans les champs naturels. Elle attend que la phycoculture résolve les problèmes d'approvisionnement en concentrant les peuplements sur des surfaces faciles à récolter et en maintenant les plants dans les conditions où les métabolites utilisables seront disponibles en plus grande quantité et au plus fort de leur efficacité.

Dans cette optique, les perspectives ouvertes à la culture des algues sont nombreuses et exaltantes car d'elles pourrait dépendre la fabrication d'un grand nombre de nouveaux produits importants pour la santé de l'homme et le devenir de l'agriculture.

L'augmentation démographique et l'utilisation excessive qui est faite de l'énergie fossile entraîneront tôt ou tard l'épuisement des réserves de la planète : la répartition entre pays deviendra de plus en plus sujette de disputes et de guerres dont les premières convulsions sont perceptibles au Moyen-Orient. Il faudra sans doute que coule beaucoup de sang et qu'adviennent beaucoup de misères avant que l'homme accepte de se tourner vers une énergie renouvelable qui ne perturbe pas par effet de serre et pollution les équilibres vitaux du globe.

La phycoculture pourrait être en mesure non seulement de fournir des biomasses capables de donner par méthanisation une part de cette énergie qui sera nécessaire, mais également de produire un pourcentage important de protides, glucides, lipides, vitamines, oligoéléments. Elle serait en outre bénéfique à la vie animale, à la production d'oxygène et au renforcement de la couche d'ozone.

C'est en ce sens que les expériences faites en Californie sur la possibilité de créer en pleine mer de vastes peuplements de *Macrocystis pyrifera* paraissent d'un grand intérêt. Elles prospectent en quelque sorte une des voies possibles pour l'avenir. Le vingt-et-unième siècle sera aquacole ou aura beaucoup de difficultés à être.

BIBLIOGRAPHIE

- Abbott I. A., 1980. Seasonal population biology of some carrageenophytes and agarophytes. *Pacific Seaweed Aquaculture*, 2, 45-53.
- Abbott I. A., 1985. *Gracilaria* from Philippines: list and distribution of the species; In "Taxonomy of Economic Seaweeds. with reference to some Pacific and Caribbean species", Abbott I. A., Norris J. N., 89-90.
- Abe K., Sakamoto T., Sasaki S. F., Nisizawa K., 1973. In vivo studies on the synthesis of alginic acid. *Bot. Mar.*, 16, 229-234.
- Abe R., Kaneda Y., 1971. The effects of edible seaweeds on cholesterol metabolism in rats. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 552-562
- Abe S., Kaneda T., 1967. Studies on the effect of marine products on cholesterol metabolism in rats. VII. Fractionation of effective substances from purple laver (2). *Bull. Jap. Soc.*, 33, 4, 361-366.
- Adnan H., Porse H., 1987. Culture of *Eu-cheuma cottonii* and *Eu-cheuma spinosum* in Indonesia. *Hydrobiologia*, 151/152, 355-358.
- Agardh J.G., 1852. *Eu-cheuma*. In "species genera et ordines algarum", 2, 624-629
- Akahane T., Izumi S., 1976. Sulfate groups of the mucilage of red seaweeds (Rhodophyceae). *Agric. Biol. Chem. Jap.*, 40, 2, 285-289.
- Akahane T., Kawashima S., Hirao I., Shimizu T., Minakata A., 1982. Ion activities of some extracellular viscous polysaccharides from red algae. *Polymer. J.*, 14, 181-188.
- Akatsuka I., Iwamoto K., 1979. Histochemical localization of agar and cellulose in the tissue of *Gelidium pacificum* (Gelidiaceae, Rhodophyta). *Bot. Mar.*, 22, 367-370.
- Akiyama K., 1956. Studies of ecology and culture of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar Environmental factors affecting the growth and the maturation of gametophyte. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 25, 143-170.
- Akiyama K., Kurogi M., 1982. Cultivation of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar : the decrease of the crops from natural plants following crop increase from cultivation. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 37, 43-49.
- Aleem A. A., 1980. *Pythium marinum* Sparrow (Phycomycetes) infesting *Porphyra leucosticta* Thuret in the Mediterranean Sea. *Bot. Mar.*, 23, 405-407.
- Allan G. G., 1971. A new procedure for the fractionation of agar. *Carbohydr. Res.*, 17, 234-236.
- Amat J. P., 1981. Essai de culture d'*Eu-cheuma spinosum* à Djibouti. Thèse de 3^{ème} cycle, Ecole Nationale Polytechnique de Toulouse. 130 p.
- Amat M. A., 1989. Les carraghénanes: Production à partir de cultures de *Chondrus crispus* et applications alimentaires. *Oceanis*, 15, 5, 661-671.
- Amico V., Oriente G., Piatelli M., Tringali C., Fattorusso E., Mango S., Mayol L., 1978. Caulerpecyne an usual sesquiterpenoid from the green alga *Caulerpa prolifera*. *Tetrahedron. Lett.*, 3, 593-596.

- Andersen G., 1956. On the detection of alginic acid in tissues by means of birefringence. Proc. 2nd Int. Seaweed Symp., 119-123.
- Andersen I. L., Skipnes O., Smirrod O., Otsgaard K., Hemmer P. C., 1977. Some biological function of the matrix components in benthic algae in relation to their chemistry and the composition of seawater. In "Cellulose chemistry and technology". Arthur J.C. Jr., Ser. 48, *Am. Chem. Soc.*, 361-381.
- Anderson E. K., North W. J., 1965. In situ studies of spore production and dispersal in the giant kelp *Macrocystis*. Proc. 5th Int. Seaweed Symp., 74-86.
- Anderson E. K., North W. J., 1967. Zoospores release rates in giant kelp. *Bull. South. Calif. Acad. Sc.*, 4, 223-232.
- Anderson L. M., 1942. Einige ernährungsphysiologische Versuche mit *Ulva* and *Enteromorpha*. *K. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh.*, 12, 4, 42-52.
- Anderson L. M., 1983. Iron reduction by juvenile *Macrocystis pyrifera*. *Hydrobiologia* 116/117, 493-497.
- Anderson N. S., Dolan T. C. S., Lawson C. J., Penman A., Rees D. A., 1968. Carrageenans. Part V. The masked repeating structures of lambda and iota carrageenans. *Carbohydr. Res.*, 7, 468-473.
- Anderson N. S., Dolan T. C. S., Penman A., Rees D. A., Mueller G. P., Stancioff D. J., Stanley N. F., 1968. Carrageenans. Part IV. Variations in the structure and gel properties of kappa carrageenan, and the characterization of sulphate esters by infrared spectroscopy. *J. Chem. Soc.*, 5, 602-606.
- Anderson N. S., Dolan T. C. S., Rees D. A., 1968. Carrageenans. Part III. Oxidative hydrolysis of methylated kappa carrageenan and evidence for a masked repeating structure. *J. Chem. Soc.*, 3, 596-601.
- Anderson N. S., Dolan T. C. S., Rees D. A., 1973. Carrageenans. VII. Polysaccharides from *Eucheuma spinosum* and *Eucheuma cottonii*. The covalent structure of iota carrageenan. *J. Chem. Soc.*, 2173-2176.
- Anderson N.S., Rees D.A., 1965. The repeating structure of some polysaccharide sulfates from red seaweeds. Proc. 5th Int. Seaweed Symp., 243-249.
- Ando Y., Inoue K., 1961. Decomposition of alginic acid by microorganisms. IV. On the *Vibrio*-type bacteria, newly isolated from the decaying *Laminaria*. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.* 27, 339-341.
- Andrews J.H., 1976. The pathology of marine algae. *Biol. Rev.*, 51, 211-253.
- Andrews J.H., 1977. Observations on the pathology of seaweeds in the Pacific Northwest. *Can. J. Bot.*, 55, 1019-1027.
- Anon., 1980. Alginate fibres create textures of fruits, vegetables and meats. *Food Processing*, 41, 7, 22-24.
- Anon., 1981. Carrageenan. In *Food Chemicals Codex*, 3rd ed., National Academy Press, Washington, D.C., 74-75.
- Anon., 1982. Standard tables of food composition in Japan. Rep. 4th Edn. Resources Council, Science and Technology Agency, Ishiyaku Publ. Inc., Tokyo.
- Anon., 1984. Annual report of Nori. Provision News, Tokyo. *Appendix*, 144-155.
- Anon., 1985. Fisheries economics in China 1949-1983. Agric. Econ. Inst. Chinese Ac. Social Sc. Bureau des Pêches du Ministère de l'Agriculture. Pékin. 1798 p.
- Anon., 1985. Yearbook of fisheries for 1985. Fish house Japon. Tokyo. 514 p.
- Anon., 1990. Present status of *Porphyra* aquaculture in the Republic of Korea. National Fisheries and Research Administration. Technical paper, 33 p.
- Aoki T., Araki T., Kitamikado M., 1990. Isolation and identification of a porphyran-degrading bacterium. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 56, 819-823.
- Apt K.E., 1984. Tumour-like growths on *Gracilaria epihippisor* Hoyle. *J. Phycol.*, 24-31

- Apt K.E., 1988 a. Etiology and development of hyperplasia induced by *Streblonema* sp. (Phaeophyta) on members of the Laminariales (Phaeophyta). *J. Phycol.*, 24, 28-34.
- Apt K.E., 1988 b. Galls and tumor-like growths on marine macroalgae. *Dis. Aquat. Org.*, 4, 211-217.
- Araki C., 1937. Acetylation of agar-like substance of *Gelidium amansii*. *J. Chem. Soc. Jap.*, 58, 1338-1350.
- Araki C., 1956. Structure of agarose constituents of agar-agar. *Bull. Chem. Soc. Jap.*, 29, 543-544.
- Araki C., 1958. Seaweed polysaccharides. Proc. Int. Congr. Biochem., 4th Congr. Symp., 1, 1-16.
- Araki C., 1965. Some recent studies on polysaccharides of agarophytes. Proc. 5th Int. Seaweed Symp., 3-19.
- Araki C., Arai K., 1956. Studies on the chemical constitution of agar-agar. Isolation of a new crystalline disaccharide by enzymatic hydrolysis of agar-agar. *Bull. Chem. Soc. Jap.*, 29, 339.
- Araki C., Arai K., 1957. Studies on the chemical constitution of agar-agar. XX: Isolation of a tetrasaccharide by enzymatic hydrolysis of agar-agar. *Bull. Chem. Soc. Jap.*, 30, 3, 287-293.
- Araki C., Arai K., Hirase S., 1967. Studies on the chemical constitution of agar-agar. XXIII: Isolation of D-xylose, 6-O-methyl-D-galactose, 4-O-methyl-L-galactose and O-methyl-pentose. *Bull. Chem. Soc. Jap.*, 40, 959-962
- Araki C., Hirase S., 1956. The polysaccharides of *Chondrus oscillatus*. *Bull. Chem. Soc. Jap.*, 29, 770-775.
- Araki C., Hirase S., Ito T., 1959. Chemical constituents of the mucilage of *Gloiopeltis furcata*. Abstr. 3rd Int. Seaweed Symp., 81-82.
- Araki S., Ogawa H., Oohusa T., Saito M., Ueno J., Kayama M., 1982. Degradation of ascorbic acid in dried laver "nori" during storage at different water activities. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 48, 643-646.
- Araki S., Sakurai T., Kawaguchi A., Murata N., 1987. Positional distribution of fatty acids in glycerolipids of the marine red alga, *Porphyra yezoensis*. *Plant. Cell. Physiol.*, 28, 5, 761-766.
- Araki S., Sakurai T., Omata T., Kawaguchi A., Murata N., 1986. Lipid and fatty acid composition in the red alga *Porphyra yezoensis*. *Jap. J. Phycol.*, 34, 94-100.
- Arasaki S., 1947. Studies on the wasting disease of cultured lavers (*Porphyra tenera*). *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 13, 74-90 (en japonais).
- Arasaki T., Arasaki S., 1983. Vegetables from the sea. Tokyo, Japan publications, Inc., 196 p.
- Arasaki T., Arasaki S., Mino N., 1971. The distribution of trimethylamine and trimethylamine oxide in marine algae. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 506-509.
- Arasaki T., Arasaki S., Mino N., Kuroda M., 1983. The protein value in human nutrition of edible seaweeds. Proc. 11th Inter. Seaweed Symp., 513-517.
- Aratsuka I., Iwamoto K., 1979. Histochemical localization of agar and cellulose in the tissue of *Gelidium pacificum* (Gelidiaceae, Rhodophyta). *Bot. Mar.*, 22, 367-370.
- Armisen R., Galatas F., 1987. Production, properties and uses of agar. In "Production and utilization of products from commercial seaweeds". Mac Hugh D.J. FAO Workshop in Qingdao, People's Republic of China, 2-49.
- Arnott S., Fulmer A., Scott W.E., Dea I.C.M., Moorhouse R., Rees D.A., 1974. The agarose double helix and its function in agarose gel structure. *J. Mol. Biol.*, 90, 269-284.
- Arnott S., Fulmer A., Scott W.E., Dea I.C.M., Moorhouse R., Rees D.A., 1974. Lambda carrageenan : molecular structure and packing of polysaccharide dou-

- ble helices in oriented fibres of divalent cation salts. *J. Mol. Biol.*, **90**, 253-267.
- Arrontes J., 1990. Composition, distribution on host and seasonality of epiphytes on three intertidal algae. *Bot. Mar.*, **33**, 205-211.
- Arzel P., 1989. Aménagement rationnel des Pêcheries de Bretagne Nord : les algues rapport DRV/Pêche/Brest/IFREMER.
- Asano M., Kikuchi S., Kawamura T., 1990. Effect of small herbivorous sea-snails on survival rates of the young Laminariales plants. *Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst.*, **52**, 65-71.
- Asare S.O., 1980. Seasonal changes in sulphate and 3-6 anhydrogalactose content of phycocolloides from two red algae. *Bot. Mar.*, **23**, 9, 595-598.
- Atkins E.D.T., Mackie W., Parker K.D., Smolko E.E., 1973. Structural components of alginic acid. II. Crystalline structure of poly-a-L-guluronic acid. Results of X-ray diffraction and polarized infrared studies. *Biopolymers*, **12**, 1879-1887.
- Atkins E.D.T., Mackie W., Smolko E.E., 1973. Structural components of alginic acid. I. Crystalline structure of poly-b-D-mannuronic acid. Results of x-ray diffraction and polarized infrared studies. *Biopolymers*, **12**, 1865-1878.
- Atsbury W.T., 1945. Structure of alginic acid. *Nature*, **155**, 667.
- Baardseth E., 1965. Localisation and structure of alginate gels. Proc. 5th Int. Seaweed Symp., 20-27.
- Bae K.U., Chang J.W., Seong M.H., 1977. Study on culture of Laminariaceae in artificial liquid method. *Bull. Fish. Dev. Agency*, **16**, 151-163.
- Ballantine D.L., 1979. The distribution of algal epiphytes on macrophyte hosts offshore from La Parguera, Puerto Rico. *Bot. Mar.*, **22**, 107-111.
- Barbaroux O., 1984. Compte rendu d'une mission en Chine (23 mai - 12 juin 1984) sur l'aquaculture - Rapp. IFREMER, Lab. Algoculture Nantes, n 185.
- Barbaroux O., Perez R., Dreno J.P., 1984. Possibilité d'exploitation et de culture aux Antilles d'*Eucheuma spinosum*. Science et Pêche, *Bull. Inst. Pêches marit.*, **348**, 20 p.
- Barbier J., 1988. Composition chimique des gamétophytes d'*Undaria pinnatifida* : coût du free-living. Rapport IFREMER.
- Barton E.S., 1901. On certain galls in *Furcellaria* and *Chondrus*. *J. Bot.*, **39**, 49-51.
- Baslow M.H., 1977. Marine Pharmacology. A study of toxins and other biological active substances of marine origin. Krieger R.E. Co Ed., Huntington N.-Y. 327 p.
- Batey J.F., Turvey J.R., Williams E.L., 1973. Variation in structure among galactan sulphates related to agar. Proc. 8th Int. Seaweed Symp., 535-538.
- Batters E.A.L., 1892. *Phycol. Mem.*, **1**, 25.
- Baudrimont R., 1961. Influence de divers milieux de culture sur le développement de quelques Ulvacées. *Le Botaniste*, **44**, 77-192.
- Bayley S.T., 1955. X-ray and infrared studies on carrageenin. *Biochem. Biophys. Acta*, **17**, 194-205.
- Beckley L.E., 1982. Studies on the littoral seaweed epifauna of St. Croix Island. 3. *Gelidium pristoides* (Rhodophyta) and its epifauna. *South African J. Zool.*, **17**, 3-10.
- Beleau M.H., Heidelbaugh N.D., Van Dyke D., 1975. Open conversion to animal and human foods. *Food Technology*, 27-45.
- Bellion C., 1982. Utilisation d'enzymes et de spectroscopie de RMN du ¹³C pour la caractérisation des carraghénanes. Thèse Doc. Etat, Univ. Paul Sabatier, Toulouse.
- Bellion C., Hamer G.K., Yaphe W., 1980. Analysis of kappa-iota hybrid carrageenans with kappa carrageenase, iota carrageenase and ¹³C NMR. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 379-384.

- Bellion C., Hamer G.K., Yaphe W., 1982. The degradation of *Euclima spinosum* and *E. cottonii* carrageenans by i-carrageenases and k-carrageenases from marine bacteria. *Can. J. Microbiol.*, 28, 874-880.
- Berard-Thériault L., Cardinal A., 1973. Importance de certains facteurs écologiques sur la résistance et la dessiccation des fucacées (Phéophycées, Fucales). *Phycologia*, 12, 41-52.
- Bert M., Said R.B., Deslandes E., Cosson J., 1989. Carrageenans from tetrasporophytic and gametophytic stage of *Cystoclonium purpureum*. *Phytochemistry*, 28, 1, 71-72.
- Bhattacharjee S.S., Hamer G.K., Yaphe W., 1977. Study of agar and carrageenan by ¹³C NMR spectroscopy. In Jensen A. & Stein J.R. Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 379-385.
- Bhattacharya D., 1985. The demography of fronds of *Chondrus crispus* (Stackhouse). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 91, 217-231.
- Bidwell R. G. S., Mac Lachlan J., 1985. Carbon nutrition of seaweeds: photosynthesis, photorespiration and respiration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 86, 15-46.
- Bidwell R. G. S., Lloyd N. D. H., Mac Lachlan, 1984. The performance of *Chondrus crispus* (Irish moss) in laboratory simulations of environments in different locations. *Hydrobiologia*, 116/117, 292-294.
- Bird C. J., Edelstein T., Mac Lachlan J., 1976. Studies on *Gracilaria*. Occurrence in Atlantic Canada with particular reference to Pomquet Harbour, Nova Scotia. *Nat. Can.*, 104, 257-266.
- Bird C. J., Mac Lachlan J., 1982. Some underutilized taxonomic criteria in *Gracilaria* (Rhodophyta, Gigartinales). *Bot. Mar.*, 25, 557-562.
- Bird C. J., Mac Lachlan J., 1984. Taxonomy of *Gracilaria*: Evaluation of some aspects of reproductive structure. *Hydrobiologia*, 116/117, 41-62.
- Bird C. J., Mac Lachlan J., Grund D., 1977. Studies in *Gracilaria* in vitro life history of *Gracilaria* sp. from Maritimes Provinces. *Can. J. Bot.*, 55, 1282-1290.
- Bird C. J., Van der Meer J. P., Mac Lachlan J., 1982. A comment on *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Rhodophyta, Gigartinales). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 62, 453-459.
- Bird C.J., Helleur R.J., Hayes E.R., Mac Lachlan J., 1987. Analytical pyrolysis as a taxonomic tool in *Gracilaria* (Rhodophyta : Gigartinales). *Hydrobiologia*, 151/152, 207-211.
- Bird G.M., Haas P., 1931. On the nature of the cell wall constituents of *Laminaria* sp. Mannuronic acid. *Biochem. J.*, 25, 403-411.
- Bird K. T., Hanisak M. D., Ryther J., 1981. Chemical quality and production of agars extracted from *Gracilaria tikvahiae* grown in different nitrogen enrichment conditions. *Bot. Mar.*, 24, 441-444.
- Bird K.T., 1984. An historical perspective on economic and systems cost of kelp cultivation for bioconversion to methane. In "Algal Biomass technologies". Barclay W.R., Mac Intosh R.P., Nova Hedwigia, 83, 150-154.
- Bird K.T., 1987. Cost analysis of energy from marine biomass In "seaweed cultivation for renewable resources". Bird K.T., Benson P.H. eds., *Develop. in Aqua. Fish. Sc.*, 16, 334-341.
- Bird N., 1974. Studies on *Gracilaria*: Ecology of an attached population of *Gracilaria* sp. at Barrachois Harbour, Colchester Co., N.S. Proc. N.S. Inst. Sc., 27, 144-158.
- Bird N., Chen L. C.-M., Mac Lachlan J., 1979. Effects of temperature, light and salinity of growth of *Chondrus crispus*, *Furcellaria*, *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales, Rhodophyta) and *Fucus serratus* (Fucales, phaeophyta). *Bot. Mar.*, 22, 521-527.
- Birnbaum, 1981. Covalent stabilisation of alginate gel for the entrapment of living

- whole cells. *Biotechnology Letters*, 3, 393-400.
- Bitter T., Muir H.M., 1962. A modified uronic acid carbazole reaction. *Anal. Biochem.*, 4, 330-334.
- Black H. J., Fonck O'B E., 1980. On the vegetation dynamics of *Gracilaria* sp. in playa Changa, Coquino, Chile. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 223-228.
- Black W. A. P., Blakemore W. R., Colquhoun J.A., Dewar E.T., 1965. The evaluation of some red marine algae as a source of carrageenan and its kappa and lambda components. *J. Sc. Food Agric.*, 16, 573-585.
- Black W.A.P., 1950. The seasonal in weight and chemical composition of the common british laminariaceae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 29, 45-72.
- Black W.A.P., 1966. Preparation and some of the properties and uses of the carrageenans. *Soc. Chem. Ind. London, Monogr.*, 24, 33-45.
- Blakeslee M., 1986. Determination of carbon concentration effects of photosynthesis : a pH independent approach. *Nova Hedwigia*, 83, 79-94.
- Boalch G. T., Holme N. A., Kephson N. A., Sidwell J. M. C., 1974. A resurvey of Colman's intertidal traverses at Wemburg, South Devon. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 54, 551-553.
- Bodard M., 1966. Les *Gracilaria* et *Gracilariopsis* du Sénégal. *Ann. Fac. Sc. Univ. Dakar*, 19, 27-55.
- Bodard M., 1973. Réflexions sur les cultures d'algues à partir de boutures. *Bull. Soc. Phycol. Franc.*, 18, 20-29.
- Bodard M., Christiaen D., 1978. Culture, exploitation et biochimie des algues rouges fournisseurs des agar-agars et carraghénanes. Etude DGRST, Labo. d'Algologie, UER de Biologie, Univ. de Lille I, 49 p.
- Bodard M., Christiaen D., 1978. Essais d'extraction et d'analyses biochimiques d'agar-agar à partir de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss. *Bull. Soc. Phycol. Franc.*, 23, 11-17.
- Bodeau-Bellion C., 1983. Analysis of carrageenan structure. *Physiol. Vég.*, 21, 785-793.
- Bokn T., 1987. Effects of diesel oil and subsequent recovery of commercial benthic algae. *Hydrobiologia*, 151-152, 277-284.
- Bolton J.J., Germann I., Lüning K., 1983. Hybridation between Atlantic and Pacific representatives of the simplices section of *Laminaria* (Pheophyta). *Phycologia*, 22, 22, 133-140.
- Booth E., 1975. Seaweeds in industry. In Riley, J.P. & Skirrow G. "Chemical Oceanography", N.Y., Academic Press, 4, 219-268.
- Borgesén E., 1932. A revision of Forsskal's algae mentioned in flora Aegyptiaco-Arabica and found in his herbarium in the Botanical Museum of the University of Copenhagen. *Dansk botanisk Archiv.*, 8, 1-16.
- Boude J. P., Do A., Gouin S., Hoang C., Negro Y., Reveret J. P., 1989. Le marché nord-américain d'*Undaria pinnatifida*. Laboratoire d'Economie Halieutique de l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes et Université du Québec, 10, 75p.
- Boude J. P., Negro Y., Fauchoux A., Simon B., 1988. Le marché des algues alimentaires dans le monde en 1987 ; place d'*Undaria pinnatifida*. Rapport Laboratoire d'Economie Halieutique de l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes, 8, 45p.
- Boudouresque C. F., Gerbal M., Knoepffler-Peguy M., 1985. L'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Phéophyceae, Laminariales) en Méditerranée. *Phycologia*, 24, 364-366.
- Bouvier R., 1791. Historia fucarum - Bull. Chimie Paris, 9, 12 p.
- Brandt R.P., 1923. Potash from kelp : early development and growth of the giant

- kelp, *Macrocystis pyrifera*. U.S. Depart. Agric., 1191, 40 p.
- Brasch D.J., Chang H.M., Chuah C.T., Melton L.D., 1981. The galactan sulfate from the edible, red alga *Porphyra columbina*. *Carbohydr. Res.*, 97, 113-125.
- Braud J. P., 1989. Culture en bassin de l'algue rouge *Chondrus crispus*. Rapp. S. B. I., Recherche et Développement Ressources "Algues". 8 p.
- Braud J. P., 1989. Les filières de production en développement sur le littoral atlantique: culture en bassin de l'algue rouge *Chondrus crispus*. 2ème Rencontres Inter-régionales, La Baule, France, 12 juin.
- Braud J. P., Delépine R., 1980. Growth response of *Chondrus crispus* (Rhodophyta, Gigartinales) to light and temperature in laboratory and outdoor tank culture. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 553-558.
- Braud J.P., Debroise R., Perez R., 1977. New prospects for utilisation of marine algae of the genus *Laminaria*. *Rev. Trav., Inst. Pêches marit.*, 41, 203-211.
- Braud J.P., Perez R., Lacherade G., 1977. Etude des possibilités d'adaptation de l'algue rouge *Eucheuma spinosum* à Djibouti. Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 533-539
- Brechignac F., 1985. Photosynthèse et photorespiration chez la macroalgue marine *Chondrus crispus*. Substrat carboné absorbé et nature de la prise d'oxygène. Thèse de Doctorat d'Etat es Sciences Naturelles. Univ. Paris 7.
- Briand X., Brault D., 1985. Agar : pour une politique de reconquête du marché intérieur. Rapp. CEVA, contrat 84-03601. 18 p.
- Briand X., Brault D., 1987. Algues alimentaires humaines : mise en place d'une législation. CEVA., n 36.
- Bride V., L. Lepinay, J.R. Gleyse, F. Passey, 1989. Exporting seaweed for use in ready to eat meals to California. Rapport IS-MA, 54 p.
- Brigand G., 1975. Structure et propriétés physicochimiques des galactomannes et carraghénanes. *Pub. Soc. Pierrefitte - Aubry*, 16 p.
- Brostoff W.N., 1988. Taxonomic studies of *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh (Phaeophyta) in Southern California : holdfasts and basal stipes. *Aquatic Botany*, 31, 289-305.
- Brucker R.F., Wormington G.M., Nakada H.L., 1971. Comparison of some physico-chemical properties of alginic acid of differing composition. *J. Macromol. Sc. Chem.*, 5, 1169-1185.
- Bryce T.A., Clark A.H., Rees D.A., Reid D.S., 1982. Concentration dependance of the disorder transition of carrageenans : further confirmatory evidence for the double helix in solution. *Eur. J. Biochem.*, 122, 63-70.
- Bucke C., Wiseman A., 1981. Immobilised enzymes and cells. *Chemistry & Industry*, 234-240.
- Buggeln R. G., Craigie J. S., 1973. The Physiology and Biochemistry of *Chondrus crispus* Stackhouse. In : "*Chondrus crispus*". Harvey M. J., Mac Lachlan J. M. Nova Scotian Institute of Science, Halifax, 81-102.
- Burman N.L., 1768. *Historia fucorum*. Cornelis Haak, Leiden et Johannes Schreuder Amsterdam. 242 p.
- Burzycki G.M., Waaland J.R., 1987. On the position of meiosis within life history of *Porphyra torta* (Rhodophyta). *Bot. Mar.*, 30, 5-10.
- Butler M. R., 1931. Observations on the chemical composition of some marine algae. *Plant Physiol.*, 6, 295-305.
- Butler M. R., 1934. Some properties of the polysaccharide complex extracted from marine alga, *Chondrus crispus*. *Biochem. J.*, 28, 759-769.
- Butler M. R., 1936. Seasonal variations in *Chondrus crispus*. *Biochem. J.*, 30, 1338-1344.

- Cable W. D., 1974. A description of the activities of the Maullin (Chile) Fishing Cooperative in the extraction of the marine alga *Gracilaria* sp. *Bot. Mar.*, 17, 60-62.
- Callens G., 1984. Action de la lumière sur la maturation et la croissance du gamétophyte d'*Undaria pinnatifida*. Rapport IFREMER et Intechmer à Cherbourg, 54 p.
- Callow M.E., Evans L.V., 1976. Localisation of sulfated polysaccharides by X-rays microanalysis in *Laminaria saccharina*, *Planta*, 137, 155-157.
- Campello F., 1989. Environnement bactérien des productions aquicoles. Rapport Interne de la Direction des Ressources vivantes DRV-89.043-RA-Paris (partiellement imprimé-non publié).
- Campello F., 1991. Substances et rôle anti-bactérien de la phycosphère marine. DRV/91-09/RA - Nantes. 16 p.
- Cancino J.M., Munoz J., Munoz M., Orellana M. C., 1987. Effects of the bryozoan *Membranipora tuberculata* (Bosc.) on the photosynthesis and growth of *Gelidium rex* Santelices et Abbott. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 113, 105-112.
- Cantacuzene A., 1930. Contribution à l'étude des tumeurs bactériennes chez les algues marines. Thèse Fac. Sc. Univ. Paris.
- Causey N.B., Prytherch J.P., Mac Caskill J., Humms H.J., Wolf F.A., 1946. Influence of environmental factors upon the growth of *Gracilaria confervoïdes*. *Bull. Duke Univ. Mar. Sta.*, 3, 19-24.
- Centre du Commerce International (CNUCED-GATT), 1981. Etude pilote de l'Industrie et du Commerce des algues. 188 p.
- CEVA, 1987. Algues alimentaires humaines. Mise en place d'une législation. Publ. CEVA, 17 p.
- CEVA, CIAM, IFREMER, 1990. Mission d'Etude de la filière algues en Norvège (9-16 sept.). *Rap. Int.*, 120 p.
- Champetier G., 1972. Introduction à la chimie macromoléculaire. Champetier G., Buser R., Néel J., Sigwalt P., Hermann, Paris, 197 p.
- Chang C. F., Xia B. M., 1963. *Polycavernosa*, a new genus of the Gracilariaceae. *Studia Mar. Sinica*, 3, 119-126.
- Chang C. F., Xia B. M., 1976. Studies on Chinese species of *Gracilaria*. *Studia Mar. Sinica*, 11, 91-163.
- Chang C. F., Xia B.-M., 1984. Some problems in the taxonomy of Chinese species of *Gracilaria* (Rhodophyta). *Hydrobiologia* 116/117, 59-62.
- Chang J.W., Chung D.Y., 1973. Studies of the culture of *Laminaria*. On the tide over the summer of cultivated *L. religiosa* Miyabe in warm water area. *Bull. Fish. Dev. Ag.*, 8, 12-13.
- Chang J.W., Chung D.Y., Bae K.U., Yun M.N., 1973. Study on the culture of *Laminaria japonica* in Mipo bay. *Bull. Fish. Dev. Ag.*, 11, 37-57.
- Chang J.W., Geon S.H., 1970. On the transplantations of tangle *L. religiosa* in temperate zone. *Bull. Fish. Dev. Ag.*, 5, 63-73.
- Channing D. M., Young G.T., 1953. Amino-acids and peptides. Part X. The nitrogenous constituents of some marine algae. *J. Chem. Soc. (London)*, 1481-1491.
- Chanzy H., 1983. Aspects microfibrillaires des parois végétales révélées par la technique de diffraction des électrons. *Com. Gr. Fr. Parois végétales*, Paris, 9-12.
- Chapman A. R. O., Edelstein T., Power P. J., 1977. Studies on *Gracilaria*. I. Morphological and anatomical variation in samples from the lower Gulf of St Lawrence and New England. *Bot. Mar.*, 20, 149-153.
- Chapman W.J., Chapman D.J., 1980. Seaweeds and their uses. 3rd Chapman et Hall. London New-York. 333 p.
- Chassy R., 1989. Les phycocolloïdes : produits et marchés. Mastère Management

- de l'Innovation. Transferts de Technologie. Groupe ESC Toulouse, 64 p.
- Chauvot I., 1982. Les carraghénanes: structure, propriétés, utilisations. Thèse de Pharmacie, Univ. de Picardie.
- Chemin E., 1937. Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. Gén. Bot.*, 49, 424-448.
- Chen D., Lin G.G., Shen S., 1981. Study of the alginic acid decomposition bacteria : rot disease of the *Laminaria* summer sporeling. *Oceanol. Limnol. Sinica*, 12, 2, 133-137.
- Chen D., Liu X., Wang Q.X., 1986. Studies on alginic acid decomposing bacteria. 4. Distribution of alginic acid decomposing bacteria in *Laminaria* farm and its ecological significance. *Oceanol. Limnol. Sinica*, 17, 137-143.
- Chen D., Liu X., Yang Z., Qiu S., 1984. Studies on alginic acid decomposing bacteria. 3. The cause of the rot disease and detaching of *Laminaria* sporophytes in sporeling culture stations and their preventive measures. *Oceanol. Limnol. Sinica*, 15, 581-589.
- Chen J.Y., 1989. *Laminaria* culture : Site selection criteria and guidelines. Network of Aquaculture Centres in Asia (N.A.C.A.). *Nat. Int. Fish. Inst.* Bangkok, Thailand SF/wp/99/11, 31 p.
- Chen L. C. M., 1989. Cell suspension culture from *Porphyra linearis* (Rhodophyta) a multicellular marine red alga. *J. Appl. Phycol.*, 1, 153-159.
- Chen L. C. M., Edelstein T., Ogata E., Mac Lachlan J., 1970. The life history of *Porphyra miniata*. *Can. J. Bot.*, 48, 325-389.
- Chen L. C. M., Mac Cracken I., Ragan M.A., 1990. Biotechnology potential for Hoshi-Nori production. *World Aquaculture*, 21, 3, 106-107.
- Chen L. C. M., 1973. The biology of *Chondrus crispus* Stackhouse: Systematics, Morphology and Life History. In " *Chondrus crispus*". Harvey M. J., Mac Lachlan. Nova Scotian Institute of Science Halifax, 1-34.
- Chen L. C. M., 1977. Morphological and culture studies of two strains of *Chondrus crispus* Stackhouse. Ph. D. Thesis, Univ. of New Brunswick, Fredericton.
- Chen L. C. M., Mac Lachlan J. S., 1971. The life history of *Chondrus crispus* in culture. *Can. J. Bot.*, 50, 1055-1060.
- Chen L. C.M., Mac Lachlan J. S., Neish A. C., Shacklock P. F., 1973. The ratio Kappa to Lambda carrageenan in nuclear phases of the rhodophycean algae, *Chondrus crispus* and *Gigartina stellata*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 53, 11-16.
- Chen L. C.M., Morgan K., Sympson F. J., 1982. Selection of Tetrasporophytes of Irish Moss. *Bot. Mar.*, 25, 35-36.
- Chen L. C.M., Taylor A. R. A., 1980. Investigations of Distinct Strains of *Chondrus crispus* Stackh. I. Field and Laboratory observations. *Bot. Mar.*, 13, 435-440.
- Chen L. C.M., Taylor A. R. A., 1980. Investigations of Distinct Strains of *Chondrus crispus* Stackh. II. Culture studies. *Bot. Mar.*, 23, 441-448.
- Chen T. P., 1976. Aquaculture practices in Taiwan. Fishing News Book Limited, Garden Walk, Farnham Surrey, England, 77 p.
- Cheney D., Mathieson A. C., Schubert D., 1980. The application of genetic improvement techniques to seaweed cultivation: I. Strain selection in carrageenophyte *Chondrus crispus*. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 559-567.
- Cheney D.P., Dawes C.J., 1974. Taxonomic studies of Florida species of *Eucheuma*. Proc. 8th Int. Seaweed Symp., 59-63.
- Cheney D.P., Dawes C.J., 1980. On the need of revision of taxonomy of *Eucheuma* (Rhodophyta) in Florida and Caribbean sea. *J. Phycol.*, 16, 622-625.
- Chiang Y.M., 1980. Cultivation of *Gracilaria* (Rhodophyta, Gigartinales) in Tai-

- wan. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 569-574.
- Chiang Y.M., 1984. Seaweed aquaculture and its associated problems in Republic of China. T.M.L. Conference Proc., 1, 99-109.
- Chihara M., 1974. Recent advances in the cultivation of macro algae in Japan. In Proc. 8th Int. Seaweed Symp., 36-45
- Chiriffe J., Gardner R.G., 1968. Características de secado de algas de la especie *Macrocystis pyrifera*. Proc. 6th Int. Seaweed Symp., 671-684.
- Chiu B.T., 1956. Biology of *Laminaria japonica*. Proc., 2nd Int. Seaweed Symp., 37-43.
- Choo P. S., 1990. Status of production and utilization of seaweeds in Malaysia. Rep. Reg. Works. "Culture and utilization of Seaweeds", Cebu, Philippines, 106-123.
- Chopin T., 1986. The red alga *Chondrus crispus* Stackhouse (Irish Moss) and carrageenans : a review. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sc.*, 1514.
- Chopin T., 1986. Variations saisonnières de la nutrition phosphorée, des carraghénanes et de la croissance chez deux formes de l'algue rouge *Chondrus crispus* Stackhouse. Thèse 3ème cycle, Univ. Bret. Occidentale, Brest, France, 175 p.
- Chopin T., Pringle J.D., Semple R.E., 1988. Reproductive capacity of dragraked and non-dragraked Irish moss (*Chondrus crispus* Stackhouse) beds in the southern Gulf of St Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 45, 5, 758-766.
- Chou K.C., 1973. The studies of the extraction of agar from *Gracilaria*. *J. Fish. Soc. Taiwan*, 2, 40-43.
- Chrispeels M.J., 1976. Biosynthesis, intracellular transport and secretion of extracellular macromolecules. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 27, 19-38.
- Christiaen D., 1978. Recherches sur l'extraction de l'agar-agar de *Gracilaria*. DEA, Univ. Lille I, 110 p.
- Christiaen D., 1981. Etude biochimique de l'agar-agar de *Gracilaria verrucosa*. Thèse de 3ème cycle, Univ. Lille I, 167 p.
- Christiaen D., 1986. Structure et fonction des polysides matricielles de la paroi de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss. Thèse Doc. es Sc. Nat., Univ. Lille 673, 173 p.
- Christiaen D., Bodard M., 1983. Spectroscopie infrarouge de films d'agar de *Gracilaria verrucosa*. *Bot. Mar.*, 26, 425-427.
- Citharel J., 1971. Contribution au métabolisme azoté des algues marines. Thèse DESN, Univ. de Rennes, 112, 41, 183 p.
- Clendenning K.A., 1962. Photosynthesis and growth in *Macrocystis pyrifera*. Proc. 4th Int. Seaweed Symp. 55-65.
- Clendenning K.A., 1963. Determination of fresh weight, solids, ash and equilibrium moisture in *Macrocystis pyrifera*. *Bot. Mar.*, 4, 3/4, 204-218.
- Clendenning K.A., 1971. Photosynthesis growth and translocation in giant kelp. *Am. J. Bot.*, 39, 99-107.
- Clendenning K.A., Sargent M.C., 1957. Physiology and Biochemistry of Grant Kelp. *Univ. Calif. Inst. Mar. Res. IMR* 57-4, 57-6, 58-3, 58-10, La Jolla, California.
- CNUCED/GATT, 1981. Etude pilote de l'industrie et du commerce mondiaux des algues. *Cent. Conv. Int. Palais des Nations*. Genève. 121 p.
- Cole K., 1968. Gametophytic development and fertilization in *Macrocystis integrifolia*. *Can. J. Bot.*, 46, 777-782.
- Cole K.M., 1990. Biology of the red algae. In "Biology of the red algae". Cole K.M., Sheath R.G., 517 p.
- Cole K.M., 1990. Chromosomes. In "Biology of the red algae", Cole K.M., Sheath R.G. 73-101.
- Coll J., Cox J., 1977. The genus *Porphyra* C. Ag. (Rhodophyta, Bangiales) in the American North Atlantic. I. New species

- from North Carolina. *Bot. Mar.*, 30, 155-159.
- Collins T.F.X., Black T.N., Prew J.H., 1979. Effects of calcium and sodium carrageenans and carrageenan on hamster foetal development. *Food and Cosmetic Toxicol.*, 17, 443-449.
- Con L.M., 1980. *Macrocystis* harvest strategy in British Columbia. Proc. Conf. Branfield Marine Station, British Columbia, Srivastava, Walter de Gruyter Berlin, N-Y, 265-283.
- Conover J. T., 1968. The importance of natural diffusion gradients and transport of substances related to benthic marine plant metabolism. *Bot. Mar.*, 11, 1-9.
- Conway E., 1964. Autoecological studies of the genus *Porphyra*. II. *Porphyra umbilicalis* (L.). *J. Agric. Brit. Phycol. Bull.*, 2, 349-363.
- Conway E., 1965. Juvenile stages in the genus *Porphyra*. Proc. 5th Int. Seaweed Symp. 101-105.
- Conway E., Cole K., 1977. Studies in the Bangiaceae. Structure and reproduction of the *Conchocelis* of *Porphyra* and *Bangia* in culture (Bangiales, Rhodophyceae). *Phycologia*, 16, 205-216.
- Conway E., Mumford T.F. Jr, Scagel R.F., 1975. The genus *Porphyra* in British Columbia and Washington. *Syesis*, 8, 185-244.
- Corre S., Prieur D., 1990. Density and morphology of epiphytic bacteria on the kelp *Laminaria digitata*. *Bot. Mar.*, 33, 515-523.
- Corre S., Prieur D., Chamroux S., Floch J.-Y., Hourmant A., 1989 a. Etude préliminaire des communautés bactériennes épiphytes de *Laminaria digitata*. *Can. J. Microbiol.*, 35, 740-743.
- Corre S., Prieur D., Chamroux S., Floch J.-Y., Hourmant A., 1989 b. Caractérisation des communautés bactériennes épiphytes de frondes de *Laminaria digitata* et de débris résultant de leur fragmentation. *Cah. Biol. Mar.*, 30, 115-130.
- Correa J., Nielsen R., Grund D.W., 1988. Endophytic algae of *Chondrus crispus* (Rhodophyta). 2. *Acrochaete heteroclada* sp.nov., *A. operculata* sp. nov. and *Phaeo-phila dendroides* (Chlorophyta). *J. Phycol.*, 24, 528-539.
- Correa J., Nielsen R., Grund D.W., Mac Lachlan J., 1987. Endophytic algae of Irish moss (*Chondrus crispus* Stackh.). *Hydrobiologia*, 151-152, 223-228.
- Cosson J., 1972. Etude biométrique d'une population de *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux. Thèse de Doctorat 3e Cycle. Univ. Caen France, 92 p.
- Cosson J., 1972. Action de la lumière et de la température sur le développement des gamétophytes de *Laminaria digitata* (L.) Lam., *C. R. Acad. Sc. Paris*, 276, 973-975.
- Cosson J., Deslandes E., Braud J.P., 1990. Preliminary approach to the characterization and seasonal variation of carrageenans from four Rhodophyceae on the Normandy coast (France). *Hydrobiologia*, 204/205, 539-544.
- Cottler R., 1971. The ultrastructure of *Chondrus crispus* (L.) Stackhouse (Irish moss). M. Sc. Thesis, Dalhousie, Univ. Halifax, N. S., 86 p.
- Craigie J. S., 1984. Disease control in *Chondrus crispus*. *J. Phycol.*, 20, 9-12.
- Craigie J. S., 1990. Cell walls. In "Biology of the red algae". Cole K. M. et Sheath. R. G., 221-257.
- Craigie J. S., Leigh C., 1978. Carrageenans and agar. In "Handbook of phycological methods". Hellebust J. A. Craigie J. S. Cambridge Univ. Press, N.Y., 109-113.
- Craigie J. S., Pringle J. D., 1978. Spatial distribution of tetrasporophytes and gametophytes in four Maritime populations of *Chondrus crispus*. *Can. J. Bot.*, 56, 2910-2914.
- Craigie J. S., Shacklock P. F., 1989. Culture of Irish Moss. In: "Cold water aquaculture in Atlantic Canada. Andrew D. Bo-

- ghen, Univ. of Moncton, New Brunswick, 243-270
- Craigie J. S., Wen Z. C., Van der Meer J. P., 1984. Intraspecific and nutritionally-determined variations in the composition of agars from *Gracilaria* sp. *Bot. mar.*, 27, 55-61.
- Cribb A.B., 1954. *Macrocystis pyrifera* (L.) Ag. in Tasmania waters. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 5, 1-34.
- Cronshaw J., Myers A., Preston R.D., 1958. A chemical and physical investigation of the cell-walls of some marine algae. *Biochem. Biophys. acta*, 17, 89-103.
- Czapek R., 1920. Der mineralstoffwechsel der algen. *Biochem. Pflanz.*, 2, 352-360.
- D'Elia C., Deboer J., 1978. Nutritional studies of two red algae. II. Kinetics of ammonium and nitrate uptake. *J. Phycol.* 14, 266-272.
- Dallyn H., Falloon W.C., Bean P.G., 1977. Method for the immobilization of bacterial spores in alginate gel. *Laboratory Practice*, 26, 773-775.
- Dangeard P., 1931. Sur un *Ectocarpus* parasite provoquant des tumeurs chez le *Laminaria flexicaulis* (*Ectocarpus deformans* nov. sp.). *C. R. hebd. Soc. Biol.*, 192, 57-60.
- Dangeard P., 1958. A propos du développement de quelques *Enteromorpha* et de quelques *Ulva*. *Le Botaniste*, 42, 143-151.
- Dangeard P., 1963. Biologie et sexualité de quelques *Ulva*. *Le Botaniste*, 46, 181-204.
- Darbishire O.V., 1902. *Chondrus*. Liverpool Marine Biology Committee, Memoir. 9, 42 p.
- Davies J. M., Ferrier N. C., Johnston C. S., 1973. The ultrastructure of the meristoderm cells of the hapteron of *Laminaria*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 3, 237-246.
- Dawes C. J., 1974. Ecological studies of Florida *Eucheuma* : *E. nudum*. Proc. 8th Int. Seaweed Symp., 87-91.
- Dawes C. J., 1974. Marine algae of the west coast of Florida. Univ. of Miami Press, 201 p.
- Dawes C. J., 1974. Marine Botany. A Wiley Interscience Publication Wiley J. and Sons, N.Y., 627 p.
- Dawes C. J., 1974. On the mariculture of the florida seaweed *Eucheuma isiforme*. Florida sea Grant report, 2, 10p.
- Dawes C. J., 1977. Physiological and biological comparisons of *Eucheuma* (*Florideophyceae*) yielding iota carrageenans. Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 199-207.
- Dawes C. J., Mathieson A.C., Cheney D.P., 1974. Ecological studies of floridean *Eucheuma* (*Rhodophyta, Gigartinales*) : seasonal variations of carrageenans, total carbohydrates, proteins and lipids. *Bull. Mar. Sc.*, 24, 286-299.
- Dawes C. J., Scott F.M., Bowler E., 1961. Light and electron microscopic survey of algal cell walls. I. Pheophyta and Rhodophyta. *Am. J. Bot.*, 48, 925-933.
- Dawes C. J., Stanley N.F., Moon R.E., 1980. Physiological and biochemical studies on the iota carrageenan from *Eucheuma uncinatum* Setchell and Gardner from the gulf of California. *Bot. Mar.*, 2, 12-17.
- Dawson E. Y., 1949. Studies of northeast Pacific Gracilariaceae. Allan Hancock *Fdn. Publ. occ. Pap.*, 7, 1-54.
- Dawson E. Y., 1953. On the occurrence of *Gracilariopsis* in Atlantic and Caribbean. *Bull. Torrey Bot. Club*, 80, 314-316.
- Dawson E. Y., 1962. Addition to the marine flora of Costa Rica and Nicaragua. *Pacif. Nat.*, 3, 375-395.
- Dawson E. Y., Aclero C., Foldvik N., 1964. The seaweeds of Peru. Cramer J., Weinheim. 13, 111 p.
- Dawson E. Y., Neushull M., Wildman R.D., 1960. Seaweeds associated with kelp beds along Southern California and Northwestern Mexico. *Pacific Naturalist*, 1, 14, 26 p.

- DeBoer J. A., 1977. Effects of nitrogen enrichment on growth rate and phycocolloid in *Gracilaria foliifera* and *Neogardhiella baileyi* (Florideophyceae). Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 263-271.
- DeBoer J. A., 1981. Nutrients in "The biology of seaweed". C.S. Lobban & M.J. Wynne, Bot. Monogr., Blackwell Scientific Publications, Oxford. 17, 356-392.
- DeBoer J. A., Ryther J. H., 1978. Potential yields from a waste recycling-algal mariculture system. In: "The marine plant biomass of the Pacific Northwest. A Potential Economic Resource", Krauss R. W., Oregon State Univ. Press, Corvallis, 231-249.
- Delf E.M., Levyns M., 1906. Reproduction in *Macrocystis pyrifera*. *Ann. Bot.*, 40, 158.
- Delphin E., 1991. Teneur en acide alginique des *Laminaria japonica* de l'Etang de Thau. Rap. IFREMER. Maîtrise Océanologie Univ. Perpignan, 25 p.
- Deslandes E., Potin P., Zinoun M., Floc'h J.Y., 1990. Contribution on the content and nature of the phycocolloids from *Kallymenia reniformis* (Cryptonemiales, Rhodophyta). *Hydrobiologia*, 204/205, 603-608.
- Destombe C., Godin J., Bodard M., 1987. Decay in the life history of *Gracilaria verrucosa*: the consequences in cultivation. In "Advances in biotechnology", Lille, 22, 17-25.
- Dewey F.M., K.A. Donnelly, D. Foster, 1983. *Penicillium waksmanii* isolated from a red seaweed, *Eucheuma striatum*. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 81, 433-434.
- Dias-Piferrer M., Perez C. C., 1964. Growth of *Gracilaria verrucosa*. *Inst. Biol. Mar.*, C.A.A.M. ; Univ. Porto-Rico, 1-145.
- Diaz Piferrer M., Lopez H., 1959. Algas de Cuba. *Inst. Cubano de Invest. Tecnol.*, 6, 2-5.
- Ding M., Jiang B., Fei X., 1990. Bacterial abundance, monitor and control in the seawater system of *Laminaria* summer sporeling culture stations. *Mar. Sc.*, 1, 29-34.
- Dixon P. S., 1961. On the classification of the Florideae with particular reference to the position of the Gelidiaceae. *Bot. Mar.*, 3, 1, 1-16.
- Dixon P. S., Irvine L. M., 1977. Seaweeds of the British Isles. I. Rhodophyta, Part 1. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. London, British Museum (Natural history), 252 p.
- Dixon P. S., Richardson W. N., 1969. The life histories of *Bangia* and *Porphyra* and the photoperiodic control of spore production. Proc. Int. Seaweed Symp., 6, 133-139.
- Dolan T.C.S., Rees D. A., 1965. The carrageenans II. the position of the glycosidic linkages and sulfate esters in Lambda carrageenans. *J. Chem. Soc.*, 3, 534-539.
- Donati V., 1750. Storia naturale marina dell' Adriatico.
- Doninno V., Mac Candless E. L., 1978. The immunochemistry of carrageenans from *Eucheuma* and related algal species. *Carbohydr. Res.*, 66, 85-93.
- Doninno V., Mac Candless E. L., 1978. The immunochemistry of lambda type carrageenans from certain red algae. *Carbohydr. Res.*, 67, 235-241.
- Doninno V., Mac Candless E. L., 1979. Immunochemistry of kappa-type carrageenans from certain red algae. *Carbohydr. Res.*, 72, 157-163.
- Doninno V., Mac Candless E. L., Bell R.A., 1979. Pyruvic derivative of an carrageenan from a marine red alga (*Petrocelis* sp.). *Carbohydr. Res.*, 71, 1-4.
- Doty M. S., 1977. Seaweed resources and their culture in the south of China Sea Region : Publ. FAO SCS/7/WP60, (Workshop in Manille), 22 p.
- Doty M. S., 1977. Status of marine agronomy with special reference to the tro-

- pics. Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 9, 35-58.
- Doty M. S., 1983. Coral reef diversifield farming. In C.K. Tseng ; joint China. US Phycology Symp. Science Press. Beijing, 437-478.
- Doty M. S., 1985. Current marine agronomy In R.W. Krauss : "The marine plant biomass of Pacific North west coast". Oregon State Univ. Press, Cowallis, 203-214.
- Doty M. S., 1985. *Eucheuma alvarezii* nov. sp. (Gigartinales, Rhodophyta) from Malaysia. In "Taxonomy of Economic Seaweeds". Abbot A, Norris J.N., California Sea Grant College Program, Rep. T-CSGCP-011, La Jolla, 37-45.
- Doty M. S., 1987. *Eucheuma* cultivation in Philippines. In "Case studies of seven commercial seaweeds resources". FAO Fish. Technical paper, 281, 123-161
- Doty M. S., 1987. The production and use of *Eucheuma*. In "Case studies of seven commercial seaweed resources", FAO, Fisheries Technical Paper, 281, 123-164.
- Doty M. S., Alvarez V. B., 1975. Status problems, advances and Economics of *Eucheuma* farm. Mar. Tech. Sc. J., 9, 4, 30-35.
- Doty M. S., Fischer J. R., 1987. Experimental culture of Seaweeds (*Gracilaria* sp.) in Penang, Malaysia, FAO, Bay of Bengal Programm, BOBP / WP / 52. GCP / RAS / 040 / SWE. 37 p.
- Doty M. S., Norris J.N., 1984. *Eucheuma* species (Rhodophyta ,Solieriaceae) that are the major sources of carrageenans. In "Taxonomy of economic seaweeds", Abbot I.A., Norris J.N. Proc. Inter. Workshop, Univ. of Guam, U.S.A., 37-45.
- Doty M. S., Santos G.A., 1978. Carrageenans from tetrasporic and cystocarpic *Eucheuma* species. Aquatic Bot., 4, 143-149.
- Dréno J. P., Pérez R., Barbaroux O., 1984. L'algue rouge *Eucheuma spinosum*, un essai de culture intensive en milieu enrichi. Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit., 338, 10-20.
- Drew K. M., 1949. *Conchocelis* phase in the life history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. Nature, 164, 748-749.
- Drew K. M., 1954. Studies in the bangioi- dae III. The life history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. Ann. Bot., N.S., 18, 183-211.
- Dring M. J., 1967. Effects of daylength on growth and reproduction of the *Conchocelis* phase of *Porphyra tenera*. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 47, 501-510.
- Druehl. L. D., 1983. Morphological and physiological responses of *Macrocystis pyrifera* to nitrate enrichment. Hydrobiologia, 116/117, 471-474.
- Druel L. B., Boal R., 1980. Manipulation of the laminariales life cycle and its consequences for Kombu mariculture. Proc. 10th Int. Seaweed Symp. 575-581.
- Duckworth M., Turvey J.R., 1969. The specificity of an agarase from a *Cytophaga* species. Biochem. J., 113, 693-696.
- Duckworth M., Yaphe W., 1971. Preparation of agarose by fractionation from the spectrum of polysaccharides in agar. Anal. Biochem., 44, 636-641.
- Duckworth M., Yaphe W., 1971. The structure of agar. I. Fractionation of a complex mixture of polysaccharides. Carbohydr. Res., 16, 189-197.
- Duckworth M., Yaphe W., 1971. The structure of agar. II. The use of a bacterial agarase to elucidate structural features of the charged polysaccharides in agar. Carbohydr. Res., 16, 435-445.
- Dupuis A., 1989. Amélioration de la culture de deux algues brunes. Rapport IFREMER Lab. Algoculture, 130, 33 p.
- Durairatnam M., Santos N. Q., 1980. Agar from *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss and *Gracilaria sjoestedtii* kylin from northeast Brazil. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 669-674.
- Durand P., Vinot C., 1986. Etude de biomolécules d'intérêt pharmaceutique ex-

- traites d'algues : vitamines K1 et polysaccharides sulfatés. Contrat IFREMER n 85 5 470 071. Université de Compiègne, 32 p.
- Dyerberg J., Bang H.O., Stoffersen E., Mancada S., Vane J.R., 1978. Eicosapentanoic acid and prevention of thrombosis and arteriosclerosis. *Lancet*, 2, 117-119.
- Edelstein T., 1977. Studies on *Gracilaria* sp. Experiments on inocula incubated under greenhouse conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 30, 249-259.
- Edelstein T., Bird C. J., Mac Lachlan J., 1976. Studies in *Gracilaria*. 2 : Growth under greenhouse conditions. *Can. J. Bot.*, 54, 2275-2290.
- Elliot J. H., Ganz A.J., 1975. Gel characterization with the Weissemberg rheogoniometer : application to carrageenan gels. *J. Food Sc.*, 40, 2, 294-298.
- Endo T., Matsudaira Y., 1960. Correlation between water temperature and the geographical distribution of some economic seaweeds. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 26, 9, 871-872.
- Enright C. T., 1977. Competitive interaction between *Chondrus crispus* (Florideophyceae) and *Ulva lactuca* (Chlorophyceae) In "*Chondrus crispus*" Aquaculture. Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 209-218.
- Enright C. T., Craigie J. S., 1980. Effects of temperature and irradiance on growth and respiration of *Chondrus crispus* Stackh. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 272-275.
- Ericson L. E., Carlson L., 1954. Studies on the occurrence of amino acids, niacin and panthothenic acid in marine algae. *Arkiv Kemi*, 511-522.
- Etchevery Daza H., 1951. Generos algológicos chilenos. *Revista de Biol. Mar.*, 3, 1/2, 53-69.
- Etchevery Daza H., 1958. Algas marinas chilenas. *Industria conservera*, 229, 194-195.
- Evans L. V., 1963. A large chromosome in *Laminaria nucleus*. *Nature*, 198, 215, 5-9.
- Evans L. V., 1966. The pheophyceae : 1. In Godward B.M.E. "The chromosomes of the algae". 97 p.
- Evans L. V., Callow M.E., Callow J.A., 1974. Host-Parasite relationships in seaweeds. Proc. 8th. Int. Seaweed Symp., 167-171.
- Ezura Y., Kawabata M., Miyashita H., Kimura T., 1988. Changes of bacterial population in the nursery tanks for the forced cultivation of makonbu *Laminaria japonica*. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 54, 655-663.
- Ezura Y., Yamamoto H., Kimura T., 1988. Isolation of a marine bacterium that produces red-spots on the culture bed of makonbu *Laminaria japonica* cultivation. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 54, 665-672.
- Fang T. C., 1984. Some genetic features from culturing the haploid cells of kelps. *Hydrobiologia*, 116/117, 317-318.
- Fang T. C., Dai J. X., 1980. The use of haploid phase in the genetic study of *L. japonica*. *Acta Genet. Sinica*, 7, 19-25.
- Fang T. C., Dai J. X., Ou Y.L., Tsuei C.C., Chen T. C., 1978. Some genetic observations on the monoploid breeding of *L. japonica*. *Scientia Sinica*, 21, 3, 401-412.
- Fang T. C., Jiang B. Y., 1962. Heterozigous plants of natural population of *L. japonica* and its use. *J. Shandong Coll. Ocean.*, 1, 32-38.
- Fang T. C., Jiang B. Y., 1965. Responses to vitamin C of female gametophytes of *L. japonica*. *Oceanol. Limnol. Sinica Soc.*, 6, 3, 18-19.
- Fang T. C., Jiang B. Y., Li J. J., 1965. Further studies of the genetic *Laminaria japonica* gametophytes of higher length. *Oceanol. Limnol. Sinica Soc.* 5, 19-36.
- Fang T. C., Jiang B. Y., Li J. J., 1966. A breeding of long frond variety of *L. japonica*. *Oceanol. Limnol. Sinica Soc.*, 8, 1, 27-29.
- Fang T. C., Jiang B. Y., 1963. Inheritance of frond length. *J. Shandong Coll. Ocean.*, 12, 1-8.

- Fang T. C., Li J. J., 1965. Adaptability of *Laminaria japonica* gametophytes of higher temperatures at different development stages. *J. Shandong Coll. Ocean.*, 1, 17-22.
- Fang T. C., Li J. J., 1965. Effects of temperature and heredity on the cell number and maturity rate of female gametophytes of *L. japonica*. *Oceanol. Limnol. Sinica Soc.*, 7, 4, 22-23.
- Fang T. C., Li J. J., 1976. The breeding of new varieties of Haidai (*L. japonica*) with high production and high content of iodine. *Scientia Sinica*, 19, 2, 244-251.
- Fang T. C., Li J. J., Chen T.J., 1963. Effect of ^{60}Co Gamma radiations on young sporophytes of *L. japonica*. *Studia marina Sinica*, 6, 27-32.
- Fang T. C., Tai J.H., Chen T. C., 1971. Parthenogenesis and genetic properties of parthenogenesis of *Undaria pinnatifida* and *Laminaria japonica*. *Acta Ocean Sinica*, 1, 1, 7-12.
- Fang T. C., Wu C. Y., Jiang B. Y., 1961. Effect on germlings of *L. japonica* of X radiations. *Sc. letters*, 1940-1943.
- Fang T. C., Wu C. Y., Li J. J., 1962. Increased adaptability of higher temperature of gametophytes and sporeling of HAIQING n1 breed of *L. japonica*. *Oceanol. Limnol. Sinica Soc.*, 1-2, 29-37.
- FAO, 1988. Manual of Seaweed farming *Eucheuma*, avril 1988. FAO. U.N.D.P.E.R. RAS 84/016. Asean/SF/88, 2, 26 p.
- FAO, 1989. Culture of Kelp in China Yellow Sea Fisheries Institute of Qingdao (people's Republic of China) R.A.S./86/024, 204 p.
- FAO/WHO, 1973. Report of joint FAO/WHO Ad Hoc Expert Committee "Energy food and Requirement".
- Feldmann J., 1951. Ecology of marine algae. In "Manual of Phycology" G. M. Smith, Chronica Marina Co., Waltham, Masson., 313-334.
- Feldmann J., 1954. Inventaire de la flore marine de Roscoff. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, suppl., 6, 152 p.
- Feldmann J., Feldmann G., 1970. Sur l'ultrastructure des synapses des algues rouges, *C.R. Acad. Sc., Paris*. 271, 292-295.
- Femino R. J., Mathieson A. C., 1974. Investigation of New England marine algae. IV. The ecology and seasonal succession of tide pool algae at Bald Head Cliff. York, Maine. *Bot. Mar.*, 23, 319-332.
- Feng C., 1990. A summary of *Undaria* cultivation in China. *Bull. Bur. Aquac. Product. Agricult.* Beyong, 12 p.
- Fenical W., 1974. Cyclooudesmol, antibiotic cyclopropane containing Sesquiterpeve from marine algae, *Chondria opposiclododa* Dawson *Tetrahedron Lett.* 13, 1137-1140.
- Fenical W., 1980. Diterpenoids. In "Marine Natural Products" *Chem. Biol. Perspectives*. Schener P.J. 1, Academic Press, N.-Y., 174-242.
- Fenical W., Paul V. J., 1984. Antibiotic and cytotoxic terpenoids from tropical green algae of the faunic udoteaceae *Hydrobiologia*, 116/117, 137-140.
- Fernando-Jara H., 1990. Epidemic outbreaks of herbivorous annelid worms (*Polychaeta nereididae*) in the South of Chile. *Medio ambiente acuaticos*, 11, 1, 65-75.
- Fernando-Jara H., Moreno C.A., 1984. Herbivory and structure in midlittoral rocky community : a case in southern Chile. *Ecology*, 65, 1, 28-38.
- Finer J., Clardy J., Fenical W., Minale L., Riccio L., Battaibe J., Kirkup M., Moore R.E., 1979. Structure of dictyodial and dictyolactone, unusual diterpenoids. *J. Org. Chem.*, 44, 12, 2044-2047.
- Floc'h J. Y., 1968. Premiers résultats d'une expérience de transplantation de *Chondrus crispus* (L.) Stackh. Proc. 6th Int. Seaweed Symp., 171-177.

- Floc'h J. Y., 1980. Uptake of inorganic ions and their distance transport in Fucales and Laminariales. Proc. conf. Bramfield Marine Station British Columbia, M. Srivastaya, Walter de Gruyter, Berlin N.Y., 1982.
- Floc'h J. Y., 1988. Evaluation du risque écologique présenté par l'introduction de l'algue japonaise *Undaria pinnatifida*. Faculté des Sciences de l'Université de Bretagne Occidentale. 53 p.
- Floc'h J. Y., Pajot R., Wallentinus I., 1988. The Japanese brown alga *Undaria pinnatifida* on the coast of France and the possibilities of its establishment in European waters. Conference paper, Int. Council Expl. Sea. Case histories of the effects of the transfers and introductions for Marine Resources. Bergen, Norway, 16 p.
- Floc'h J. Y., Penot M., 1974. Translocation of ³²P and ⁸⁶Rb in some brown algae. Proc. 8th Int. Seaweed Symp., 117-187
- Food and Drug Administration (U.S.A.), 1979. Carrageenan, salts of carrageenan, and *Chondrus* extract (carrageenin) ; withdrawal of proposal and termination of rulemaking procedure. *Fed. Register* 44 403425.
- Foster M. S., 1981. The regulation of macroalgal associations in kelp forests. Proc. 11th Int. Seaweed Symp., 112-133.
- Foynt B., 1955. Specific difference between northern and southern populations of the green alga *Ulva lactuca* L., *Publ. Stat. Zool. Napoli*, 27, 261-270.
- Frei E., Preston R. D., 1962. Configuration of alginic acid in marine brown algae. *Nature*, 196, 130-134.
- Frie L., 1963. On the cultivation of axenic red algae. *Physiol. plant*, 16, 695-708.
- Frie L., 1973. Requirements for organic substances in seaweeds. *Bot. Mar.*, 2, 1, 12-14.
- Friedlander M., Ben-Amotz A., 1991. The effect of outdoor culture conditions on growth and epiphytes of *Gracilaria conferta*. *Aquatic Botany*, 39, 315-333.
- Friedlander M., Krom M. D., Ben-Amotz A., 1991. The effect of light and ammonium on growth, epiphytes and chemical constituents of *Gracilaria conferta* in outdoors cultures. *Bot. Mar.*, 34, 161-166.
- Friedlander M., Lipkin Y., 1982. Rearing of Agarophytes and Carrageenophytes under field conditions in Eastern Mediterranean. *Bot. Mar.*, 25, 101-105.
- Friedlander M., Lipkin Y., Yaphe W., 1981. Composition of agars from *Gracilaria verrucosa* and *Pterocladia capillaceae*. *Bot. Mar.*, 24, 595-598.
- Fritsch F. E., 1945. The structure and reproduction of algae, Cambridge Univ. Press, Londres, 1/2, 927 p.
- Fujibayashi S., Habe H., Nisizawa K., 1970. Heterogeneity of alginate in special reference to the enzymatic degradation. *J. Biochim.*, 67, 37-45.
- Fujihara M., Tizima N., Yamamoto I., Nagumo T., 1978. The purification for chemical and physical characterization of an antitumour polysaccharide from the seaweed *Sargassum fulvellum*. *Carbohydr. Res.*, 125, 97-106.
- Fujita Y., 1973. Maceration of laver frond by enzymes of bacteria causing green spot rotting-like deterioration. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 38, 911-915.
- Fujita Y., 1978. Studies on pathogenic *Pythium* of laver red rot in Ariake sea farm. V. Germination of *Pythium porphyrae* oospores. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 44, 15-19.
- Fujita Y., Zenitani B., 1976. Studies on pathogenic *Pythium* of laver red rot in Ariake sea farm. I. General mycological characteristics. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 42, 1183-1188.
- Fujita Y., Zenitani B., Nakao Y., Matsubara T., 1972. Bacteriological studies on diseases of cultured laver. II. Bacteria associated with diseased laver. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 38, 565-569.
- Fujiwara-Arasaki T., Mino N. et Kuroda M., 1984. The protein value in human

- nutrition of edible marine algae in Japan. *Hydrobiologia*, 116/117, 513-516.
- Fujiyama T., 1957. Histological and chemical studies on cancerous disease of *Porphyra tenera*. In "Suisangaku Shusei", Tokyo, Univ. of Tokyo, 829-836.
- Fuller M. S., Lewis B., Cook P., 1966. Occurrence of *Pythium* sp. on the marine alga *Porphyra*. *Mycologia*, 58, 313-318.
- Fuller S. W., 1972. Factor affecting the concentration and properties of carrageenan in *Chondrus crispus*. Ph. D. Thesis, Univ. of New Hampshire, Durham, N.H., 90 p.
- Fuller S. W., Mathieson A. C., 1972. Ecological studies of economic red algae. IV. Variations of carrageenan concentration and properties in *Chondrus crispus* Stackhouse. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 10, 49-58.
- Funano T., 1981. Crossing experiments of several industrial species of *Laminaria* in Hokkaido, Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 22, 2, 11-18.
- Funano T., 1983. The ecology of *Laminaria religiosa*. Miyabe. The ecology of populations different in age and site. *Sc. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stat.*, 25, 111-186.
- Fuse T., Goto F., 1971. Some properties of agarose and agaropectin isolated from various mucilaginous substances of red seaweeds. *Agric. Biol. Chem.*, 35, 799-804.
- Gabrielson P. W., 1983. Vegetative and reproductive morphology of *Eucheuma isiforme* (Rhodophyta, Gigartinales, Solieriaceae). *J. Phycol.* 19, 2, 45-52.
- Gaillardon Y., 1984. Etude du procédé de culture intensive des gamétophytes d'*Undaria pinnatifida* par free-living. IUT de Biologie Appliquée de la Rochelle, 58 p.
- Garrigue G., 1989. Culture, transformation et commercialisation des algues marines : la culture des *Eucheuma*. ORSTOM, Centre de Nouméa, compte-rendu du séminaire de Suva, Fidji, 4, 26 p.
- Gausey N. B., Prytherch J. P., Mac Caskill J., Humm H. J., Wolf F. A., 1946. Influence of the environmental factors upon the growth of *Gracilaria confervoides*. *Bull. Duke Univ. Mar. Sta.*, 3, 19-24.
- Gayral P., 1959. Premières observations et réflexions sur les Ulvacées en culture. *Le Botaniste*, 43, 85-100.
- Gayral P., 1962. Résultats concernant la reproduction d'*Ulva fasciata* Delile. Proc. 4th Int. Seaweed Symp., 79-88.
- Gayral P., 1966. Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Notions fondamentales sur la biologie, l'écologie et la systématique des algues marines. Douin, Paris, 632 p.
- Gayral P., 1967. Mise au point sur les Ulvacées (Chlorophycées), particulièrement sur les résultats de leur étude en laboratoire. *Le Botaniste*, 50, 205-250.
- Genu, 1985. A story of controlling texture in foods in natural food ingredients. Publ. Genu : Pectins and carrageenans.
- Gerard V. A., 1982. Growth and utilization of internal nitrogen reserves by giant kelp *Macrocystis pyrifera* in low-nitrogen environment. *Mar. Biol.*, 66, 27-35.
- Gerard V. A., 1982. In situ rates of nitrate uptake by giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 62, 211-224.
- Gerard V.A., North W. J., 1980. Kelp growth on ocean farm in relation to fertilizing. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 581-586.
- Gibbons M. J., 1988. The impact of wave exposure on the meiofauna of *Gelidium pristoides* (Turner) Kuetzing (Gelidiales : Rhodophyta). *Estuar. Coast. Shelf Sc.*, 27, 581-593.
- Gibor A., Polne M., Biniaminou M., Neushul M., 1980. Exploratory studies of vegetative propagation of marine algae. Procedure for obtaining axenic tissue. Proc. Int. Seaweed Symp., 10, 587-593.
- Giraud A., Magne F., 1968. La place de la méiose dans le cycle de développement de *Porphyra umbilicalis*. C.R. Acad. Sc. Paris, 267, 86-588.

- Glenn E. P., Doty M. S., 1981. Photosynthesis and respiration of the tropical red seaweeds: *Euclima striatum* (Tambalang and Elkhorn varieties) and *E. denticulatum*. *Aqua Bot.*, 10, 353-364.
- Glickman S. A., Shubtosova I. G., 1957. Physical chemistry of agar theory and practice of agar fractionation. *Kolloid Zhur.*, 19, 281-6.
- Glicksman M., 1969. Gum technology in the food industry. N.Y., Academic Press, 67-68.
- Glicksman M., 1969. Gum technology in the food industry. N.Y., Academic Press, 239-273.
- Glicksman M., 1983. Red seaweed extracts (agar, carrageenans, furcellaran). In Glicksman M. "Food hydrocolloids", Florida, CRC Press, 73-113.
- Glicksman M., 1987. Utilization of seaweed hydrocolloids in food industry. *Hydrobiologia*, 151/152, 31-47.
- Glombitza K. W., 1977. Highly hydroxylated phenols of Pheophyceae. In "Marine Natural Products". Chemistry Faulkner D.J., Fenical W. Plenum Press, N.Y., 191-204.
- Glombitza K. W., 1979. Antibiotics from algae In "Marine algae in Pharmaceutical Science" Hoppe H.A., Levring T., Tanaka Y. Walter de Gruyter N.Y., 303-342.
- Goff L. J., 1983. Marine algal interactions: epibiosis, endobiosis, parasitism and disease. In: Joint China-U.S. Phycol. Symp., C.K. Tseng, Science Press, Beijing, 221-274.
- Gong Y. G., 1990. Status of production and utilization of seaweeds in the Republic of Korea. *Bull. Fish.Dev. Ag.*, 1-21.
- Gordon K. H., Bhattacharjee S., Yaphe W., 1977. Analysis of the enzymic hydrolysis products of agarose by ¹³C NMR spectroscopy. *Carbohydr. Res.*, 54, C7-C10.
- Gordon-Mills E. M., Mac Candless E. L., 1973. Ultrastructure and Histochemistry of *Chondrus crispus*. In "*Chondrus crispus*". Harvey M. J. Mac Lacklan J. M.-C., Nova Scotian Institute of Science Halifax, 111-121.
- Gordon-Mills E. M., Mac Candless E. L., 1974. Studies on carrageenans in the cell walls of *Chondrus crispus* Stack. Proc. 8th Int. Seaweed Symp., 558-562.
- Gordon-Mills E. M., Mac Candless E. L., 1977. Carrageenans in the cell walls of *Chondrus crispus* Stack (Rhodophyceae, Gigartinales). II. Birefringence. *Phycologia*, 16, 169-176.
- Gordon-Mills E. M., Tas J., Mac Candless E. L., 1978. Carrageenans in the cell walls of *Chondrus crispus* Stack. (Rhodophyceae, Gigartinales). III. Metachromasia and topooptical. *Phycologia*, 17, 95-104.
- Gotovets V. H., Kizevetters J. V., 1987. Fermentation of *L. japonica*. *Bull. Far. East Branch. Acad. Sc. U.R.S.S.*, 22, 54-56.
- Grant G. T., Morris E. R., Rees D. A., Smith P. J. C., Thom D., 1973. Biological interactions between polysaccharides and divalent cations: the egg-box model. *F.E.B.S. Lett.*, 32, 195-198.
- Grasdalen H., Larsen B., Smidsrod O., 1977. ¹³C-NMR studies of monomeric composition and sequence in alginate. *Carbohydr. Res.*, 89, 179-191.
- Grasdalen H., Larsen B., Smidsrod O., 1977. ¹³C-NMR study of alginate. *Carbohydr. Res.*, 56, C11-C15.
- Green H. C., 1936. Process for making alginic acid and product. U.S. Patent 2.036.934.
- Greer C. W., Yaphe W., 1983. Enzymatic analysis of carrageenans from *Euclima nudum*. Proc. 11th Int. Seaweed, 563-567.
- Greer C. W., Yaphe W., 1984. Characterization of hybrid (beta-kappa-gamma) carrageenan from *Euclima gelatinae*. J. Agardh (Rhodophyta, Solieriaceae) using carrageenases.
- Greville R.K., 1830. *Algae Britannicae* Edingburg. 121 p.

- Grubb V. M., 1925. The male organs of the Florideae. *J. Linn. Soc. London Bot.*, 47, 177-255.
- Guiry M. D., 1981. The life history in laboratory culture of an isolate of *Chondrus crispus* Stackh. (Rhodophyta) from Scotland. *Br. Phycol. J.*, 14, 124.
- Guiry M. D., Masuda M., 1984. The inheritance of a spontaneous pigment mutation in a species of *Chondrus* (Rhodophyta) from Japan. *Br. Phycol. J.*, 19, 194.
- Guiry M. D., 1981. *Chondrus crispus* Stackhouse "T4" is a male clone (Rhodophyta). *Phycologia*, 20, 439-439.
- Guiseley K. B., 1968. Seaweeds colloids. In "Encyclopedia of Chemical Technology", Kirk R. E., Othmer D. F., Interscience Publications Inc., N.Y., 17, 763-784.
- Guiseley K. B., 1970. The relationship between methoxyl content and gelling temperatures of agarose. *Carbohydr. Res.*, 13, 247-250.
- Gutknecht J., Dainty J., 1968. Ionic relation of marine algae. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 6, 163-200.
- Haas P., 1921. On carrageen (*Chondrus crispus*). On the occurrence of etheral sulphates in the plant. *Biochem. J.*, 15, 469-476.
- Haas P., 1921. The nature and composition of Irish Moss. *Pharm. J.*, 3, 106, 485.
- Habig H., Ryther J. H., 1984. Methane production from the anaerobic digestion of some marine macrophytes. *Aquaculture*, 9, 323-327.
- Hagiwara H., Shimunaka M., Morisaki M., Ikegawa N., Inada Y., 1984. Sitosterol stimulative production of plasminogen activator in cultured endothelial cells from bovine carotid artery. *Thrombosis Res.*, 33, 363-370.
- Hall E.N., 1977. The ocean resource challenge In Krau R.W., "The marine plant biomass of Pacific Northwest coast : a potential economic resource", Oregon State Univ. Press Corvallis, 353-377.
- Hamel G., 1931. Phéophycées de France, Paris, 432 p.
- Hanic A. L., Craigie J.S., 1969. Studies on algal article. *J. Phycol.*, 5, 89-102.
- Hanic A. L., 1973. Cytology and Genetics of *Chondrus crispus* Stackhouse. In "Chondrus crispus". Harvey M. J., Mac Lachlan J. M.-C. Nova Scotian Institute of Science, Halifax, 34-53.
- Hanisak M. D. 1980. Methane production from red seaweed *Gracilaria tikvahiae*. Proc. 10th Int.. Seaweed Symp., 681-686.
- Hanisak M. D., 1987. Utilization of *Gracilaria* and other macroalgae in Florida for energy production. In "Seaweed cultivation for renewable resources", Bird K. T., Benson P. H. *Develop. Aqua. Fish. Science*, 16, 191-217.
- Hansen J. E., 1983. A physiological approach to mariculture of marine red algae In "Pacific seaweed aquaculture". Foster M.S., Eklund L.F. Calif. Sea Grant College Programm, la Jolla CA : 80-91.
- Hansen J. E., 1984. Strain selection and physiology in development of *Gracilaria* mariculture. *Hydrobiologia*, 116/117, 89-94.
- Hansen J. E., Doyle W. T., 1976. Ecology and natural history of *Iridea cordata* (Rhodophyta, Gigartinales): Population structure. *J. Phycol.*, 12, 273-278.
- Hara M., Ishikawa Y., 1968. Differences of the growth and shapes among local forms, *Undaria pinnatifida* cultured in same grounds. *Fish. Gen. Breed. Sc.*, 13, 29-33.
- Harlin M. M., Thorne-Miller B., Thursby G. B., 1977. Ammonium uptake by *Gracilaria* sp. (Florideophyceae) and *Ulva lactuca* (Chlorophyceae) in clodes system fish culture. Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 285-292.
- Harvey M. J., Mac Lachlan J. M., 1973. *Chondrus crispus*. Nova Scotian Institute of Science, Halifax, 155 p.

- Harvey W. H., 1851. *Phycologia britannica* : or a history of british seaweeds. III Rhodospereae or seaweeds. Reeve and Benham, London, 1846-1851.
- Hasegawa Y., 1971. Cultivation of *L. japonica* in Hokkaido. *J. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, 37, 49-52.
- Haug A., 1964. Composition and properties of alginates. Report N 30, Norwegian Institute of Seaweed Research, Trondheim, 123 p.
- Haug A., 1974. Chemistry of algal cell wall polysaccharides. In "Plant Biochemistry", Northcote D. H., Butterworths, London 11, 51-88.
- Haug A., Jensen A. 1954. Seasonal variations in chemical composition of *Alaria esculenta*, *Laminaria saccharina*, *L. hyperborea* and *L. digitata* from Northern Norway. Report n4. Norw. Inst. Seaweed Research, 12 p.
- Haug A., Larsen B., 1962. Quantitative determination of the uronic acid composition of alginates. *Acta Chemica Scandinavica*, 16, 1908-1918.
- Haug A., Larsen B., 1963. Studies on the composition and properties of alginates. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 4, 331-337.
- Haug A., Larsen B., 1969. Biosynthesis of alginate. Epimerisation of D-mannuronic to L-guluronic acid residues in polymer chain. *Biochim. Biophys. Acta.*, 192, 557-559.
- Haug A., Larsen B., 1971. Biosynthesis of alginates. II Polymannuronic C-5-epimerase from *azotobacter vinelandii* (Lipmann). *Carbohydr. Res.*, 17, 197-308.
- Haug A., Larsen B., Smidsrod O., 1966. A study of constitution of alginic acid by partial acid hydrolysis. *Acta Chem. Scandinavia*, 12, 650-657.
- Haug A., Larsen R., Smidsrod Q., 1974. Acid sequences in alginates from different sources of seaweeds. *Carbohydr. Res.*, 25, 280-285.
- Hawkes M.W., 1978. Sexual reproduction in *Porphyra gardneri* (Smith & Hollenberg) Hawkes (Bangiales, Rhodophyta). *Phycologia*, 17, 329-353.
- Hay C. H., 1988. An alien alga in Wellington Harbour. *N.Z. Environment*, 57, 12-14.
- Hay C. H., 1990. The dispersal of sporophytes of *Undaria pinnatifida* by coastal shipping in New Zealand, and implications for further dispersal of *Undaria* in France. *Br. Phycol. J.*, 25, 301-313.
- Hay C. H., Luckens P. A., 1987. The Asian kelp *Undaria pinnatifida* (Pheophyta, Laminariales) found in New-Zealand Harbour. *N.Z. J. Bot.*, 25, 364-366.
- Hayashi K., Hiramitsu T., Nakamura T., 1969. Studies on agar-agar prepared from imported raw material *ogonori* (*Gracilaria* sp.). *Nippon Nogli Kagaku Koishi*, Tokyo, 43, 10, 699-704.
- Hayashi S., Sakata T., Ooshiro Z., Kito H., 1984. Enzymes digesting the crude fiber isolated from cultured nori (*Porphyra* sp.). *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, 33, 107-113.
- Heibron I. M., Lythgoe B., Phipers R. T., 1935. A new type of plant lipochrome. *Nature*, 136.
- Hellebust J. A., Haug A., 1968. Alginic acid synthesis in *Laminaria digitata* (L.) Lamour. *Proc. 6th Int. Seaweed Symp.*, 6, 463-471.
- Higgs M. D., Mulheirn L. J., 1981. Six new metabolites from the brown alga *Halidrys siliquosa* (Pheophyta, Fucales). *Tetraedron Lett.*, 37, 18, 3209-3213.
- Hilton K. A., 1972. Sodium alginate in the textile industry. *Colourage*, 19, 10 : 65-68.
- Hirase S., 1957. Chemical constitution of agar-agar. XIX. Pyruvic acid as a constituent of agar-agar. *Bull. Chem. Soc. Jap.*, 30, 68-70.
- Hirase S., 1957. Pyruvic acid as a constituent of agar-agar. *Mem. Fac. Ind. Arts, Kyoto Tech. Univ. Sc. Technol.*, 17-29.

- Hirase S., Araki C., Arai K., 1968. The synthesis of agarobiose. *Bull. Chem. Soc. Jap.*, 41, 626-628.
- Hirase S., Araki C., Watanabe K., 1967. Component sugars of the polysaccharide of the red seaweed *Grateloupia elliptica*. *Bull. Chem. Soc. Jap.*, 40, 1445-1448.
- Hirase S., Watanabe K., 1972. The presence of pyruvate residues in lambda carrageenan and similar polysaccharids. *Bull. Inst. Chem. Res.*, 50, 332-336.
- Hjerten S., 1962. A new method for preparation of agarose for gel electrophoresis. *Biochem. Biophys. Acta*, 62, 445-449.
- Hjerten S., 1971. Some new methods for the preparation of agarose. *J. Chromatography*, 61, 73-80.
- Hollenberg G. J., 1958. Culture studies of marine algae. III. *Porphyra perforata*. *Ann. J. Bot.*, 45, 653-656.
- Honya M., Kashiwabara Y., Nisizawa K., 1989. Seasonal variation of fatty acids and their metabolism in *L. japonica* in forced cultivation. Proc. 1st Int. Seaweed symp. Marine Biotechnology, Toranomon Pastal Tokyo Japan. J. Miyachi, 21-27.
- Hoppe H. A., Levring T., Tanaka Y., 1979. Marine algae in pharmaceutical science. Walter de Gruyter. Berlin .New-York. 807 p.
- Hosford S. P. C., Mac Candless E. L., 1975. Immunochemistry of carrageenans from gametophytes and sporophytes of certain red algae. *Can. J. Bot.*, 53, 2835-2841.
- Hoyle M. D., 1977. *Gracilaria dotyi* nov. sp. (Rhodophyta, Gigartinales) : a new intertidal specie from Oahu. Hawaiian islands, *Pacific Sc.*, 31, 85-89.
- Hoyle M. D., 1978. *Gracilaria abbottiana* sp. (Rhodophyta, Gigartinales): a second intertidal species of *Gracilaria* from the island of Oahu, Hawaii. *Phycologia*, 17, 299-303.
- Hoyle M. D., 1984. Taxonomic features used in discriminating some central and eastern Pacific species of *Gracilaria*. *Hydrobiologia*, 116/117, 47-50.
- Hsu C. C., 1963. Reports of experimental *Gracilaria* cultivation. *China Fish. Monthly*, 121, 2-8.
- Hsu C. C., 1976. Seasonal variation and agar analysis of *Gracilaria verrucosa*. M.S. thesis, Natl. Taiwan Univ. 66 p.
- Hudson G., 1762. Flora Anglica. London. 1, 470-474.
- Hue J. J., 1981. *Laminaria japonica* in forced culture. *Bull. Fish. Res. Dev. Ag.*, 12, 37-41
- Hue J. J., 1981. Mariculture of *Undaria pinnatifida* in Korea. *Bull. Fish. Res. Dev. Ag.*, 17, 42-54.
- Humms H. J., 1948. Seaweed resouces of Newfoundland. Rept. to Newfoundland Industrial Development Board, 23 p.
- Hunt. J. W., Ito R. Y., Zirker A., Birch E. A., Norton D. L., Gernler S. F., Fegley A. A., Warlop S. K., Ernce E., 1979. Co-operative *Gracilaria* project: Environmental factors affecting the growth rate of *Gracilaria bursapastoris* (Ogo) and *Gracilaria cotonopifolia* (*limu manauae*). Mar. Skill rep., Marine option prog., Windward Community College, 157 p.
- Imada O., Saito Y., Teramoto K. I., 1971. Artificial culture of Laver. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 358-363.
- Indergaard M., Skjak-Braek G., 1986. Characteristics of alginate from *Laminaria digitata* cultivated in High phosphate environment. *Hydrobiologia*, 151/152, 541-549.
- Innan S., Sugawara T., Suzuki K., Tsuji K., 1985. Food contents of dietary fibers, mineral, cholesterol and fatty acids. Proc. 1st Edn. Ishiyaku Publ. Inc., Tokyo, 130-131.
- Inoh S., Nishibayashi T., 1955. On the mitosis in the sporangium of *Undaria pinnatifida* (Harv.) Sur. *La Kromosoma*, 22/24, 788-793.
- Ishikawa Y., Saga N., 1989. The diseases of economically valuable seaweeds and their

- pathology in Japan. In :Program 1st Int. Mar. Biotechnol. Conf., Tokyo (Japan), Jap. Soc. Mar. Biotechnol., Found. Adv. Int. Sc., ICSU Int. Sc. Comm. Biotechnol., Tokyo (Jap.), 30 p.
- Ishio S., Kawabe K., Tomiyama T., 1972. Algal cancer and its causes. 1. Carcinogenic potencies of water and suspended solids discharged to the river Ohmuta. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 38, 17-24.
- Ishio S., Nakagawa H., Tomiyama T., 1972. Algal cancer and its causes. 2. Separation of carcinogenic compounds from sea bottom mud polluted by waters from the coal chemical industry. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 38, 571-576.
- Ishio S., Yano T., Nagakawa H., 1971. Cancerous disease of *Porphyra tenera* and its causes. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 373-376.
- Ito K., Tsuchiya Y., 1971. Effects of algal polysaccharides on the depressing of plasma cholesterol level in rats. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 558-561.
- Ito K., Tsuchiya Y., 1977. Differential fatty acid composition of some marine algae associated with habitat depth. *Tohoku J. Agric. Res.*, 28, 3/4, 145-150.
- Iwahashi A., 1975. Sodium alginate as a textile printing thickener. *Japan Textile News*, 252, : 97-100.
- Iwasaki H., 1961. The life cycle of *Porphyra tenera* in vitro. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 121, 173-187.
- Iwasaki H., 1967. Nutritional studies of the edible seaweed *Porphyra tenera*. II. Nutrition of *Conchocelis*. *J. Phycol.*, 3, 30-34.
- Iwasaki H., Matsudaira C., 1963. Observation on the ecology and reproduction of free-living *Conchocelis* of *Porphyra tenera*. *Biol. Bull.*, Woods Hole, 124, 268-276.
- Izumi K., 1970. A new method for fractionation of agar. *Agric. Biol. Chem.*, 34, 1339-1740.
- Izumi K., 1972. Chemical heterogeneity of agar from *Gracilaria verrucosa*. *J. Biochem.*, Tokyo 72, 135-140.
- Jaasund E., 1965. Aspects of the marine algal vegetation of North Norway. *Bot. Gothoburgensia*, 4, 1-174.
- Jackson G. A., North W. J., 1973. Selection of seaweeds suitable for mass cultivation in marine farms for organic matter, food, fuels and electric energy. *Rep. U.S. Naval Weapon Center, China Lake, California*, N60530-73-MV176, 80 p.
- Jackson G., 1977. Nutrients and production of giant kelp *Macrocystis pyrifera*, off southern California. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 979-995.
- Jackson S. G., Mac Candless E. L., 1979. Incorporation of ²³S sulfate and ¹⁴C bicarbonate into karyotype specific polysaccharides of *Chondrus crispus*. *Plant physiol.*, 64, 585-589.
- Jackson S. G., Mac Candless E. L., 1979. Incorporation of ³⁵S sulfate and ¹⁴C bicarbonate into karyotype specific polysaccharides of *Chondrus crispus*. *Can. J. Bot.*, 60, 162-165.
- Jamieson G. R. Reid E. J., 1972. The componets fatty acids of some marine algal lipids. *Phytochemistry*, 11, 1423-1432.
- Jara F., 1990. Epidemic outbreaks of herbivorous annelids worms (Polychaeta, nereididae) in the south of Chili. *Medio Ambiente*, 11, 1, 65-75.
- Jara F., Moreno A., 1984. Herbivory and structure in a midlittoral rocky community : a case in southern Chile. *Ecology*, 65, 1, 28-38.
- Jayasuriya P. M. A., 1990. The Status of culture and utilization of seaweeds in Sri Lanka. Rep. Reg. Works. "Culture and Utilization of Seaweeds", Cebu, Philippines, 150-157.
- Jensen A., 1977. Industrial utilization of seaweeds in the past, present and future. Proc 9th Int. Seaweed Symp., 17-34.
- Ji M. H., 1959. Food preparation from *L. japonica*. *Chem. world*, 6, 273-276.
- Ji M. H., 1963. Studies of the chemical composition of chinese economic brown

- seaweeds. *Oceanol. Limnol. Sinica Soc.*, 5, 1, 1-10.
- Ji M. H., 1980. Studies on M/G ratio in alginates Proc. 10th Int. Seaweed Symp. 354-357.
- Johansen A., Flink J. M., 1985. A novel method for immobilisation of yeast cells in alginate gels of various shapes by internal liberation of calcium ions. *Biotechnol. Lett.*, 7, 10, 765-768.
- Johansen A., Flink J. M., 1986a. A new principle for immobilised yeast reactors based on internal gelation of alginate. *Biotechnol. Lett.*, 8, 2, 121-126.
- Johansen A., Flink J. M., 1986b. Immobilisation of yeast cells by internal gelation of alginate. *Enzyme & Microbial Technology*, 8, 3, 145-148.
- Johansen A., Flink J. M., 1986c. Influence of alginate properties and gel reinforcement on fermentation characteristics of immobilised yeast cells. *Enzyme & Microbial Technology*, 8, 12, 737-748.
- Johnston H. D. 1968. Upgrading the quality of storm cast *Chondrus crispus* prior to extraction. Proc. 6th Int. Seaweed Symp. 692-698.
- Jone R. A., Staples E. J., Penman A., 1973. A study of the helix coil transition of kappa carrageenan segments by light scattering and membrane osmometry. *J. Chem. Soc.*, 2, 1608-1612.
- Jones W. E., 1959. Experiments on some effects of certain environmental factors on *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 38, 153-157.
- Jones W. E., 1959. The growth and fruiting of *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 38, 47-56.
- Jones W. G. M., Peat S., 1942. The constitution of agar. *J. Chem. Soc.*, 6, 225-231.
- Kaas R., 1980. Les conséquences de l'échouement de l'"Amoco Cadiz" sur les peuplements algaux exploitables. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 44, 2, 157-194.
- Kaas R., 1983. Mission en Corée du 15 février au 31 mars 1983. Rap. IFREMER, 42 p.
- Kaas R., 1984. Mission en Corée et au Japon. Rap. IFREMER, mars 1984, 20 p.
- Kaas R., 1984. Rapport d'une mission en Corée en novembre 1983 concernant les productions d'algues comestibles. *Rap. Lab. Alg.* IFREMER, 55, 11 p.
- Kaas R., Barbaroux O., 1990. Mission au Japon et en Corée. Rap. IFREMER, 20 p.
- Kaas R., Barbaroux O., 1991. Rapport de mission au Japon. Rap. IFREMER, DRV, RA, 91/78. 10 p.
- Kaas R., Perez R., Vinot C., Durand P., 1987. *Undaria pinnatifida* : biochemical composition of the sporophyte and the gametophyte. *Rec. Prog. Alg. Biotech. Alg. Appl.*, Villeneuve d'Asc, France.
- Kagawa A., 1983. Amino acid composition in Japanese food. Standard tables of food composition in Japan. Tokyo Japan, Resources Council, *Science and Technology Agency*, 253-259.
- Kain (Jones) J. M., Dawes C. ., 1987. Useful European seaweeds : past hopes and present cultivation. *Hydrobiologia*, 7, 4-24.
- Kain (Jones) J. M., Holt T. J., 1985. The cultivation of large brown algae as an energy crop. Commission of European Communities. Contact ESE-R-021-UK., 113 p.
- Kakisawa H. T., Kusumi T., Asari F., Toma T., 1986. An allelopathic substance of the brown alga *Cladosiphon okamururus*. Proc. 10th Symp. Jap. Soc. Phycol., 46.
- Kanazawa A., 1963. Vitamins in algae. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 29, 713-731.
- Kang J. W., 1971. Species of cultivated *Porphyra* in Korea. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 108-110.
- Kang J. W., 1973. Biology and cultivation of *Laminaria japonica* in Korea. *Bull. Fish. College*, 9, 2, 53 p

- Kang J. W., 1977. Culture expérimentale de *Laminaria japonica* et *Undaria pinnatifida* en Corée. Rapport Université de Busan, Corée du Sud. Publié par TAE WHA Co. 294 p.
- Kang J. W., 1981. Some seaweed diseases occurred at seaweed farms along the south-eastern coast of Korea. *Bull. Korean Fish. Soc.*, 14, 165-170.
- Kanwisher J. W., 1966. In some contemporary studies in Marine Science. Barnes H. Allen Unwin, London, U. K., 196, 16, 19-31.
- Kappeler-Adler R., Vering E., 1931. Über das Auftreten von Methylherthen Stickstoffverbindungen in Seetang (II) und über einige an Kaltblütern ausgeführte Fütterungsversuche mit Trimethylamin. *Biochim. Z.*, 243, 292-309.
- Karismian A., 1978. Caractérisation et propriétés en solution de kappa, lambda et iota carraghénanes. Thèse 3e cycle, Univ. Grenoble, 103 p.
- Katada M., 1967. On the stability and increase of the *Porphyra* production. *Cultiv. Central Conf. Res. Coast. Aquic.*, 64-73.
- Katayama T., 1962. Volatile constituents in seaweeds. In "Physiology and Biochemistry of Algae", Lewin R. A. Academic Press, N.Y., London. 461-470.
- Katayama T., Fujiyama T., 1957. Studies on the nucleic acid of algae with special reference to the deoxyribonucleic acid contents of the crown-gall tissues developed on *Porphyra tenera* Kjellm. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 23, 249-254.
- Kawashima S., 1984. Kombu cultivation in Japan for human foodstuff. *Jap. Phycology (SORVI)*, 32, 10/12, 379-394.
- Kayama M., Imayoshi J., Araki S., Ogawa H., Oohusa T., Ueno T., Saito M., 1983. Changes in the lipids of dried laver "Nori" at different water activities. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 49, 787-793.
- Kazama F. Y., 1979. *Pythium* "red rot disease" of *Porphyra*. *Experientia*, 35, 443-444.
- Kazama F. Y., Fuller M. S., 1970. Ultrastructure of *Porphyra perforata* infected with *Pythium marinum*, a marine fungus. *Can. J. Bot.*, 48, 2103-2107.
- Kazama F.Y., Fuller M. S., 1977. Colonization of *Porphyra perforata* thallus discs by *Pythium marinum*, a marine facultative parasite. *Mycologia*, 69, 246-254.
- Kelco, 1976. Kelco algin, hydrophilic derivatives of alginic acid for scientific water control. 2nd San Diego, Kelco Division of Merck & Co. Inc., (If this reference is unavailable, most of its information is duplicated in Cottrell & Kovacs, 1980-Editor.), 51 p
- Kelco, 1985. Surface sizing of paper using sodium alginate in the presence of calcium carbonate fillers. *Res. Disclosure*, 257, 435 p.
- Khairiowala Z. U., Afrin S., 1984. Sodium alginate - an assessment of scope. *Textile Industry and Trade Journal*, 22, 5/6, 9-12.
- Khuong D. V., 1990. Status of production and utilization of seaweeds in Vietnam. Rep. Reg. Works. "Culture and Utilization of seaweeds", Cebu, Philippines, 172-181.
- Kida W., 1966. Studies on the morphology and ecology of *Monostroma* in the Ise Bay and vicinity. *J. Fac. Fish. pref. Univ. Mie*, 7, 82-164.
- Kida W., 1990. The wealth in the seaweeds from nutrition foods to industrial materials. *Fish. J.*, 1990, 31, 12-17.
- Kim D. H., 1970. Economically important seaweeds in Chile. 1. *Gracilaria*. *Bot. Mar.*, 13, 140-162.
- Kim D. H., 1976. A study of the development of cystocarps and tetrasporangial sori in Gigartinales (Rhodophyta, Gigartinales). *Nova Hedwigia*, 27, 1-146.
- Kim D. H., Henriques P., 1977. Agar-agar from cystocarpic and tetrasporic plants of *Gracilaria verrucosa*. I. Yields and gel strengths. *J. Phycol.*, 13-35 (suppl.).
- Kim D. H., Henriquez N. P., 1977. Yields and gel strengths of agar from cystocar-

- pic and tetrasporic plants of *Gracilaria verrucosa* (Florideophyceae). Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 257-262.
- Kimura R. S., Foster M. S., 1983. The effects of harvesting *Macrocystis pyrifera* on the algal assemblage in giant kelp forests. *Hydrobiologia*, 116/117, 424-428.
- King A. H., 1983. Brown seaweed extracts (alginates). In Glicksman M., "Food Hydrocolloids", Florida, CRC Press, 3, 115-188.
- Kito H., 1978. Cytological studies on genus *Porphyra*. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 39, 29-84.
- Kito H., Taniguchi K., Akiyama K., 1981. Morphological variations in *Undaria pinatifida* (Harvey) Suringar. Comparaison on the thallus morphology of cultured plants originated from parental types of two different morphologies. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 42, 11-18.
- Kling R., 1974. Action des métaux et de diverses lumières colorées sur *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss (Gigartinales, Gracilariacées). *Soc. Phycol. France*, 19, 49-56
- Kling R., 1978. Recherches sur les conditions optimales de croissance de *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss (Gigartinales, Gracilariacées). Thèse Doc. 3ème Cycle, Univ. Lille I, 157 p.
- Kling R., Bodard M., 1974. Les néoformations chez les algues rouges. *Soc. Phycol. France*, 19, 31-35.
- Kloareg B., 1982. Propriétés et utilisations des polysaccharides des algues marines. *Penn ar Bed*, 108/109, 53-60.
- Kloareg B., 1982. Structure et rôle écophysiological des parois des algues littorales: contribution à la résistance aux variations de salinités. *Physiol. Vég.*, 19, 427-441.
- Kloareg B., 1984. Composition chimique et propriétés d'échanges des parois cellulaires des algues brunes. Thèse d'Etat, Doc. es Sciences, Univ. de Bretagne Occidentale Brest, France, 256 p.
- Kloareg B., 1984. Isolation and analysis of cell walls of the brown marine algae *Pelvetia canaliculata* and *Ascophyllum nodosum*. *Physiol. Vég.*, 22, 1, 1-10.
- Kloareg B., Liu X. W., Boyen C., Le Gall Y., Zha X. D., Potin P., 1989. Perspectives d'applications des biotechnologies végétales à la micropropagation et à l'amélioration génétique des algues d'intérêt économique. *Océanis*, 15, 5, 649-659.
- Knight M., Parke M., 1950. A biological study of *Fucus vesiculosus* L. and *Fucus serratus* L. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 29, 439-514.
- Kohlmeyer J., 1968. Revisions and descriptions of algicolous marine fungi. *Phytopathol. Z.*, 63, 341-363.
- Kohlmeyer J., 1973. Fungi from marine algae. *Bot. Mar.*, 16, 201-215.
- Kohlmeyer J., 1979. Marine fungal pathogens among Ascomycetes and Deuteromycetes. *Experientia*, 35, 437-439.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E., 1973. Marine mycology: the Higher Fungi. Academic Press N.Y., San Francisco, London. 530 p.
- Kojima Y., Kusakabe J., Funani K., 1952. Studies on the preparation of agar-agar from *Gracilaria confervoides*. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 18, 245-248.
- Komiyama T., Sasamoto M., 1957. Studies on the propagation of *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. I: On the settling of the spores and development of the early stage. *Ariakeka Kenkyu Hokoku*, 4, 25-34.
- Kopp J., 1975. Contribution à l'étude de l'algue rouge *Chondrus crispus* Stack. Biochimie des carraghénanes qui en sont extraits. Thèse Univ. Bretagne Occidentale, 93 p.
- Kopp J., 1977. Etude du phénomène de "Marée verte" affectant les baies de Lannion et de Saint Brieu. *Rap. Inst. Pêches Marit.*, 102 p.

- Kopp J., Pérez R., 1979. Contribution à l'étude de l'algue rouge *Chondrus crispus* Stack. Relation entre la croissance, la potentialité sexuelle, la quantité et la composition des carraghénanes. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 42, 291-324.
- Kornmann P., 1960. Von *Conchocelis* zur *Porphyra*. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, 7, 189-193.
- Kornmann P., 1986. *Porphyra yezoensis* bei Helgoland - eine entwicklungsgeschichtliche Studie. *Helgoländer Meeresunters.* 40, 327-342.
- Kornmann P., Sahling P.-H., 1977. Meeresalgen von Helgoland. Bentische Grün-, Braun- und Rotalgen. *Helgol. Meeresunters.*, 29, 1-289.
- Kraft G. T., 1969. The red algal genus *Eu-cheuma* in the Philippines. Master's thesis. Univ. Hawai library, 358 p.
- Kraft G. T., 1981. Rhodophyta: morphology and classification. Ch I. In "The Biology of Seaweeds". Lobban C. S., Wynne M. J., Botanical Monographs, 17, 6-42.
- Kraft G.T., 1977. Transfer of New Zealand red alga *Tylotus proliferus* (*Gracilariacia*, *Gigartinales*), to the genus *Gracilaria*. *N.Z.J. Bot.*, 15, 492-502.
- Kremer B. P., 1981. Aspect of carbon metabolism in marine algae. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 19, 41-94.
- Kuan W. H., 1962. *Gracilaria* cultivation. *China Fish. Monthly*, 111, 3-9.
- Kurogi M., 1953. Study of the life-history of *Porphyra*. I. The germination and development of carpospores. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.* 2, 67-103.
- Kurogi M., 1957. Species of cultivated *Porphyra*. *Aquaculture*, 4, 4, 21-27.
- Kurogi M., 1959. Influences of light on the growth and maturation of *Conchocelis* thallus of *Porphyra*. I. Effect of photoperiod on the formation of monosporangia and liberation of monospores (1). *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 15, 33-42.
- Kurogi M., 1961. Species of cultivated *Porphyrae* and their life history (Study of the life history of *Porphyra* II). *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 18, 27-44.
- Kurogi M., Hirano K., 1956. On the liberation of monospores from *Conchocelis*-phase of *Porphyra* (experiment in the sea). *Bull. Tokyo Reg. Fish. Res. Lab.*, 8-27.
- Kuschel E. A., Buschmann A.H., 1991. Abundance, effects and management of epiphytism in intertidal cultures of *Gracilaria* (Rhodophyta) in southern Chile. *Aquaculture*, 92, 7-19.
- Kützing F. T., 1845-1869. *Tabulae phycologicae*, Nordhausen. 19 vol.
- Kylin H., 1917. Über die Keimung der Florideensporen. *Ark. Bot.*, 14, 1-25.
- Kylin H., 1923. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Kgl. Vetenskapsakad. Handl.*, 63, 11, 1-139.
- Kylin H., 1939. Bemerkungen über die carotinoiden Farbstoffe der Algen. *Förhandl. K. Fysiogr. Sällsk. Lund*, 9, 18.
- Kylin H., 1956. Die Gattungen der Rhodophyceen. Lund, Gleerups, 673 p.
- La Claire J. W., Dawes C. J., 1976. An autoradiographic and histochemical localisation of sulfated polysaccharides in *Eu-cheuma nudum* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, 12, 368-375.
- Lahaye M., Rochas C., Yaphe W., 1986. A new procedure for determining the heterogeneity of agar polymers in the cell walls of *Gracilaria* species. *Can. J. Bot.*, 64, 579-585.
- Laite P., Ricohermoso M. C., 1980. Revolutionary impact of *Eu-cheuma* cultivation in the south China Sea on the carrageen industry. Proc. 10th Int. Seaweed Sympo., 596-600.
- Lamouroux J. V., 1805. Dissertations sur plusieurs espèces de Fucus, peu connues ou nouvelles, avec leur description en Latin et en Français. Noubel, Agen 83 p.
- Lamouroux J. V., 1813. Essai sur les genres de la famille des Thalassiophytes non ar-

- ticulés. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, 20, 21-47, 115-139, 267-293.
- Lapointe B. E., Ryther J. H., 1978. Some aspects of the growth and yield of *Gracilaria Tikvahiae* in culture. *Aquaculture*, 15, 3, 185-193.
- Lapointe B. E., Ryther J. H., 1979. The effects of nitrogen and seawater flow rate on the growth and biochemical composition of *Gracilaria foliifera* var. *angustissima* in mass outdoor cultures. *Bot. Mar.*, 22, 529-537.
- Larsen B., 1980. Biosynthesis of alginate. In Levring T., Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 7-34
- Larsen B., Haug A., 1956. Carotene isomers in some red algae. *Acta Chem. Scand.*, 10, 470-472.
- Larsen B., Haug A., 1971. Biosynthesis of alginate. Part II. Polymannuronic acid C-5-epimerase from *Azobacter vinelandii* (Lipman). *Carbohydr. Res.*, 17, 297-308.
- Laserna A. C., Veroy R. L., Luistro A. H., Casipe G.J.B., 1980. Extractions from some red and brown seaweeds of Philippines. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 443-448.
- Lawrence A. A., 1976. Natural gums for edible purpose. Park Ridge, New Jersey, Noyes Data Corp., 132-186.
- Lawson C. J., Rees D. A., 1968. Carrageenans. Reinvestigation of the acetolysis products of lambda carrageenan, revision of the structure of a-1-3-galactotriose, and further example of the reverse specificities of glycoside hydrolysis and acetolysis. *J. Chem. Soc.*, 4, 1301-1304.
- Lawson C. J., Rees D. A., 1970. An enzyme for the metabolic control of polysaccharides conformation and function. *Nature*, 227, 390-393.
- Lawson C. J., Rees D. A., Stancioff D. J., Stanley N.F., 1973. Carrageenans. Part VIII. Repeating structures of galactan sulphates from *Furcellaria fastigiata*, *Gigartina canaliculata*, *Gigartina atropurpurea*, *Ahnfeltia durvillaei*, *Gymnogongrus furcellatus*, *Eucheuma cottonii*, *Eucheuma spinosum*, *Eucheuma isiforme*, *Eucheuma uncinatum*, *Aghardiella tenera*, *Pachymenia hymantophora* and *Gloiopeltis cervicornis*. *J. Chem. Soc.* 1, 2177-2182
- Laxe-Muros C., 1990. Prospeccion, Analisis y cartografia de Macroalgas y erizo de mar en el litoral de Galicia. Xunta de Galicia, Conselleria de Pesca, Direccion Xeral de Pesca, Marisqueo e Acuicultura. 69 p.
- Laycock R. A., 1974. The detrital food chain based on seaweeds. I. Bacteria associated with the surface of *Laminaria* fronds. *Mar. Biol.*, 25, 223-231.
- Le Gall Y., Braud J. P., Kloareg B., 1990. Mass production of protoplasts from *Chondrus crispus*. *Plant. Cell. Reports*, 8, 582-585.
- Le Gloachec W. C. E., 1939. Fixation of chlorophyllian colored matter. *U.S. Patent*, 2, 163, 147.
- Lee D. Y., 1991. Cultivation technique of *Undaria* in Republic of Korea. Shellfish and algae division National Fisheries Research and Development Agency. 4 p.
- Lefebvre C., 1986. Comportement, en cultures expérimentales, des deux générations diploïdes du *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss: le carposporophyte à carpospores et le tétrasporophyte immature. Thèse Doc. 3ème Cycle, Univ. Lille, 132 p.
- Leigh A. M., 1979. Alginates in food production. London, Alginate Industries Ltd., 11 p.
- Leighton D. I., 1971. Grazing activities of benthic invertebrates in southern California kelp beds; In North W.J. "The biology of giant kelp beds *Macrocystis* in California." *Nova Hedwigia, Kryptogamenkd Z.*, 32, 421-453 (Suppl.).
- Lestang-Bremond G., Quillet M., 1980. The turn over of sulfates on the lambda carrageenan of the cell-walls of the red seaweed *Gigartina Catenella opuntia*

- (Grev.). Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 10, 449-454.
- Lestang-Bremond G., Quillet M., 1982. Etude critique du turn-over des sulfates du lambda-carraghénane de *Catenella opuntia* Grev. : Site et intensité. *Comm. Soc. Franc. Phys. Vég.*, Paris, 199-227
- Levring T., Hoppe H. A., Schmid O. J., 1969. Marine Algae: a survey of research and utilization. Cram, de Gruyter et C. Hambourg, 419 p.
- Levyns M. R., 1933. Sexual reproduction in *Macrocystis pyrifera*. Ag. *Ann. Bot. London*, 47, 349-353.
- Lewin J., 1959. The isolation of algae. *Rev. Algol.*, 3, 181-198.
- Lewin J., 1966. Metabolism in diatoms : Germanium dioxide : a specific inhibitor of diatom growth. *Phycologia*, 6, 1, 12-17.
- Lewin R. A., 1958. Genetics and marine algae. In "perspectives in marine biology." Buzzati-Traverso. Univ. Calif. Press, Berkeley. 547-557.
- Lewin R. A., 1962. Physiology and Biochemistry of algae. Academic press. New-York et London. 612 p.
- Lewin R. A., 1974. Biochemical taxonomy In "Algal Physiology and Biochemistry". Blackwell Scientific Public., Oxford, 1-39.
- Li H., Li Q., Sun F., Zhuang B., 1987. The experiment of killing off fouling organisms with chemical adhered to *Gelidium amansii* Lamx by raft culture. *J. Mar. Drugs*, 6, 25-31.
- Li R. Z., Chong R. Y., Meng Z. C., 1984. A preliminary study of raft cultivation of *Gracilaria verrucosa* and *Gracilaria Sjoestedtii*. *Hydrobiologia*, 116/117, 252-254.
- Liang L., 1990. The status of production and utilization of seaweed in China. Report of the regional workshop in the culture and utilization of seaweeds. Cebu city, Philippines, 63-67.
- Lignell A., Ekman P., Pedersen M., 1987. Cultivation technique for marine seaweeds allowing controlled and optimized conditions in the laboratory and on a pilot scale. *Bot. Mar.*, 30, 417-424.
- Lilly G. R., 1968. Some aspects of the ecology of Irish moss, *Chondrus crispus* (L.) Stackh., in Newfoundland waters. *Fish. Res. Bd. Can. Tech. Rep.*, 43, 44 p.
- Lim D. J., Choi C. Y., 1986. Citric acid production using immobilized yeast activated with calcium chloride-containing medium. *Korean J. of Appl. Microbiology & Bioengineering*, 14, 285-292 (in Korean).
- Lim J. R., Porse H., 1980. Breakthrough in the commercial culture of *Euclima spinosum* in Northern Bohol, Philippines. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 601-606.
- Limbaugh C., 1955. Fish life in the kelp beds and effects of kelp harvesting. *Univ. Calif. Inst. Mar. Resour.*, I.M.R. ref 55-9,1: 158 p.
- Limbaugh C., 1961. Life-history and ecologic notes on the black croaker. *Calif. Fish. Game*, 47, 2, 163-174.
- Lin C. X., Sun O., 1991. The present status of cultivation and development in Dalian Region of China. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Qingdao, 5 p.
- Lin M. N., 1972. Suitability of *Gracilaria* for culture in Tseng Wen Tidal Land Area. *JCRR Fisheries Series*, 12, 43-53.
- Lindsay J. G., Saunders R. G., 1980. Enclosed floating culture of marine plants. In "Pacific Seaweed aquaculture". California Sea Grant Program, La Jolla, Abbot., A. Foster M.S., Eklind L., 106-109.
- Linne C., 1771. *Mantissa plantarum altera* Laurent. Salvii, Stockholm, 588 p.
- Lipkin Y., Safriel U., 1971. Intertidal zonation on rocky shores at Mikhmoret (Mediterranean, Israel). *J. Ecol.*, 59, 1-30.
- Liu C. Y., Wang C. Y., Yang S. S., 1980. Seasonal variation of the chlorophyll

- content in *Gracilaria* cultivated in Taiwan. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 455-460.
- Liu S. J., Znuang P., 1984. The commercial cultivation of *Eucheuma* in China. *Hydrobiologia*, 116/117, 243-245.
- Llana E.G., 1990. Status of production and utilization of seaweeds in Philippines. 1st Asia Pacific, Workshop on culture and utilization of seaweeds, Cebu-city, Philippines, 23 p.
- Lobban C. S., 1976. Growth, translocation and harvesting of *Macrocystis integrifolia* in Barkley Sound B.C. Mar. Res. Branch, Ministry of Recreation and conservation, Province of British Columbia. *Fish. Manag. Rep.*, Contract, BP-M-01B, 10, 88 p.
- Loewus F., Wagner G., Schiff J., Weistrop J., 1971. The incorporation of ^{35}S labeled sulfate into carrageenan in *Chondrus crispus*. *Plant Physiol.*, 48, 373-375.
- Lopehandia J., 1986. Problemas y perspectivas en la utilizacion de la algas chilenas. Monografias biologicas. In Simposio Internacional : "usos y funciones ecologicas de la algas marinas bentonicas". *Santelices B.* 4, 29-43
- Lowus R., Wagner G., Sciff J. A., Weistrop J., 1971. The incorporation of ^{35}S labeled sulfate into carrageenens in *Chondrus crispus*. *Plant physiol.*, 48, 373-375.
- Lüning K., 1980 a. Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three *Laminaria* species. *J. Phycol.*, 16, 1-15.
- Lüning K., 1980 b. Control of algal life history by daylength and temperature. In : "the shore environment". Price J.H., Irvine D.E.G., Farnham W.F., Acad. Press. London, 2, 915-945.
- Lüning K., 1981. Light. In "Biology of seaweeds". Lobban C. S. and M. J. Wynne. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 326-355.
- Lüning K., 1984. Temperature tolerance and biogeography of seaweeds : the marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example. *Helgoländer Meeresunters.*, 38, 305-317.
- Lüning K., 1990. Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology. C. Yarish et H. Kirkman John Wiley and Sons Inc. N.Y., 353-356.
- Lüning K., Dring M. J., 1972. Reproduction induced by blue light in female gametophytes of *Laminaria saccharina*. *Planta*, 10, 4, 252-256.
- Lüning K., Guiry M. D., Masuda M., 1987. Uper temperature tolerance of North Atlantic and North Pacific geographical isolates of *Chondrus* species (Rhodophyta). *Helgoländer Meeresunters.*, 41, 197-306.
- Lutwick G. D., 1973. Seasonnal variation of chemical composition of *Chondrus crispus*. Rep. Project 3036, Nova Scotia Research Foundation, 36 p.
- Luxton D. M., 1980. Experimental harvesting in new Zealand. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 693-698.
- Luxton O. M., Robertson M., Kindley M. J., 1986. Farming of *Eucheuma* in the south Pacific Islands of Fiji. Proc. 12th Int. Seaweed Symp., 359-362.
- Lyngbye H. C., 1819. Tentanem hydrophytologiae Danicae. Schultz, Hafniae, 248 p.
- Ma J. H., Miura A., 1984. Observations of the nuclear division in the conchospores and their germlings in *Porphyra yezoensis* Ueda. *Jap. J. Phycol.*, 32, 373-378.
- Mac Candless E. L., 1974. Biological control of carrageenan structure: effects conferred by the phase of life cycle of the carrageenophyte. Proc. 8th Int. Seaweed Symp., 18-22.
- Mac Candless E. L., 1978. The importance of cell-wall constituents in algal taxonomy. Modern approaches to the taxonomy of Red and Brown Algae (D.E.G. Irvine et J.H. Price), Academic Press. 63-85.
- Mac Candless E. L., 1982. Polysaccharides of the seaweeds. In "The biology of sea-

- weeds", C.S. Lobban et M.J. Wynne, Botanical Monographs, 17, Blackwell. Sc. Pub. Oxford, 559-588.
- Mac Candless E. L., Craigie J. S., 1974. Reevaluation of Seasonal Factors Involved in Carrageenan Production by *Chondrus crispus*. Carrageenans of Carposporic Plants. *Bot. Mar.*, 17, 125-129.
- Mac Candless E. L., Craigie J. S., 1979. Sulfated polysaccharides in red and brown algae. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 30, 41-53.
- Mac Candless E. L., Craigie J. S., Hansen J.E., 1975. Carrageenans of gametangial and tetrasporangial stages of *Iridea cordata* (gigartinaceae). *Can. J. Bot.*, 53, 2315-2318.
- Mac Candless E. L., Craigie J. S., Walter J.A., 1973. Carrageenans in the gametophytic and sporophytic stage of *Chondrus crispus*. *Planta*, 112, 201-212.
- Mac Candless E. L., Gretz M. R., 1984. Biochemical and immunochemical analysis of carrageenans of the Gigartinaceae and Phyllophoraceae. *Hydrobiologia*, 116/117, 175-8.
- Mac Candless E. L., Gretz M. R., Dininno V.L., 1982. Pyruvic acid in carrageenans of the gigartinaceae. Terre Neuve (abst.).
- Mac Candless E. L., Okada W. T., Lott J. N. A., Wollmer C. M., Gordonmills E. M., 1977. Structural studies of *Chondrus crispus*: the effect of extraction of carrageenan. *Can. J. Bot.*, 55, 2053-2064.
- Mac Candless E. L., Richter S. M., 1971. Studies of carrageenan synthesis. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 477-484.
- Mac Cully M. E., 1965. A note on the structure of the cell walls of the brown alga *Fucus*. *Can. J. Bot.*, 43, 1001-1004.
- Mac Cully M. E., 1970. The histological localization on the structural polysaccharides of seaweeds. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 175, 702-411.
- Mac Dowell R. H., 1975. New developments in the chemistry of alginates and their use in food. *Chemistry & Industry*, 391-395.
- Mac Farland W. N., Prescott J., 1950. Standing crop, chlorophyll content and *in situ* metabolism of grant kelp community in Southern California. *Inst. Mar. Sc. Univ. Texas*, 6, 109-132.
- Mac Farland W. N., Prescott J., 1959. Standing crop, chlorophyll content and *in situ* metabolism of giant kelp community in Southern California. *Inst. Mar. Sc. Univ. Texas*, 6, 109-132.
- Mac Farlane C. I., 1952. A survey of certain seaweeds of commercial importance in Southwest Nova Scotia. *Can. J. Bot.*, 30, 78-97.
- Mac Farlane C. I., 1956. Irish moss in Maritimes Provinces. Nova Scotia Res. Fdn., 20 p.
- Mac Farlane C. I., 1965. Sublittoral surveying for commercial seaweeds in Northumberland Strait. Proc. 5th Int. Seaweed Symp., 169-176.
- Mac Farlane C. I., 1966. A report on some aspects of the seaweed industry in the Marine Provinces of Canada. Department of Fisheries, Industrial Development Service, Ottawa. 24 p.
- Mac Farlane C. I., 1968. *Chondrus crispus* Stackhouse- a synopsis. Nova Scotia Res. Fdn., Seaweeds Division. 47 p.
- Mac Farlane C. I., 1972. The importance of conservation of Seaweed resources. Proc. Meeting Can. Atlantic Seaweed Industry, Charlottetown, P.E.I., 43-54.
- Mac Hugh D. J., 1987. Production and utilization of products from commercial seaweeds. FAO workshop on production and utilization of commercial seaweeds, Qingdao, People's Republic of China, 51-97.
- Mac Lachlan J., 1972. The life history of *Chondrus crispus* in culture. *Can. J. Bot.*, 50, 1055-1060.

- Mac Lachlan J., 1973. Growth media-marine. In "Handbook of phycological methods". Stein J. Cambridge Univ. Press, N.Y., 25-51.
- Mac Lachlan J., 1979. *Gracilaria tikvahiae* sp. nov. (Rhodophyta, Gigartinales, Gracilariaceae) from the northwestern Atlantic. *Phycologia*, 18, 19-23.
- Mac Lachlan J., Craigie J. S., Cen C. M., 1971. *Porphyra linearis* Grev.-An edible species of Nori from Nova Scotia. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 473-476.
- Mac Lachlan J., Edelstein T., 1977. Life-history and culture of *Gracilaria foliifera* (Rhodophyta) from south Devon. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 57, 577-586.
- Mac Lachlan J., Van Der Meer J. P., Bird N. L., 1977. Chromosome number of *Gracilaria foliifera* and *Gracilaria* sp. (Rhodophyta) and attempted hybridizations. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 57, 1137-1141.
- Mackie W., 1971. Conformations of crystalline alginic acids and their salts. *Biochim. J.*, 12, 5, 89 p.
- Mackie W., Noy R., Sellen D.B., 1980. Solution properties of sodium alginate. *Biopolymers*, 19, 1839-1860.
- Mackie W., Preson R. D., 1974. Cell wall intercellular region polysaccharides. In "Algal Physiology and Biochemistry", W.D.P. Stewart, Blackwell Scientific Public, Oxford, 40-85.
- Madgwick J., Haug A., Larsen B., 1973. Alginate lyase in the brown alga *Laminaria digitata* (Huds.) Lamour. *Acta Chem. Scand.*, 27, 711-712.
- Madgwick J., Haug A., Larsen B., 1973. Polymannuronic acid C5 epimerase from marine alga *Pelvetia canaliculata*. *Acta Chem. Scand.*, 27, 1592-3594.
- Magne F., 1952. La structure du noyau et le cycle nucléaire chez le *Porphyra linearis* Gréville. *C.R. Acad. Sc.*, 234, 986-988.
- Magne F., 1964. La mitose calliblépharidienne de certaines Rhodophycées. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 259, 3811-3812.
- Magne F., 1964. Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées). *Cah. Biol. Mar.*, 5, 461-671.
- Mann K. H., 1972. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay of the Atlantic coast of Canada. I. Zonation biomass of seaweeds. *Mar. Biol.*, 12, 1-10.
- Mann K. H., 1977. Destruction of kelp beds by sea urchins: a cyclical phenomenon or irreversible degradation. *Helgoländer. Meeresunters.*, 30, 445-467.
- Marchessault R. H., Sarko A., 1967. X-ray structure of polysaccharides. *Adv. Carbohydr. chem.*, 22, 421-482.
- Marshall S. M., Newton L., Orr A. P., 1949. A study of certain British seaweeds and their utilization in the preparation of agar. London, HMSO, 184 p.
- Maruyama H., Yamamoto I., 1983. An anti-tumor fucoïdan fraction from edible brown seaweeds. Proc. 11th Int. Seaweed Symp., 536-536.
- Massoni R., 1962. Le comportement rhéologique des alginates alcalins et alcalino-terreux. Proc. 4th Int. Seaweed Symp., 420-427.
- Mathieson A. C., Burns R. L., 1971. Ecological studies of economic red algae. I. Photosynthesis and respiration of *Chondrus crispus* (Stackhouse) and *Gigartina stellata* (Stackhouse) Batters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 197-206.
- Mathieson A. C., Burns R. L., 1975. Ecological study of economic red algae. V. Growth and reproduction on natural and harvested populations of *Chondrus crispus* (Stackhouse) in New Hampshire. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 17, 137-156.
- Mathieson A. C., Dawes C. J., 1974. Ecological Studies of Floridian *Euclima* (Rhodophyta, Gigartinales. II. Photosynthesis and Respiration. *Bull. Mar. Sc.*, 24, 274-285.
- Mathieson A. C., Neefus C., Penniman C.E., 1983. Benthic ecology in an estuarine tidal rapid. *Bot. Mar.*, 26, 213-230.

- Mathieson A. C., Norall T. L., 1975. Photosynthetic studies of *Chondrus crispus*. *Mar. Biol.*, 33, 207-213.
- Mathieson A. C., Prince J. S., 1973. Ecology of *Chondrus crispus* (Stackhouse). In " *Chondrus crispus*" Harvey M. J., Mac Lachlan J. M. Nova Scotian Institute of Science, Halifax, 53-81.
- Matsuka T., 1977. Acid pretreatment of agarophytes provides improvement in agar extraction. *J. Food Sc.*, 42, 5, 1396-1399.
- May V., 1948. The algal genus *Gracilaria* in Australia. *Bull. Counc. Sc. Ind. Research*, 25, 64 p.
- Mayer A. M. S., Krotz L., 1986. Biological activity in *Macrocystis* from Argentina. Antitumor, cytotoxicity humoral immune response, genotoxicity, antiviral activity. *Hydrobiologia*, 151/152, 483-496.
- Maze H., Schramm A., 1877. Algues de Guadeloupe, Basse Terre. Junk W. Berlin (2ed 1905), 283 p.
- Mazur A., Clark H. T., 1938. The amino acid of certain marine algae. *J. Biol. Chem.*, 123, 729-740.
- Mazure H. G. F., Field J. G., 1980. Density and ecological importance of bacteria on kelp fronds in an upwelling region. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 43, 173-182.
- Mei Y. Z., 1984. Studies on tissue culture of *Laminaria japonica* and *Undaria pinnatifida*. *Hydrobiologia*, 116/117, 314-316.
- Merrill J., 1977. An investigation of photosynthetic rates in the fast growing strain of the red alga *Gigartina exasperata*. M.S. Thesis, Univ. of Washington, Seattle, 52 p.
- Merrill J., 1989. Commercial Nori (*Porphyra*) sea farming in Washington State. In Proc. of the second workshop of Cost 48 subgroup 1, Port Erin, Isle of Man, British Isles. Outdoors Seaweed cultivation. 90-105.
- Merrill J., 1989. *Porphyra* cultivation in Washington State. Proc. 2nd Workshop of Cost 48 subgroup 1, Isle of Man. 90-105.
- Merrit J., Katsuura K., Young E. K., 1961. The drying of seaweeds and other plants. IV. Through-circulation drying of *Chondrus crispus* in semi-continuous dryer. *J. Sc. Food Agric.*, 12, 718-724.
- Metral P., Robert O., 1981. Utilisations de cultures d'algues pour l'épuration et la valorisation d'effluents agro-industriels. Proj. 3ème année ISA, Lille, 32 p.
- Miao G., Chen J., Liu Q., 1984. Effects of 4 indophenacetic acid on the growth and development of gametophytes and young sporophytes of *Laminaria*; its application in culturing summer sporelings. *Hydrobiologia*, 116/117, 478-480.
- Michalek G., 1971. A preliminary appraisal of world seaweed resources. *FAO Fish. Circ.*, 128, 37 p.
- Michalek G., 1978. Seaweed resources of the ocean and their geographical distribution. Dep. mar. Bot., Göteborg Univ., Sweden, 74 p.
- Migita S., 1969. *Olpidiopsis* disease of culture *Porphyra*. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, 28, 131-145.
- Mikabe K., 1957. Ecology of *Laminaria japonica*. *Sapporo agric. Coll.*, 1, 1-50.
- Mikami H., 1965. A systematic study of the Phylloporaceae and Gigartineae from Japan and vicinity. *Sc. Rap. Inst., Algal. Res. Fac. Sc., Hokkaido Univ.*, 5, 220-259.
- Mintardjo K., 1990. Production and utilization of seaweeds in Indonesia. 1st Asia Pacific Workshop on culture and utilization of seaweeds, Cebu-City Philippines, 17 p.
- Miura A., 1957. Species of cultivated *Porphyra*, especially on *Porphyra yezoensis*. *Wataku shitachi no nori kenkyu*, 6, 1-9.
- Miura A., 1975. *Porphyra* cultivation in Japan. In J. Tokida & H. Hirose "Advance of phycology in Japan". W. Junk. La Hague, 273-304.
- Miura A., Kunifuji Y., 1980. Genetic analysis of the pigmentation types in the sea-

- weed susabi Nori (*Porphyra yezoensis*). *Iden (Heredity)*, 34, 14-20.
- Miura A., Merrill J. E., 1982. Genetic studies and crop improvement of *Porphyra* in Japan. First international Phycological congress, Abstracts, St John's, Newfoundland, 33 p.
- Miura A., Shin J. A., 1989. Cross breeding in cultivars of *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta). A preliminary report. Proc. of the 1st Int. Mar. Biotechn. Conf., 209-212.
- Miyashita A., 1974. The seaweed : the cultural history of material and human being. Univ. of Hosie Press, Tokyo.
- Moeller H. W., 1966. *Chondrus crispus*: a major breakthrough in the cultivation of Irish moss. *Food Industry News*, 4, 3, 7-12.
- Moeller P., Westermeier R., 1988. Cultivo de *Gracilaria chilensis* en condiciones de laboratorio. *Gayana Bot.*, 45, 1/4, 305-308.
- Moigne J. Y., 1989. Mise au point de la culture de l'algue alimentaire *Undaria pinnatifida*, Wakame. Rapport Coopérative Aquacole d'Ouessant, 36 p.
- Molina F. Y., 1986. *Petersenia pollagaster* (Oomycetes): an invasive fungal pathogen of *Chondrus crispus* (Rhodophyceae). In "The Biology of Marine Fungi". Moss S. T., Cambridge Univ. Press., 165-175.
- Mollion J., 1975. Etude préliminaire des *Hypnea* au Sénégal comme source de phycocolloïdes. *Bot. Mar.*, 16, 221-223.
- Mollion J., 1977. Recherches sur les carraghénanes et leur extraction. Variations saisonnières du carraghénane d'*Hypnea*. Thèse 3e cycle, Univ. Lille I, 92 p.
- Mongar J. L., Wassermann A., 1952. Absorption of electrolyte by alginate gel without and with cation exchange. *J. Chem. Soc.*, 3, 492-497.
- Moore L.B., 1943. Observations on the growth of *Macrocystis* in New Zealand. *Rap. Soc. N 2. Trans.*, 72, 330-340.
- Moore R. E., 1977. Toxins from the algae. *Bioscience* 27, 12, 797-802.
- Moore R. E., 1978. Algal nonisoprenoids. In "Marine Natural Products : Chemical and Biological Perspectives", Schener P.J., Academic Press Inc., N.Y., 1, 63-83.
- Morgan K., O'Neill A. N., 1959. Degradative studies on lambda carrageen. *Can. J. Chem.*, 37, 1201.
- Mori B., Kusima K., Iwasaki T., Oomiya H., 1981. Dietary fiber content of seaweed. *J. Agric. Chem.*, 55, 787-791.
- Mori H., Kamei H., Nishide E., Nisizawa K., 1982. Sugar constituents of some polysaccharides from the sporophyll of Wakame, *Undaria pinnatifida*, and their biological activities. In Hoppe H.A., Levring T. and Tanaka Y. "Marine algae in pharmaceutical science", 2. Walter De Gruyter N.Y., 109-121.
- Morimoto K., 1985. Extrusion process for shrimp or crabmeat analog products in a series of non-boiling gelling baths. U.S. Patent 4. 554. 166.
- Morita M., Sato H., 1954. Free sugar in *Laminaria*. *J. Chem. Soc. Jap. Pure Chem. Sect.*, 75, 4, 416-418.
- Morris E. R., Powell D. A., Gidley J. M., Rees D. A., 1982. Conformation and interactions of pectins. I. Polymorphism between gel and solid states of calcium polygalacturonate. *J. Mol. Biol.*, 155, 507-516.
- Morris E. R., Rees D. A., 1978. Principles of biopolymer gelation. Possible models for mucus and gel structure. *Brit. Med. Bull.*, 34, 49-53.
- Morris E. R., Rees D. A., Robinson G., 1980. Cation specific aggregation of carrageenan helices. Domain model of polymer gel structure. *J. Mol. Biol.*, 138, 349-362.
- Morris E. R., Rees S. A., Thom D., 1980. Characterization of alginate composition and black structure by circular dichroism. *Carbohydrate Res.*, 81, 305-314.

- Morris V. J., 1985. Food gels-roles played by polysaccharides. *Chemistry Industry*, 159-164.
- Morrison R., 1974. Irish moss aquaculture. Dep. Fish. Environ., Res. Dev., Bouctouche, N.B., Canada, 104 p.
- Mshigeni K. E., 1970. Seaweed resources in Tanzania. Bot. Department University College Dar Es Salaam. 54 p.
- Mshigeni K. E., 1982. Seaweed resources in Tanzania : a survey of potential sources for industrial phycolloids and for other uses. In "Marine algae in pharmaceutical science", Hoppe H.A., Levring T., 174 p.
- Mshigeni K. E., 1984. The red algal genus *Euclima* (*gigartinales, solieraceae*) in East Africa, an underexploited resource. *Hydrobiologia*, 116/117, 347-350.
- Mujdaba-Aspas M., 1976. Présence de *Pythium* sp. sur l'algue *Porphyra leucosticta*. *Cercet. Mar.*, 9, 91-94.
- Mumford Jr. T. F., Cole K., 1977. Chromosome numbers for fifteen species in the genus *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) from the West coast of North America. *Phycologia*, 16, 373-377.
- Munda I., 1977. The structure and distribution of the *Gigartina stellata* (Stackh.) Batters and *Chondrus crispus* Stach. Association in Icelandic Waters. *Bot. Mar.*, 20, 5, 291-301.
- Murata K., 1959. Qualities of *L. japonica* as human diet. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 9, 4, 299-305.
- Myabe K., 1957. Le genre *Laminaria* sur les côtes japonaises. *J. Sapporo Agric. Coll.*, 1, 1-50.
- Myers A., Preston R. D., 1959b. Fine structure in the red algae. III. A general survey of cell wall structure in the red algae. *Proc. Roy. Soc. B*, 150, 456-459.
- Nakahora H., Nakamura Y., 1973. Parthenogenesis apogamy and apospory in *Alaria crassifolia*. *Mar. Biol.*, 18, 4, 327-332.
- Nakamura J., Akagawa H., Ikawa T., Kawanobe H., 1968. Isolation and identification of nucleotides from several marine algae. *Bot. Mag.*, 81, 556-565.
- Nakao Y., Onohara T., Matsubara T., Fujita Y., Zenitani B., 1972. Bacteriological studies on diseases of cultured laver. 1. Green spot rotting-like deterioration of laver frond by bacteria, in vitro. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 38, 561-564.
- Neish A. C. Shacklock P. F., 1971. Greenhouse experiments on the Propagation of Strain T4 of Irish Moss. Technical report 14 of the Atlantic Regional laboratory, National Research council of Canada, Halifax, N. S., 22 p.
- Neish A. C., 1988. Culture of *Euclima* in Sulu (Philippines). Proc. Int. Workshop Qingdao. China. 8-11.
- Neish A. C., Fox H., 1971. Greenhouse Experiments on Vegetative Propagation of *Chondrus crispus* (Irish moss). Technical report 11 of the Atlantic Regional Laboratory, National Research Council of Canada, Halifax, N.S., 32 p.
- Neish A. C., Shacklock P. F., Fox C. H., Simpson F. 1978. The cultivation of *Chondrus crispus* : factors influencing growth under greenhouse conditions. *Can. J. Bot.*, 55, 2263-2271.
- Nelson S. G., Yang S. S., Wang G. Y., Chiang Y. M., 1983. Yield and quality of agar from species of *Gracilaria* (Rhodophyta) collected from Taiwan and Micronesia. *Bot. Mar.*, 26, 361-366.
- Nelson W. L., Cretcher L. H., 1929. The alginic acid from *Macrocystis pyrifera*. *J. Am. Chem. Soc.*, 51 p.
- Neushul M., 1959. Studies on the growth and reproduction of the giant kelp, *Macrocystis*. PR. D. Thesis University of California, 134 p.
- Neushul M., 1963. Studies on giant kelp *Macrocystis pyrifera* : reproduction. *Am. J. Bot.*, 50, 354-359.
- Neushul M., 1971a. Submarine illumination in *Macrocystis* beds. In "The biology of giant kelp beds, (*Macrocystis*) in Cali-

- fornia". North W.J., Verlag Von, J. Cramer, 241-254.
- Neushul M., 1971b. The kelp community of seaweeds. In North W.J. "the biology of giant kelp beds. in California". Nova Hedwigia, Z. Kryptogamenkd. 32, 265-267 (Suppl.).
- Neushul M., 1971c. The species of *Macrocystis* with particular reference to those of North and South America. Nova Hedwigia, 32, 211-227.
- Neushul M., Haxo F. T., 1963. Studies on the giant Kelp *Macrocystis pyrifera*. I growth of young plants. *Am. J. Bot.*, 50, 349-353.
- Newton L., 1931. A handbook of British seaweeds. British Museum (Natural History), London, 404-406.
- Newton L., 1951. Seaweed utilization. Sampson Low, London., 159 p.
- Newton L., Devonald V. G., Jones N. R., 1957. Recherches sur *Chondrus crispus* (L.) Stackh. et quelques unes des soit-disant variétés. In "Ecologie des algues marines". Dinard, Colloq. Int. C.N.R.S., 81, 121-139.
- Ngyin Gkin N. M. K., Yaphe W., 1972. Properties of agar : parameters affecting gel formation and agarose iodine reaction. *Carbohydr. Res.*, 25, 379-385.
- Nicolaisen F. M., Meyland I., Schaumburg K., 1980 a. ¹³C NMR spectra at 67.9 MHz of aqueous solutions of agarose and partly 6-O-methylated agarose at 90C. *Acta Chem. Scand.*, B34, 103-107.
- Nielsen R., Mac Lachlan J., 1986 a. Investigations of marine algae of Nova Scotia. XVI. The occurrence of small green algae. *Can. J. Bot.*, 64, 808-814.
- Nielsen R., Mac Lachlan J., 1986 b. *Acrochaete marchantiae* comb. nov. and *Trichothyra irregularis* gen. et sp. nov. with notes on other species of small filamentous green algae from St. Lucia (West Indies). *Nord. J. Bot.*, 6, 515-524.
- Nigel L., 1986. A guide to seamoss cultivation in the west Indies. *Caribbean Conservation Ass.*, 3, 12 p.
- Nisizawa K., 1987. Preparation and marketing of seaweeds as food. In "Production and utilization of products from commercial seaweeds". Mac Hugh D.J., *FAO Fisheries Technical Paper*, 288, 147-189.
- Nisizawa K., Noda H., Kikuchi R., Watanabe T., 1987. The main seaweed foods in Japan. *Hydrobiologia*, 151/152, 5-29.
- Nisizawa K., Sasaki S. F., 1975. Cell wall composition of algae from a phylogenetic point of view. *Adv. Phycol. Jap.*, Tokida J., Hirase H. Junk W., La Hague, 42-52.
- Noda H., Amano H., Abo K., Horiguchi Y., 1981. Sugars, organic acids and minerals of Nori, the dried laver *Porphyra* sp. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 47, 57-62.
- Noda H., Amano H., Kano S., Ohta F., 1983 a. Unsaturated fatty acids as antifungal substances effective against "Akagusare" disease of the laver *Porphyra* sp. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 49, 1583-1586.
- Noda H., Amano H., Kano S., Ohta F., 1983 b. Isolation and identification of antifungal substances from "Akagusare" - infected laver *Porphyra* sp. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 49, 1587-1590.
- Noda H., Horiguchi Y., 1971. The significance of zincs as a nutrient for the red algae *Porphyra tenera*. *Proc. 7th Int. Seaweed Symp.*, 368-372.
- Noda H., Horiguchi Y., Araki S., 1975. Studies on the flower substances of "nori", the dried laver *Porphyra* sp. II. Free amino acids and 5'-nucleotides. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.* 41, 1299-1303.
- Norris J. N., 1984. Observations on *Eucheuma* J. Agardh (Solieriaceae Rhodophyta) from the Gulf of California, Mexico. In "Taxonomy of economic seaweeds". Abbot I.A., Norris J.N. *Proc. Int. Workshop, Univ. of Guam, U.S.A.*, 63-65
- North W. J., 1961. Life span of the fronds of giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Nature* (London), 190, 1211-1215.

- North W. J., 1962. Experimental transplantation of giant kelp *Macrocystis pyrifera*. Proc. 4th Int. Seaweed Symp., 246-254.
- North W. J., 1965. Kelp habitat improvement project. *Ann. Reports M. Keck Laboratory, Calif. Inst. Technol.* from February 1964 to June 1975., 137 p.
- North W. J., 1968. Effect of Canopy cutting on kelp growth. comparison of experimentation with theory. *Calif. Dept. Fish. Game, Fish. Bull.*, 139, 223-254.
- North W. J., 1968. Utilization of kelp bed resources in southern California. *Calif. Dept. Fish. Game, Fish. Bull.*, North W. J. and Hubbs C.L., 139, 265 p.
- North W. J., 1971. The biology of giant kelp (*Macrocystis*) in California. *Nova Hedwigia Z. Kryptogamenkd.*, 32, 600 p. (Suppl.).
- North W. J., 1975. Evaluating oceanic farming of seaweeds as source of organics and energy. *Rep. Nat. Sc. Found., NSF / RANN / SE / GI43881 / PR / 75 / 4.*
- North W. J., Gerard V., Kuwabara J., 1980. Farming *Macrocystis* in coastal and oceanic sites. Proc. Conf. Banfield Marine Station, British Columbia, M. Srivastava, Walter de Gruyter, Berlin. N.Y., 247-264.
- North W. J., Gerard V., Mac Peak R., 1980. Experimental fertilization of the coastal *Macrocystis* beds. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 613-618.
- North W. J., Zimmerman R.C., 1983. Influence of macronutrients and water temperatures on summertime survival of *Macrocystis canopies*. *Hydrobiologia*, 116/117, 419-424.
- Northcote D. H., 1963. The biology and chemistry of the cell walls of higher plants, Algae and Fungi. *Int. Rev. Cyt.*, 14, 223-265.
- Northcote D. H., 1972. Chemistry of the plan cell wall. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 23, 113-132.
- Norton I. T., Goodall D. M., Morris E. R., Rees D. A., 1978. Dynamics of the salt induced random-coil to helix transition in segmented I carrageenan. *J. Chem. Soc. Chem. Comm.*, 515-516.
- Norton I. T., Goodall D. M., Morris E. R., Rees D. A., 1980. Kinetic evidence consistent with double helix formation in kappa carraghenan solutions. *J. Chem. Soc., Chem. Comm.*, 545-547.
- Noto W. H., Pettit D. J., 1980. Production of propylene glycol alginic acid esters. British Patent, 1 563 019.
- Nozawa Y., Nozawa K., 1957. Studies on a disease of *Conchoecelis*-phase of *Porphyra* (Preliminary notes). *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 23, 427-429.
- Nunn J. R., Parolis H., Russell I., 1972. A polysaccharide from *Anatheca dentata*. Proc. Int. Seaweed Symp., 7, 436-438.
- O'Colla P. S., 1962. Mucilage. In "Physiology of biochemistry of algae". Lewin R.A. Academic Press, N.Y., 337-356.
- O'Neill A. N., 1955a. 3-6 anhydrogalactose as a constituent of kappa carrageenin. *J. Am. Chem. Soc.*, 77, 2837.
- O'Neill A. N., 1955b. Derivatives of 40 bD galactopyranosyl 3-6 anhydrogalactose from kappa carrageenin. *J. Am. Chem. Soc.*, 77, 6324.
- Ofstad R., Larsen B., 1980. The effect of calcium ion concentration on poly-D-mannuronate C-5 epimerase. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 7, 485-493.
- Ogata E., 1960. Studies on the growth of *Conchoecelis*. *J. Shimonoseki Coll. Fish*, 10, 3, 143-146.
- Ogata E., 1968. The respiration of some marine plants as affected by dehydration and rehydration. *J. Shimonoseki Coll. Fish.*, 16, 89-102.
- Ogata E., Matsui T., Nakamura H., 1972. The life cycle of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyta, Gigartinales) in vitro. *Phycologia*, 11, 1, 75-80.
- Ogino C., 1955. Biochemical studies on the nitrogen compounds of algae. *J. Tokyo Univ. Fish.*, 41, 2, 107-152.

- Ohgai M., 1986. Studies on the morphology and ecology of epiphytic and epilithic diatoms in nori cultivation grounds. *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, **33**, 170-222.
- Ohmi H., 1958. The species *Gracilaria* and *Gracilariopsis* from Japan and adjacent waters. *Mem. Fac. Fish.*, Hokkaido Univ., **6**, 1-66.
- Ohno K., Hara I., 1981. New aspects on nutrition. 3. Polyenoic acid and prostaglandine. *Yukagaku (Oil Chem.)*, **30**, 784-790.
- Ohno M., 1971. The periodicity of gamete liberation in *Monostroma*. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 405-409.
- Ohno M., 1990 a. Modern cultivate methods of seaweeds in Japan. Proc. 1st Asia Pacific workshop on culture and utilization of seaweeds. Cebu, 77-79.
- Ohno M., 1990 b. The production of useful seaweed and agar in Japon. Rep. Reg Workshop "Culture and utilisation of seaweeds". Cebu, Philippines, 83-88.
- Ohnori T., 1971. Sorus development in laminariales. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 98-99.
- Okamura K., 1915. *Undaria* and its species. *Bot. Mag., Tokyo*, **29**, 269-281.
- Okamura K., 1936. *Nippon kaiso-shi*. Tokyo. Publication par l'auteur. 964 p.
- Okasaki A., 1971. Seaweeds and their uses in Japan. Tokai Univ. Press, 165 p.
- Okinawa Pref. Exp. Station, 1978. Culture of *Cladosiphon okamurarius* at Onna Village, Okinawa. *Rep. Fish. Ag.*, 1979/1980, 21 p.
- Okinawa Pref. Fish. Improvement and Extension center, 1977. A technical guide for *Cladosiphon okamurarius* culture. 21 p.
- Okuda T., 1980. Egg liberation in some Japanese Sargassaceae (Phaeophyceae), 1980. 10th Int. Seaweeds Symp., 199-202
- Oliveira J. C., 1968. Recherches sur le développement et les organes reproducteurs des *Gracilaria* de la Manche. Thèse Doc. 3ème Cycle, Fac. Sc. Paris, 49 p.
- Oliveira J. C., 1983 Taxonomic criteria in the genus *Gracilaria* Grev. (Rhodophita): An experience with the western Atlantic species. *Hydrobiologia*, **116/117**, 55-61.
- Onaka T., 1985. Beer brewing with immobilised yeast. *Biotechnology*, **3**, 467-470.
- Oohusa T., 1984. Technical aspects of nori (Porphyra) cultivation and quality preservation of nori products in Japan today. *Hydrobiologia* **116-117**, 95-114
- Ott J. A., 1979. Persistence of a seasonal growth rhythm in *Posidonia oceanica* (L.) Delille under constant conditions of temperature and illumination. *Mar. Biol. Lett.*, **1**, 99-104.
- Ott J. A., 1980. Growth and production in *Posidonia oceanica* (L.) Delille, *Mar. Ecol.*, **1**, 47-64.
- Oza R. M., 1976. Studies on Indian *Gracilaria*. II: The development of reproductive structures in *Gracilaria cortica*. *J. Ag. Bot. Mar.*, **19**, 107-114.
- Ozawa H., Gomi Y., Otsuki I., 1967. Pharmaceutical studies in laminine monocitrate. *J. Pharmacol. Jap. Soc.*, **87**, 935-939.
- Palmer J., Hartzog M. B., 1945. The configuration of the pyranose rings in polysaccharides. *J. Am. Chem. Soc.*, **67**, 1865-1866.
- Paoletti S., Smidsröd O., Grasdalen H., 1984. Thermodynamic stability of the ordered conformation of carrageenan polyelectrolytes. *Biopolymers*, **23**, 1771-1794.
- Papenfuss G. F., 1942. Studies of South African phaeophyceae: *Ecklonia maxima*, *Laminaria pallida*, *Macrocystis pyrifera*. *Am. J. Bot.* **29**, 15-24.
- Papenfuss G. F., 1950. Review of genera of algae described by Stackhouse. *Hydrobiologia Acta Limn et Protist*, **2**, **3**, 195-203.
- Papenfuss G. F., 1966. Notes on algal nomenclature. Various Chlorophyceae and Rhodophyceae. *Phycos*, **5**, 95-105.

- Parke M., Dixon P. S., 1968. Check-list of British marine algae. 2nd revision. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 48, 783-832.
- Parker N. S., 1974. The culture of red algal genus *Euclima* in Philippines. *Aquaculture*, 3, 425-439.
- Patwary M. U., Van der Meer J. P., 1982. Genetics of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyceae). VIII: Phenotypic and genetic characterization of some selected morphological mutants. *Can. J. Bot.*, 60, 2556-2564.
- Patwary M. U., Van der Meer J. P., 1983. Genetics of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyceae). IX: Some properties of agars extracted from morphological mutants. *Bot. Mar.*, 26, 295-299.
- Paul W. J., Fenical W., 1980. Toxic acetylene containing lipids from the red marine alga *Liagora farinosa* (Lamour.). *Tetrahedron Lett.*, 3327-3330.
- Payens T. A., Snoeren T. H. M., 1972. The effect of simple electrolyte on the sol-gel transition of kappa-carrageenan. *J. Electroanal. Chem.*, 37, 291-296.
- Peats S., 1980. The infrared spectra of carrageenans extracted from various algae. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 495-502.
- Penman A., Rees D. A., 1973a. Carrageenans IX. Methylation analysis of galactan sulphates from *Furcellaria fastigiata*, *Gigartina canaliculata*; *G. chamissoi*, *G. atropurpurea*, *A. durvillaei*, *Gymnogongrus furcellatus*, *Euclima isiforme*, *E. uncinatum*, *Aghardiella tenera*, *Pachymenia hymantophora* and *Gloiopeltis cervicornis*. Structure of carrageenan. *J. Chem. Soc.*, 1, 2182-2187.
- Penman A., Rees D. A., 1973b. Carrageenans X. Synthesis of 3-6-Di-O-Methyl-D-galactose, a new sugar from the methylation analysis of polysaccharides related to carrageenan. *J. Chem. Soc.*, 1, 2188-2191.
- Penman A., Rees D. A., 1973c. Carrageenans XI. Mild oxidative hydrolysis of K and L carrageenans and the characterization of oligosaccharides sulphates. *J. Chem. Soc.*, 1, 2191-2196.
- Penman A., Sanderson G. R., 1972. A method for the determination of uronic acid sequence in alginates. *Carbohydr. Res.*, 25, 280.
- Penniman C. A., 1983. Ecology of *Gracilaria tikvahiae* Mac Lacklan (Gigartinales, Rhodophyta) in the great bay estuary. New Hampshire. Thèse Univ. New Hampshire, 1983, 73 p.
- Pequegnat W. E., 1964. The epifauna of a California siltstone reef. *Ecology*, 45, 272-283.
- Percival E., 1944. Esterical sulfate content of agar specimens. *Nature*, 154, 673-674.
- Percival E., 1965. Algal polysaccharides and their biological relationships. Proc. 5th Int. Seaweed Symp., 4, 18-35.
- Percival E., 1968. Marine algal carbohydrates. *Oceanograph. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 6, 137-161.
- Percival E., 1970. Algal polysaccharides. The carbohydrates: Chem. Biochem. Pigman Horton and Hezrp, 537-568.
- Percival E., 1978. Do the polysaccharides of brown and red seaweeds ignore taxonomy? In "Modern approaches to taxonomy of red and brown algae". Irvine D.G.E., Price J.H. Academic Press, London, 47-62.
- Percival E., 1979. The polysaccharides of green, red and brown seaweeds. Their basic structure, biosynthesis and function. *Br. Phycol. J.*, 14, 193-217.
- Percival E., Mac Dowell R., 1967. Chemistry and enzymology of marine algal polysaccharides. Acad. Press, London, 219 p.
- Percival E., Ross G., 1948. A colorimetric method for the estimation of alginic acid. In "Seaweeds specimens". *J. Fish. Res. Bd Canada*, 67, 421-423.
- Perez R., 1965. Les Chlorophycées à l'embouchure du Lez. D.E.S. Univ. de Montpellier, Inst. Bot., 70 p.

- Perez R., 1967. Teneur en acide alginique d'une population de *Laminaria digitata* (L.) Lamour. du plateau du Calvados (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 31, 2, 117-122.
- Perez R., 1968. Conservation et stockage des laminaires. *Science et Pêche. Bull. Inst. Pêches marit.*, 31, 4, 9 p.
- Perez R., 1969. Influence du mode de conservation des laminaires sur la qualité de l'acide alginique. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, 187, 11 p.
- Perez R., 1970. Teneur en acide alginique et degré de polymérisation de ce produit au cours de la vie de *Laminaria digitata* (L.) Lamour. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 34, 3, 351-361.
- Perez R., 1971. Ecologie, croissance et régénération, teneur en acide alginique de *Laminaria digitata* sur les côtes françaises de la Manche. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 35, 3, 287-346.
- Perez R., 1972. Conservation des laminaires après séchage à très hautes températures. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 36, 3, 353-360.
- Perez R., 1975. La culture des algues et les perspectives d'avenir : compte-rendu de la Soc. d'encouragement pour l'industrie nationale. *Rev. n2.*
- Perez R., Braud J. P., 1978. Possibilité de culture industrielle de l'algue rouge *Eu-cheuma spinosum* dans le golfe de Tadjoura (Djibouti). *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, 285, 27 p.
- Perez R., Kaas R., Barbaroux O., 1984. Culture expérimentale de l'algue *Undaria pinnatifida* sur les côtes de France. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches Marit.*, 343, 16 p.
- Perez R., Kaas R., Defend J. F., Le Bayon N., Planchon G., 1990. Production de gamétophytes en "free living" pour la culture de l'algue brune *Laminaria japonica* (Aresh). *Aquarevue*, 37, 30-37
- Perez R., Lee J. Y., Juge C., 1981. Observations sur la biologie de l'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Harvey), Suringar, introduite accidentellement sur les côtes de France. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches Marit.*, 315, 1-12.
- Pernam A., Sanderson G. R., 1972. A method for the determination of uronic acid sequences in alginates. *Carbohydr. Rev.*, 25, 280-281.
- Peters A. F., 1991. Field and culture studies of *Streblonema macrocystis* sp. nov. (Ectocarpales, Phaeophyceae) from Chile, a sexual endophyte of giant kelp. *Phycologia*, 30, 365-377.
- Pettit D. J., Nato V. H., 1973. Process for the preparation of propylene glycol alginate from partially neutralised alginic acid. *U.S. Patent*, 3, 772, 266.
- Phillips R. W., 1925. On the origin of the cystocarp in the genus *Gracilaria*. *Ann. Bot.*, 39, 787-803.
- Pickmere S. A., Parsons J. M., Bailey R. W., 1973. Composition of *Gigartina* carrageenan in relation to sporophyte and gametophyte stages of the life cycle. *Phytochemistry*, 12, 2441-2444.
- Pizarro A., Barrales H., 1986. Field assessment of two methods of planting agar-containing seaweed *Gracilaria* in Northern Chile. *Aquaculture*, 59, 31-44.
- Podlas T. J., Ander P., 1969. Interaction of sodium and potassium ions with K and L carrageenan in aqueous solution. *Macromolecules*, 2, 432-436.
- Pohl P., Zurheide F., 1979. Fatty acids and lipids of marine algae and the control of their biosynthesis by environmental factors. In "Marine Algae in Pharmaceutical Science". Hoppe H.A., Levring T., Tanaka Y., Walter De Gruyter, 473-523.
- Polne M., Neushul M., Gibor A., 1980. Studies in domestication of *Eu-cheuma uncinatum*. *Proc. 10th Int. Seaweed Symp.*, 619-624
- Polne-Fuller M., Biniaminov M., Gibor A., 1984. Vegetative propagation of *Porphyra perforata*. *Hydrobiologia*, 116/117, 308-313.

- Porter D., 1986. Mycoses of Marine organisms: an overview of pathogenic fungi. In "The biology of Marine Fungi". Moss S.T. Cambridge Univ. Press., 142-149.
- Prelini G., 1982. Printing of cotton with reactive dyes. *Textilia*, 58, 31-32. (in Italian).
- Prevost H., Divies C., Rousseau E., 1985. Continuous yoghurt production with *Lactobacillus bulgaricus* and *Streptococcus thermophilus* entrapped in calcium alginate. *Biotechnol. Lett*, 7, 247-252.
- Primio C., 1956. Variations in the chemical composition of spanish brown seaweeds. Proc. 2nd Int. Seaweed Symp., 44.
- Prince J. S., 1971. An ecological study of the marine red alga *Chondrus crispus* in the water off Plymouth, Massachusetts. Ph.D.Thesis, Cornell University, Ithaca, N.Y., 193 p.
- Prince J. S., 1974. Nutrients assimilation and growth of some seaweeds in mixtures of seawater and secondary sewage treatment effluents. *Aquaculture*, 4, 69-79.
- Prince J. S., Kingsbury J.M., 1973. The ecology of *Chondrus crispus* at Plymouth Massachussets. II. Effect of elevated temperature on growth and survival. *Biol. Bull.*, 145, 37-46.
- Prince J. S., Kingsbury J.M., 1973. The ecology of *Chondrus crispus* at Plymouth Massachussets. I. *American J. Bot.*, 60, 964-975.
- Pringle J. D., 1976. The Marine Region marine plant industry- commercially important species and resource management. In "Proc. of the Bras d'Or lakes aquaculture conf." Mac Kay G. and Mac Kay K., Sydney, Nova Scotia, Col. of Cape Breton Press, 161-181.
- Pringle J. D., 1977. Aspects of the ecological impact of *Chondrus crispus* (Florideophyceae) harvesting in eastern Canada. Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 225-232.
- Pringle J. D., 1980. The relationship between annual landings of *Chondrus crispus* dragrakers, effort, and standing crop in southern Gulf of St. Lawrence. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 720-724.
- Pringle J. D., 1985. The human factor in fishery resource management. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 42, 2, 389-392.
- Pringle J. D., 1986. Structure of certain North American fishery agencies and effective resource management. *Ocean Manage.*, 10.
- Pringle J. D., Jones D. J., 1980. The interaction of lobster, scallop and Irish moss fisheries off Borden, Prince Edward Island. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sc.*, 973, 17 p.
- Pringle J. D., Jones D. J., Rowe P., 1981. Fishing power and ecological impact on Gulf Chondrus (Irish moss) of modified *Chondrus* dragrakes. *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sc.*, 1601, 20 p.
- Pringle J. D., Mathieson A. C., 1987. *Chondrus crispus* Stackhouse.. In "case studies of seven commercial seaweed resources". FAO Fisheries Technical paper, 281, 49-122.
- Pringle J. D., Murchison J., Jones D. J., 1979. A study to develop a replacement for the basket-dragraker for *Chondrus crispus* harvesters of the southern Gulf of St Lawrence. *Manuscr. Rep. Fish. Mar. Serv. Can.*, 1496, 48 p.
- Pringle J. D., Semple R. E., 1978. The incidental harvest of immature *Chondrus crispus* (Irish moss) and its possible effects on commercial yield. *Tech. Rep. Fish. Mar. Serv. Can.*, 806, 1-7.
- Pringle J. D., Semple R. E., 1980. The benthic algal biomass, commercial harvesting and *Chondrus* growth and colonization off southwestern Nova Scotia. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sc.*, 954, 144-169.
- Pringle J. D., Semple R. E., 1983. A description of the major commercial Irish moss (*Chondrus crispus* Stackh.) beds off western Prince Edward Island. *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sc.*, 1725, 117 p.

- Pringle J. D., Semple R. E., 1983. Dragrake harvesting intensity in Irish moss (*Chondrus crispus* Stackh.) beds in the southern Gulf of St Lawrence. Proc. 11th Int. Seaweed Symp., 342-345.
- Pringle J. D., Sharp G. F., 1980. Multispecies resource management of economically important marine plant communities of eastern Canada. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 33, 711-720.
- Pringle J. D., Sharp G. F., 1986. Rationale for the path Chosen in Bringing Assessment Science to the Eastern Canadian Irish Moss (*Chondrus crispus*) Fishery. Actas II Congr. Nacional Algas Mar. Chilenas, Westermeier R. H., Univ. Austral, Chile. 75-89.
- Pringle J. D., Sharp G. F., Caddy J. F., 1980. Proc. Workshop on the relationship between sea urchin grazing and commercial plant/animal harvesting. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sc.*, 954, 273 p.
- Printz H., 1926. Die Algenvegetation des Trondheimfjorden Vidensk. Akad. Skifter, Oslo; *Mat. Nat. KL.*, 5, 1-274.
- Protan, 1978. Protanalginate as binders in fish feeds. *Rivista Italiana di Piscicoltura et Ittiopatologia*, 13, 4, 103-106.
- Protan, 1985. Protan textile alginates. Drammen, Protan A/S, 20 p.
- Protan, 1986 a. Alginates. *Technical information bulletin*. Drammen, Protan A/S, 15 p.
- Protan, 1986 b. Alginates. *Chilton's Food Engineering Int.*, 11, 2, 60 p.
- Provasoli L., Mac Laughlin J. J. A., Droop M.R., 1957. The development of artificial media for marine algae. *Arch. Microbiol.*, 25, 392-498.
- Pryet M., 1986. Algues marines : exemple de la filière algues alimentaires au Japon. Mémoire ESAP (Ecole Supérieure d'Agriculture de Toulouse) , 107 p.
- Pybus C., 1977. The ecology of *Chondrus crispus* and *Gigartina stellata* (Rhodophyta) in Galway Bay. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 57, 609-628.
- Quast J. C., 1968. Observations on the food of the kelp bed fishes. *Calif. Dep. Fish. Game, Fish. Bull.*, 139, 109-142.
- Quillet M., De Lestang G., 1972. Sur les radicaux "sulfuryl" des mucilages des algues marines. *Bull. Soc. Sc. Anjou, N.S.*, 8, 55-66.
- Racciato J. S., 1979. Printing cationic dyes with xanthan gum or algin. *Textile Chemist Colorist*, 11, 46-50.
- Raju P. V., Thomas P. C., 1971. Experimental field cultivation of *Gracilaria edulis*. *Bot. Mar.*, 13, 163-165.
- Rees D. A., 1961. Enzymic synthesis of 3-6-anhydro-L-galactose within porphyran from L-galactose-6-sulphate units. *Biochem. J.*, 81, 347-352.
- Rees D. A., 1961. The constitution of carrageenin. *Chem. Ind.*, London. 793 p.
- Rees D. A., 1963. The carrageenan system of polysaccharide. Part I : relation between the kappa and lambda components. *J. Chem. Soc.*, 85, 1821-1832.
- Rees D. A., 1969. Structure, conformation and mechanism in the formation of polysaccharide gels and networks. *Adv. carbhydr. Chem. Biochem.*, 24, 267-332
- Rees D. A., 1970. The double helix structure in food. *Sc. J.*, 126, 2, 47-51.
- Rees D. A., 1972 a. Polysaccharide gels, a molecular view. *Chem. Ind.*, 630-636.
- Rees D. A., 1972 b. Shapely polysaccharides. *Biochem. J.*, 126, 257-273.
- Rees D. A., 1972. Mechanism of gelation in polysaccharide systems. In "Gelation and Gelling Agents", Symp. Colloids, Graham H.D., Avi Publishing Co., Westport C. T., 347-381.
- Rees D. A., 1977. Polysaccharide shapes (culture studies in biology), In "Seaweeds and their uses", Chapman & Hall, London, 333 p.
- Rees D. A., Conway E., 1962. The structure and the biosynthesis of porphyran : a comparison of some samples. *Biochem. J.*, 84, 411-416.

- Rees D. A., Steele I. W., Williamson F. B., 1969. Conformational analysis of polysaccharides. III. The relation between stereochemistry and properties of some natural polysaccharide sulfates. *J. Polymer Sc.*, C, 28, 261-276.
- Rees D. A., Wight A. W., 1971. Polysaccharide conformation. VII. Model building computation for a α -L-4 galacturonan and the linking function of L-rhamnose residues in pectic substances. *J. Chem. Soc.*, 3, 1366-1372.
- Ren G.-Z., Wang J.-C., Chen M.-Q., 1983. Cultivation of *Gracilaria* by means of low rafts. Proc. 11th Int. Seaweed Symp., 72-76.
- Renn D. W., 1984. Agar and agarose : indispensable partners in biotechnology. *Ind. Eng. Chem. Prod. Res. Dev.*, 23, 17-21.
- Rentschler H. G., 1967. Photoperiodische Induktion der Monosporenbildung bei *Porphyra tenera* Kjellm. *Planta* (Berl.), 76, 65-74.
- Reynolds, N. B., 1971. The ecology of a new Hampshire tidal rapid. Ph. D. Thesis. University of New Hampshire, Durham, New Hampshire, 42 p.
- Rheault R. B., Ryther J. H., 1983. Growth yield and morphology of *Ascophyllum nodosum* (Pheophyta) under continuous and intermittent seawater spray culture regimens. *J. Phycol.*, 19, 252-254.
- Richards-Nadajurai N., 1990. Production, marketing and trade of seaweeds in technical resource papers. Regional workshop on the culture and utilisation of seaweeds (2). Regional seafarming development and demonstration project. RAS/60/002, Cebu City, Philippines.
- Ricohermoso M. A., Deveau L.E., 1977. Review of commercial propagation in *Eucheuma* (Florideaphyceae) clones in Philippines. Proc. 9th Int. Seaweed, 525-532.
- Rigney, J. A., 1971. Chemical Investigation of *Chondrus crispus*. Prog. Rep. 39, Ind. Dev. Branch. Dept. Fish. Forestry, Ottawa, Canada.
- Ring P. D., 1970. Developmental and eco-physiological studies of *Chondrus crispus* (L.) Stackhouse. Mem. Sc. Thesis. Univ. of Maine, 73 p.
- Robinson P. K., 1986. Seaweed as food and fodder, and its use in agriculture - A review of global utilization. Unido expert group meeting on industrial growing and processing of marine algae, Riga, USSR, 63 p.
- Rochas C., 1982. Etude de la transition sol-gel du kappa-carraghénane. Thèse d'Etat, Univ. de Grenoble, 123 p.
- Rochas C., Rinaudo M., 1982. Calorimetric determination of the conformational transition of kappa -carrageenan. *Carbohydr. Res.*, 105, 227-236.
- Rochas C., Rinaudo M., Vincendon M., 1980. Structural and conformational investigation of carrageenans. *Biopolymers*, 19, 2165-2175.
- Rochas C., Rinaudo M., Vincendon M., 1983. Spectroscopic characterization and conformation of oligo-kappa-carrageenans. *J. Biol. Macromol.*, 5, 111-115.
- Rompp W., Axon G. L., Thompson T., 1983. Sodium alginate : a textile printing thickener. *American Dyestuff Reporter*, 72, 31-32.
- Rose R. C., 1951. Extraction of alginate from Canadian seaweeds. *Can. J. Technol.*, 29, 19-28.
- Rosenberg G., Ramus J., 1982. Ecological growth strategies in the seaweeds *Gracilaria foliifera* (Rhodophyceae) and *Ulva* sp. (chlorophyceae) soluble nitrogen and reserve carbohydrates. *Mar. Biol.*, 66, 251-259.
- Rosenthal R. J. and Chess J. R., 1972. A predator prey relationship between the leather star *Dermasterias imbricata* and the purple urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Fish. Bull. U.S.*, 70, 205-216.
- Rosenthal R. J., Clarke W. D., Dayton D. K., 1974. Ecology and natural history of

- a stand of giant kelp *Macrocystis pyrifera* of Corona del Mar, California. *Fish. Bull. U.S.*, 72, 3, 670-684.
- Rosenvinge L. K., 1931. Marine algae of Denmark. Rhodophyceae. *K. Danske Vidensk. Selsk. Skr. Bd.*, 74, 627 p.
- Ross A. G., 1953. Some typical analysis of red seaweeds. *J. Sc. Food Agric.*, 4, 333-335.
- Rousselot M., 1986. Applications alimentaires des colloïdes. Pub. SATIA.
- Russel D. J., 1983. Ecology of imported red seaweed *Eucheuma striatum* Schmitz on coconut Island, Oahu, Hawaiï, *Pac. Sc.*, 37, 2, 87-107.
- Russell G., 1983 a. Formation of an ectocarpoid epiflora on blades of *Laminaria digitata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11, 181-187.
- Russell G., 1983 b. Parallel growth patterns in algal epiphytes and *Laminaria* blades. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13, 303-304.
- Russell G., 1988. Distribution and development of some Manx epiphyte populations. *Helgol. Meeresunters*, 42, 477-492.
- Russell-Wells B., 1922. On carrageen (*Chondrus crispus*). III. The constitution of the cell wall. *Biochem J.*, 16, 578-586.
- Ruying S., 1988. *Laminaria japonica* sea-farming. Agricultural Press Pékin, 203 p.
- Ryther J. H., 1982. Cultivation of Macroscopic Marine Algae. Solar Energy Research Institute/STR-231-1820, UC Cat. 61a. contract EG-77-C-01-4042, 31 p.
- Ryther J. H., 1985. Marine Biomass production. In "Biomass Energy development". Plenum press, N.Y., 241-257.
- Ryther J. H., Corwin T., DeBusk T. A., Williams L. D., 1982. Nitrogen uptake and storage by the red alga *Gracilaria tikvahiae* (Mac Lachlan, 1979). *Aquaculture*, 26, 107-115.
- Ryther J. H., DeBoer J. A., Lapointe B. E., 1977. Cultivation of seaweeds for hydrocolloids, waste treatment and biomass for energy conversion. Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 1-16.
- Ryther J. H., Goldman J. C., Gifford C. E., Huguenin J. E., Wing A. S., Clarner J. P., Williams L. D., Lapointe B. E., 1975. Physical models of integrated waste recycling marine polyculture systems. *Aquaculture*, 5, 163-177.
- Ryther J. H., Hanisak M. D., 1981. Anaerobic digestion and nutriment recycling of small benthic or floating seaweeds. Proc. Int. Gaz Tech. Symp. Energy from biomass and wastes. V. Lake Buena Vista, FL, 383-412.
- Ryther J. H., William L. O., Hanisak M. D., Stenberg R. W., Debusk T. A., 1978. Methane production from seaweeds. Proc. 2nd Fuel from Biomass Symp., 978-989.
- Saga N., Uchida T., Sakai Y., 1978. Clone *Laminaria* from simple isolated cells. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 44-87.
- Saito A., Idler D., 1966. Sterols Irish moss *Chondrus crispus*. *Can J. Biochem.*, 44, 1195-1199.
- Saito Y., 1956 a. An ecological study of *Undaria pinnatifida* Sur. Part III. On the effect of light intensity and temperature up on rate of photosynthesis. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 24, 484-486.
- Saito Y., 1956 b. An ecological study of *Undaria pinnatifida* Sur. Ecology and distribution. *Bull. Inst. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 18, 2, 304-322.
- Saito Y., 1957. An ecological study of *Undaria pinnatifida* Sur. II On the influence of the environmental factors upon maturity of gametophytes and early development of sporophytes. *Bull. Inst. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 22, 4, 235-236.
- Saito Y., 1958. On the cultivation of *Undaria*. *Aquaculture*, 5, 3, 16-20.
- Saito Y., 1962. Fundamental studies on the propagation of *Undaria pinnatifida* (Harv.) Sur. *Contr. Fish. Lab. Fac. Agric. Univ. Tokyo*, 3, 1-101.

- Saito Y., 1975. *Undaria*. In "Advance in Phycology in Japan". Tokida J., Hirose H., Junk, The Hague, 304-320.
- Sanderson J. C., Barrett N., 1989. A survey of the distribution of the introduced Japanese macroalga *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar in Tasmania, *Dept. Sea Fish. Tasm. Mar. Lab. Tech. Rep.*, 38, 1-35.
- SANOFI, (Soc.), 1988. Les hydrocolloïdes. 40 p.
- Santelices B., 1989. Algas marinas de Chile: Distribucion, ecologia, utilization, diversidad. *Publ. Fac. Cien. Biol. Pont. Univ. Catol. de Chile*, inscription 70 554 I.S.B.N., 156-231.
- Santelices B., Fonck E., 1979. Ecologia y cultivo de *Gracilaria lemaneiformis*. *Acta 1st Sym. Algas Mar. Chilenas*, 1, 165-200.
- Santelices B., Vasquez J., Ohme U., Fonck E., 1984. Managing wild crops of *Gracilaria* in central Chile. *Hydrobiologia*, 116/117, 77-81.
- Santos G. A., Doty M. S., 1983. Agarose from *Gracilaria cylindrica*. *Bot. Mar.*, 24, 31-34.
- Saraya A., 1990. Status of production and utilization of seaweeds in Thailand. *Rep. Reg. works.*, "Culture and Utilization of Seaweeds", Cebu, Philippines, 158-171.
- Sargent M. C., Lantrip L. W., 1952. Photosynthesis and general development in *Macrocystis*. In "Biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California", North W. J. *Nova Helwigia Beih.*, 32, 169-190.
- Sato S., 1975. Fatty acid composition of lipids in some species of marine algae. *Bull. jap. Soc. Sc. fish.*, 41, 1177-1183.
- Saunders R. G., Lindsay J. G., 1976. Growth and enhancement of the agarophyte *Gracilaria*. Report of the Federal Department of the Environment and British Columbia Ministry of Recreation and Conservation, 58 p.
- Saunders R. G., Lindsay J. G., 1977. Growth and enhancement of the agarophyte *Gracilaria* (Florideophyceae). *Proc. 9th Int. Seaweed symp.*, 249-255.
- Sauvageau C., 1918. Recherches sur les laminaires des côtes de France. *Mem. Acad. Sc.*, 56, 1-240.
- Sauvageau C., 1921. Sur la gélose de quelques algues floridées. *Bull. Sta. Biol. Arcachon* (Soc. Sc. Arcachon).
- Scargel R. F., 1948. An investigation on marine plants near Hardy bay. *Brit. Col. Prov. Dept. Fish. Publ.*, 1, 1-70.
- Schatz S., 1983. The developmental morphology and life history of *Phycomelaina laminariae*. *Mycologia*, 75, 762-772.
- Schatz S., Mauzerall D., Fiore J., 1979. A comparative study on *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) infected by *Phycomelaina laminariae* (Ascomycotina). *Biol. Bull., Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 157, 392-393.
- Schmitt M., 1960. Les carraghénanes. *Coll. Int. du CNRS : Chimie et physico-chimie des principes tirés des algues*. Dinard, 199-205.
- Schmitz C., 1883. Über Pflanzenschleim und Bassain. *Ann Chem. Pharm.*, 51, 29-62.
- Schramm W., 1971. The effects of oil pollution on gas exchange in *Porphyra umbilicalis* when exposed to air. *Proc. 7th Int. Seaweed Symp.*, 309-315.
- Schulzen H., 1964. Method for the estimation of alginates in admixture with other colloids. *Textil. Proxis*, 19, 1, 67-70.
- Schweiger R., 1964. Complexes of alginic acid with metallic ions. *Kolloidz Schr.*, 196, 47-53.
- Scotten H. L., 1971. Microbiological aspects of the kelp bed environment. In "The biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California", North W.J., Cramer J., 315-318.
- Seale R., Morris E. R., Rees D. A., 1982. Interaction of alginates with univalent cations. *Carbohydr. Res.*, 110, 101-112.

- Searles R. B., 1980. The strategy of the red algal life history. *Am. nat.*, 115, 113-120.
- Segawa S., Ogata E., Sawada T., 1955. Studies on the carpospore liberation in *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. I. Carpospore liberation accompanied with the half-drying. *Sc. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, 16, 387-396.
- Segi T., Kida W., 1968. Synopsis of biological data on *Monostroma latissimum* Wittrock in Japanese cultivation. FAO Fish. Syn. 39, 6 p.
- Selby H. H., 1954. Agar since 1943. In "Natural plant hydrocolloids". Advance in Chem., 11, Washington, *Am. Chem. Soc.*, 16-19.
- Selby H. H., Selby T. A., 1959. Industrial gums. Acad. Press. N.Y. and London, 2, 15-49.
- Selby H. H., Wynne W. H., 1973. Agar. In "Industrial gums", Whistler R.L., N.Y., Academic Press, 29-48.
- Seoane-Camba J. A., 1965. Estudios sobre las algas bentónicas de la costa sur de la península Iberica (littoral de Cadiz) *Inv. Pesq.*, 29, 3-216.
- Seoane-Camba J. A., 1982. Sobre una Rodoficea parásita de Gelidiaceas. *Collect. Bot. (Barcelona)*, 13, 911-918.
- Seoane-Camba J. A., 1985. An ultrastructural and morphological study on the parasite *Gelidiocolax deformans* Seoane-Camba, as well as the cytological connections with its host *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Thuret. Second Int. Phycol. Congress, Copenhagen, (Abstract).
- Seoane-Camba J. A., 1989. Origine et structure des synapses secondaires entre cellules du parasite *Gelidiocolax deformans* (Gélidiacées ?, Rhodophytes) et son hôte *Gelidium sesquipedale* (Gélidiacées, Rhodophytes). *Cryptogamie Algol.*, 10, 259-271.
- Sergeant S. V., 1980. Improving the flame resistance of paper. *Converter*, 17, 10, 14-15.
- Setchell W. A., 1932. *Macrocystis* and its holdfast. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 16, 3, 446-492.
- Setchell W. A., Gardner N. L., 1922. Physiological contributions II to VI. II. New species of *Myrionema*. III. New species of *Compsonema*. IV. New species of *Hecatonea*. V. New species of *Pylaiella* and *Streblonema*. VI. New species of *Ectocarpus*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 7, 333-427.
- Setchell W. A., Gardner N. L., 1925. The marine algae of North America. Part III. Melanophyceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 8, 381-898.
- Shacklock P. F., Croft G.B., 1981. Effects of grazers on *Chondrus crispus* in culture. *Aquaculture*, 22, 331-342.
- Shacklock P. F., Doyle R.W., 1983. Control of epiphytes in seaweed cultures using grazers. *Aquaculture*, 31, 141-151.
- Shacklock P. F., Robson D. R., Forsyth I., Neish A. C., 1973. Further experiments (1972) on the vegetative propagation of *Chondrus crispus* T4. *Natl. Res. Council. Can., Atl. Reg. Lab., Tech. Rep.*, 18.
- Shacklock P. F., Robson D.R., Simpson F.J., 1974. Propagation of Irish moss in tanks: comparative growth at different locations 1973. *Natl. Res. Council. Can., Atl. Reg. Lab., Tech. Rep.* 19.
- Shag A. C., 1975. Chemistry and application of sodium alginate. *Man Made Text. India*, 18, 681-687.
- Shang Y. C., 1976. Economic aspects of *Gracilaria* culture in Taiwan. *Aquaculture*, 8, 1-7.
- Sharp G. J., 1987. Growth and production in wild and cultured stocks of *Chondrus crispus*. *Hydrobiologia*, 151/152, 349-354.
- Sharp G. J., Roddick D. L., 1982a. Catch and Effort Trends of the Irish Moss (*Chondrus crispus* Stackhouse). Fishery in Southwestern Nova Scotia 1978-1980. Fish Res. Branch, Dept. Fish. and Ocean, Halifax, Nova Scotia B3J 2S7, 43 p.

- Sharp G. J., Roddick D. L., 1982b. The impact of *Chondrus* dragraking on substrate stability in southwestern Nova Scotia. *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sc.*, 1593, 14 p.
- Sharp G. J., Tremblay D. M., Roddick D. L., 1986. Vulnerability of the southwestern Nova Scotia *Chondrus crispus* Stackhouse resource to harvesting. *Bot. Mar.*, 29, 449-453.
- Shihira I., 1958. The effect of light on gamete liberation in *Monostroma*. *Bot. Mag. Tokyo*, 71, 378-385.
- Shimo S., Nakatani S., 1967. The influence of various concentrations of copper and mercury ions on the growth of *Porphyra tenera* and its intolerance to them. *J. Agric. Lab.*, 9, 109-125.
- Shinmura I., 1977. Basic studies on cultivation of *Cladosiphon okamururus*. *Res. Rep. Kagoshima Pref. Fish. Exp. Station*, 11, 64 p.
- Shiraiwa Y., Abe K., Sasaki S., Ikawa T., Nisizawa K., 1975. Alginate lyase activities in the extracts from several brown algae. *Bot. Mar.*, 18, 97-104.
- Sieburth J. Mac N., 1969. Studies on algal substances in the sea. III. The production of extracellular organic matter by littoral marine algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 3, 290-309.
- Sijian L., Ping Z., 1983. The commercial cultivation of *Eucheuma* in China. *Proc. 11th Int. Seaweed Symp.*, 243-246.
- Silva A., 1952. On *Gracilaria* taxonomy. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 25, 4, 293.
- Simpson F. J., Neish A. C., Shacklock P. F., Robson D. R., 1978. The cultivation of *Chondrus crispus*. Effect of pH on growth and production of carrageenan. *Bot. Mar.*, 21, 229-235.
- Sjöstedt L. G., 1926. Floridean studies. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F. 2, 22, 4, 1-95.
- Skorina S., Tanaka Y., 1968. Biological activity of fractionation products of brown marine algae. *Proc. 6th Int. Seaweed Symp.*, 737-746.
- Skottsbery C., 1907. Zur Kenntnis der Subantarktischen und Antarktischen Meeresalgen Südjolar Exped., 1901-1903, 4, 6, 1972 p.
- Smidsröd O., 1970. Solutions properties of alginates. *Carbohydr. Res.*, 13, 359-372.
- Smidsröd O., 1974. Molecular basis for some physical properties of alginates in gel state. *Faraday Disc. Chem. Soc.*, 57, 263-274.
- Smidsröd O., Haug A., 1968. Dependence upon uronic acid composition of ion exchange properties of alginates. *Acta Chem. Scand.*, 22, 1989-1997.
- Smidsröd O., Haug A., 1972. Dependence upon the gel-sol state of the ion-exchange properties of alginates. *Acta Chem. Scand.*, 26, 2063-2074.
- Smidsröd O., Larsen B., Pernas A., Haug A., 1967. The effect of alkaline treatment on the chemical heterogeneity and physical properties of some carrageenans. *Acta Chem. Scand.*, 31, 2585-2598.
- Smidsröd O., Painter T., 1973. Effects of periodate oxidation upon the stiffness of the alginate molecule in solution. *Carbohydr. Res.*, 26, 125-132.
- Smith D.B., Cook W. H., Neal J. L., 1954. Physical studies on carrageenin and carrageenin fractions. *Arch. Biochem. Biophys.*, 45, 232-233.
- Smith G. M., 1947. On the reproduction of some Pacific coast species of *Ulva*. *Am. J. Bot.*, 34, 80-87.
- Smith I. R., 1987. The economy of small-scale seaweed production in the south China sea region. *FAO Fish. Cir.* 806, March, 18 p.
- Smith R., Montgomery R., 1959. The chemistry of plants gums and mucilages. *Renhold Publishing Corp.*, N.Y.
- Snoeren T. H. M., Payens T. A. J., 1976. On the sol-gel transition in solutions of kappa carrageenan. *Biochem. Biophys. Acta*, 437, 264-272.

- Spinger R., Middendorf L., 1961. Pharmaceutical substances in seaweeds. *Pharmazie* 294/66, 693, 30-36.
- Stackhouse J., 1809. Tentamen Marino cryptogamicum. *Mem. Soc. Imp. Nat. Moscou*, 2, 50-96.
- Stadler T., 1984. Physiologie de la production d'agar dans les parois de *Gracilaria verrucosa*. Thèse 3e cycle, Univ. de Lille.
- Stancioff S., Stanley N. F., 1968. Infrared and chemical studies on algal polysaccharides. *Proc. 6th Seaweed Symp.*, 595-609.
- Stanford E., 1881. Improvements in the manufacture of useful products from seaweeds. *British Patent*, 142 p.
- Stanford E., 1883. On algin : a new substance obtained from some of the common species of marine algae. *Chem. News*, 47, 254-257.
- Stanley N. F., 1963. Process for treating a polysaccharide of seaweeds of the Gigartinales and Solieriaceae families. U.S. Patent 3, 094, 517.
- Stanley N. F., 1987. Production, properties and uses of carrageenans. In "Production and utilization of products from commercial seaweeds". FAO Rome, Mac Hugh D.J.
- Stapleton J. C., 1988. Occurrence of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar in New Zealand. *Jap. J. Phycol.*, 36, 178-179.
- Steiner A. B., 1947. Manufacture of glycol alginates. *U.S. Patent*, 2 426 215.
- Steiner A. B., Mac Neely W. H., 1950. High stability glycol alginates and their manufacture. *U.S. Patent* 2 494 911.
- Steiner A. B., Mac Neely W. H., 1954. Algin in review. In "Natural plant hydrocolloids" American Chemical Society. *Advances in Chemistry Series N 11*, Washington, 68-82.
- Sterling G., 1957. Structure of oriented gels of calcium polyuronates. *Biochim. Biophys. Acta*, 26, 186-197.
- Steward C., Higgins H., Austin S., 1961. Seasonal variation in alginic acid, manitol, laminarin and fucoidin in brown alga *Ecklonia radiata*. *Nature*, London, 192, 1208-1216.
- Steward C., Lucas H., 1940. Oxydation of alginic acid by periodic acid. *J. Am. Chem. Soc.*, 64, 1792-1796.
- Stoloff L., Silva P., 1957. An attempt to determine possible taxonomic significance of properties of water extractable polysaccharides in red algae. *Ec. Bot.*, 11, 4, 327-330.
- Strickney R. R., 1988. The culture of Macroscopic algae. *World Aquaculture Rev.*, 19, 2, 54-72.
- Sundene O., 1962. The implication of transplants and culture experiments on growth and distribution of *Alaria esculenta*. *Nytt Mag. Bot.*, 9, 155.
- Suringar W. F. R., 1874. Illustration des algues du Japon. *Mus. Bot. Leide*, 2, 1-15.
- Suto S., 1950. Studies on shedding, swimming and fixing of the spores of seaweeds. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 16, 1-9.
- Suto S., 1955. On growth of bush in *Hizikia fusiforme*. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 26, 13-16.
- Suto S., 1955. On shedding of eggs, liberation of embryos and their latter fixing in *Hizikia fusiforme*. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 26, 13-16.
- Suto S., 1957. Species of *Porphyras* in Tokyo bay. *Aquaculture*, 4, 4, 28-32.
- Suto S., Saito Y., Akiyama K., Umabayashi O., 1972. Text book of diseases and their symptoms in *Porphyra*. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 18, 1-37.
- Tagawa S., 1966. Separation of agar-agar by dimethyl sulfoxide into agarose and agaropectin. *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, 14, 165-71.
- Tagawa S., Kojima Y., 1971. The alkal treatment of the mucilage of *Gracilaria verrucosa*. *Proc. of 7th Int. Seaweed Symp.*, 447-450.

- Tagawa S., Kojima Y., Komo M., 1963. Agar in Chilean *Gracilaria*. *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, 13, 1, 12-37.
- Tagawa S., Kojima Y., Kono M., 1963. *Gracilaria verrucosa* from Japan. *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, 13, 1, 12-27.
- Tahar S. M., 1976. Comportement en solution des polysaccharides uroniques. Thèse 3e cycle. Univ. Grenoble.
- Tai L. H., Fang T. C., 1976. Some preliminary observations in the inheritance of the frond thickness in *L. japonica*. *Acta Gen. Sinica*, 3, 1, 32-39.
- Takagi M., 1975. Seaweeds as medicine. In "Advance of Phycology in Japan" : Dr W. Junk, La Hague. 321-325.
- Takahashi T., 1933. Studies on the chemical composition of brown algae. *Fish. Mar. Aquaculture*, 28, 36-44.
- Takemoto Y., 1964. Study of the hypotensive constituents of marine algae : a new basic amino acid "laminine" and others basic constituents isolated from *L. angustata*. *Yakugaku Zosshi*, 84, 12, 1176-1179.
- Tanaka J., 1988. Epiphytic brown algae from the coast of southern Hokkaido. *Mem. Nat. Sc. Mus., Tokyo*, 21, 53-60.
- Tanaka M., Mori H., Ishizawa K., 1984. Food-chemical studies on seaweeds. 2. Composition of blade and sporophyll of *Undaria pinnatifida*. *J. Tokyo Kaseigakuin Coll.*, 24, 45-47.
- Tanaka T., 1952. The systematic study of the Japanese protofloridae. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, 2, 2, 92 p.
- Tang P. S., Wrang P. Ch., Chemical composition in Chinese seaweeds. *Chinese J. Physiol.*, 9, 285-286.
- Taniguchi M., 1977 a. Studies on the yellow spot disease in (*Porphyra*) *conchocelis*. 2. Method for obtaining the pathogen complex. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.* 43, 255-258.
- Taniguchi M., 1977 b. Studies on the yellow spot disease in (*Porphyra*) *conchocelis*. 3. Aquatic factors influencing the development of the yellow spot disease. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 43, 259-263.
- Taniguti M., 1962. Phycosociological study of marine algae in Japan. Inoue and Co. Ltd., Tokyo, 130 p.
- Taylor A. R. A., 1959. Growth of *Chondrus crispus* (L.) Stack. in a submerged population. *Proc. Int. Bot. Congr. IX Montreal*, 394-395.
- Taylor A. R. A., 1970 a. Seaweeds investigations (Irish moss). *Ann. Rep. invest. Sum.*, Canada, Fish. Res. Bd., Biol. Sta., St. Andrews, N. B., 165-183.
- Taylor A. R. A., 1970 b. Studies of the biology and ecology of *Chondrus crispus* Stack. (Irish moss) on Prince Edward Island. Project Rep. 35, Industrial Development Branch. Fish. service, Dept. Fish. and Forestry, Ottawa.
- Taylor A. R. A., 1971. Studies on *Chondrus crispus* and *Furcellaria fastigiata* populations on Prince Edward Island. Ottawa, Canadian Fisheries Service, Environment Canada, Industrial Development Service. Project Repr. 44, 30 p.
- Taylor A. R. A., 1972. Growth study of *Chondrus crispus* in Prince Edward Island. *Proc. Meeting Can. Atlantic seaweeds Industry, Charlottetown, P.E.I., Ottawa, Canada, Secretariat : Ind. Development Branch Fisheries Service*, 29-36.
- Taylor A. R. A., 1973. Studies of populations of *Chondrus crispus* (Irish Moss) and *Furcellaria fastigiata* in Prince Edward Island waters during 1971. Technical Report 65, Industrial Development Branch, Fisheries and Marine Service, 109 p.
- Taylor A. R. A., Chen L. C.-M., 1973. The biology of *Chondrus crispus* Stackhouse: Systematics, morphology and life history. In " *Chondrus crispus* ", by Harvey M. J. and Mac Lachlan J.. Halifax, Nova Scotia, Nova Scotian Institute of Science, 1-21.
- Taylor W. R., 1979. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of

- America. *Ann Arbor* The university of Michigan Press. 870 p.
- Tazawa W. R., 1975. Study of the male gametophyte, organe of the Florideae from Japan and its vicinity. *Sc. Pap. Inst. Algal. Res. Fac. Sc., Hokkaido Univ.*, 6, 95-179.
- Teplitzky D. R., 1968. The relationship between harvesting of *Macrocystis pyrifera* and spawning of crayfish on Tasmanian coasts. *Proc. 6th Int. Seaweed Symp.*, 401-414.
- Thiery J. P., 1967. Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microsc.*, 6, 987-1018.
- Thomas M., 1938. Der Formenkreis von *Chondrus crispus* und seine ökologische Bedingtheit. *Hedwigia*, 77, 137-210.
- Thornley F. C., Walsh M. J., 1931. Process of preparing alginic acid and compounds thereof. *U.S. Patent*, 1 814 981.
- Tian M., Wen Z., Wu C.Y., 1987. Effects of tissue age and seasonal factors on the content and composition of carrageenan in *Eucheuma species*. *Proc. Recent Progress in Algal Biotechnology*, Villeneuve d'Ascq, France, Communication C. 31.
- Tianjing L., Ruying S., 1983. Studies on the artificial cultivation and propagation of giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Hydrobiologia*, 116/117, 259-262.
- Tokida I., 1960. Marine algae epiphytic on laminariale plants. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. Jap.*, 11, 3, 73-105.
- Tokida, J., 1958. A review of galls in seaweeds. *Bull. Jap. Soc. Phycol.*, 6, 93-99.
- Tokuda H., Ohno M., Ogawa K., 1987. The resources and cultivation of seaweeds (monographs on aquaculture science Vol. 10), Midorishobu, Tokyo, 254 p.
- Toma T., 1979. Method of mass seed stocking of *Cladosiphon okamururus*. *Jap. Soc. Sc. Fish. Symp.*, spring, 314 p.
- Toma T., 1982. The culture of "Okinawa-mozuku" (*Cladosiphon okamururus*). *Youshoku Fish. Cult.*, 56-61.
- Toma T., 1986. "Okinawa-mozuku" (*Cladosiphon okamururus*): In "Aquaculture in shallow seas". Taisei-shuppan, Tokyo, 612-625.
- Toma T., 1987. *Cladosiphon okamururus* ("Okinawa-mozuku"). In "Aquaculture in tropical area", Shokita S., Kakazu K., Tomori A., Toma T., 56-69.
- Tong H. K., Lee K. H., Wong H. A., 1980. The molecular weight and viscosity of the water soluble polysaccharide from *Eucheuma spinosum*. *Carbohydr. Res.*, 81, 1-6.
- Tong H. K., Lee K. H., Wong H. A., 1981. *Eucheuma spinosum* polysaccharides having different average molecular weights. *Carbohydr. Res.*, 88, 162-166.
- Tori S., Kawashima S., 1983. Experiments of propagation of *Laminaria*: propagation of *Laminaria japonica* by plastic pipe (netron) in sandy substrate. *Jap. Phycol.*, 22, 227-232.
- Torres-Pombo J., 1972. Contribucion al conocimiento quimico del alga *Gelidium sesquipedale* (clem) Thuret y a la estructura de sur agar. *Acta Cientifica Compostelana*, 9, 53-64.
- Triffit J., 1968. Blinding of calcium and strontium by alginates. *Nature*, London, 217, 3, 457-458.
- Tripet D., Wauters O., 1981. La culture industrielle des algues rouges et l'extraction de l'agar. *Mem. fin Etudes, Inst. Sup. Agr. Lille*, 15, 80 p.
- Tripodi G., De Masi F., 1975. Cytological localization of polysaccharidic molecules in some red algae. *J. Submicro. Cytol.*, 7, 197-209.
- Trono G. C. Jr., 1986. Seaweed culture in the Asia-Pacific Region. RAPA Publication 1987/8. Regional Office for Asia and Pacific Region (RAPA) FAO of U.N. Bangkok, Thailand, 40 p.
- Trono G. C. Jr., 1987. Studies on the pond culture of *Caulerpa*. *Phil. J. Sc. Monogr.*, 17, 83-98.

- Trono G. C. Jr., 1988. Pond culture of *Gracilaria*. Asean SF Manual 3, 13-20.
- Trono G. C. Jr., Azanza-Corrales R., 1980. The seasonal variation in the biomass and reproductive states of *Gracilaria* in Manila bay. Proc. 10th Int. Seaweed Symp. 743-748.
- Trono G. C. Jr., Ganzon-Fortes E. T., 1976. Report on the training course on *Gracilaria* algae. SCS/GEN/81/29. South China Sea Fisheries Development and Coordinating Program, Manila, Philippines.
- Trono G. C. Jr., Ganzon-Fortes E. T., 1988. Philippine seaweeds. National Bookstore Inc., Metro Manila, Philippines, 330 p.
- Tseng C. K., 1946. Phycocolloids : useful seaweed polysaccharides. In "Colloids chemistry : theoretical and applied", vol. 6, Alexander J. , N.Y., Reinhold, 6, 629-734.
- Tseng C. K., 1957.a. Development of the sporophyte of *Laminaria japonica* in Dalian fields. Scientia (Pékin), 15, 475-477.
- Tseng C. K., 1957.b. Growth of *Laminaria japonica* (Haidai). *Acta Bot. Sinica*, 6, 2, 103-130.
- Tseng C. K., 1959. Reproduction of *Laminaria japonica*. *Scientia* (Pékin), 4, 129-193.
- Tseng C. K., 1980. Marine phyoculture in China. Proc. 10th Int Seaweed Symp., 123-152.
- Tseng C. K., 1981. Commercial cultivation. In "The biology of Seaweeds", Lobban C. S. & Wynne M. J., Oxford : Blackwell, Berkeley, 680-725.
- Tseng C. K., 1983. Phycological research in the development of the Chinese seaweed industry. Proc. 11th Int. Seaweed Symp., 7-18.
- Tseng C. K., 1984. Modern seaweeds of China. Beijing, Science Press, 316 p.
- Tseng C. K., 1987. *Laminaria* mariculture in China. In "case study of seven commercial seaweeds resources". Doty M.S., Caddy J.F., Santelices B., *FAO Fish. Circular* 806, 239-265.
- Tseng C. K., Chang C. F., 1983. Chinese seaweeds in herbal medicine. Proc. 11th Int. Seaweed Symp., 152-156.
- Tseng C. K., Chang J. J., 1955. Studies on *Porphyra* III. Sexual reproduction of *Porphyra*. *Acta Bot. Sinica*, 4, 165-166.
- Tseng C. K., Chang T. J., 1954. Studies on *Porphyra*. I. Life history of *Porphyra tenera* Kjellm. *Acta Bot. Sinica*, 3, 287-302.
- Tseng C. K., Chang T. J., 1956. Conditions of *Porphyra* conchospores formation and discharge rythm. *Acta Bot. Sinica*, 5, 33-49.
- Tseng C. K., Frei G., 1987. Macroalgal commercialisation in Orient. *Hydrobiologia*, 151/152, 167-172.
- Tseng C. K., Wu C. Y., 1962. Mariculture in *Laminaria japonica*. Sc. Press. Pékin. 82 p.
- Tseng W.Y. 1984. *Eucheuma* of Taiïwan : emphasizing its mariculture potential. *Hydrobiologia*, 116/117, 237-242.
- Tseng W.Y., 1988. *Eucheuma* in Taiïwan, emphasizing its mariculture potential. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 237-242.
- Tsuchiya Y., Hong K. C., 1966. Agarose and agaropectine in *Gelidium* and *Gracilaria* agar. *Tohoku J. Agric. Res.*, 2, 16-141.
- Tsuji K., Ichikawa T., Makagawa Y., Matswura Y., Kawamura M., 1981. Hypocholesterolemic effect of tauracyanine or taurine on cholesterol metabolism in rats. *Sulfur amino-acid.*, 6, 239-248.
- Tsuji K., Iwao T., Nakagawa Y., Seki T., 1983. Effects of dietary taurine on bile acid metabolism in hypocholesterolemic rats. *Sulfur amino-acid.*, 4, 111-119.
- Tsuji K., Jimbo J., Nakagawa Y., Kawamura R., Tsuji E., 1980. Ion exchange and hypotensive effects of potassium alginate in rats fed on high sodium diet. Proc. 10th Int. Seaweed Symp. Göteborg Sweden, 143-149.

- Tsukidate J., 1970. Microbiological studies of *Porphyra* plants. III. Abnormality on the growth of *Porphyra* plants by the disturbance of the bacterial flora accompanying the plants. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, 4, 1-12.
- Tsukidate J., 1974. Microbiological studies of *Porphyra* plants. IV. On the relation between the growth of the *Porphyra* plants cultivated in the sea and the bacterial flora accompanying the plants. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, 7, 1-8.
- Tsukidate J., 1977. Microbiological studies of *Porphyra* plants. V. On the relation between bacteria and *Porphyra* diseases. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, 10, 101-112.
- Tsukidate J., 1983. On the symbiotic relationship between *Porphyra* species and attached bacteria and a bacterial pathogen in white rot. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, 15, 29-96.
- Turner D., 1802. A synopsis of the British Fuci. 2 vol. White, London, 400 p.
- Turner D., 1818. Fuci sive plantarum Fucorum generi a botanicis ascriptarum icones, descriptiones et historia. 4 vol. London.
- Turvey J. R., 1978. Biochemistry of algal polysaccharides. In "Biochemistry of carbohydrates II", Manners D. J., University Park Press. Baltimore, 16, 151-177.
- Tveter-Gallagher E., Cheney D., Mathieson A. C., 1980. uptake and incorporation of ³⁵S into carrageenan among different strains of *Chondrus crispus*. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 10, 521-530.
- Tveter-Gallagher E., Mathieson A. C., 1980. An electron microscopic study of sporeling coalescence in red alga *Chondrus crispus*. *Scanning Electron. Microsc.*, 3, 570-580.
- Tveter-Gallagher E., Mathieson A. C., Cheney D., 1980. Ecology and developmental morphology of male plants of *Chondrus crispus* (Gigartinales, Rhodophyta). *J. Phycol.*, 16, 257-264.
- Ueda S., 1929. *J. Imp. Fish. Inst. Tokyo*, 24, 139.
- Ueda S., 1932. Systematic studies on Japanese *Porphyra*. *J. Tokyo Inst. Fish.*, 28, 1, 1-45.
- Umaheswara Rao H., 1972. On Gracilariaceae of the seas around India. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 14, 671-696.
- Umaheswara Rao H., 1976. Spore liberation in *Gracilaria corticata* (J.) Agardh growing in Mandapam. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 21, 91-98.
- Umezaki I., 1977. Life histories in the Florideophyceae and their evolution. *Acta Phytotax. Geobot.*, 28, 1, 1-18.
- Uno S., Sasaki K., 1989. Volumetric consideration of some species of diatoms composing red tides in the nori culture area in Ariake bay. In: "Red Tides. Biology, Environmental Science and Toxicology". Proc. 1st. Int. Symp. Red Tides, Takamatsu, Kagawa Prefecture, Japan, Okaichi T., Anderson D. M. et Nemoto T., Elsevier, N.Y., 157-160.
- Uphof. J.C., 1959. The dictionary of Economic plants. Engelmann H.R., Cramer J., Weinheim 1959, 453 p.
- Usov A. I., Yarotsky S. V., 1977. Synthesis of methyl 3-O-methyl and 3-6-di-O-methyl-D-galactopyranosides. *Bioorgan. Khim.*, 3, 746-751.
- Usov A. I., Yarotsky S. V., Shashkov A. S., 1980. ¹³C NMR spectroscopy of red algal galactans. *Biopolymers*, 19, 977-990.
- Uyenco F. R., Sanieel L. S., Jacinto G. S., 1980. The ice-ice problem in seaweed farming. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 625-630.
- Vadas R. L., Ring P. D., 1969. An evaluation of the seaweed resources of Maine. *Res. Life Sc. hiver 1968-1969*, 16-22.
- Van Bosse W., 1928. Liste des algues du Siboga. Siboga expedition 59 D.
- Van der Meer J., 1977. Genetics of *Gracilaria* sp. (Rhodophyceae, Gigartinales). II. The life history and genetic implications of cytogenetic failure during tetra-

- spore formation. *Phycologia*, 16, 4, 367-371.
- Vaughan O.W., 1959. Carbohydrate metabolism in a marine brown algae, *Macrocystis pyrifera* Ph. D. Thesis, University of California, Berkeley, 112 p.
- Villaruel I. H., Zanlungo A. B., 1981. Structural studies on the porphyran from *Porphyra columbina* (Montagne). *Carbohyd. Res.*, 88, 139-145.
- Villegas J., 1961. Variacion estacional del contenido en acido alginico en la *Laminaria ochroleuca*. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 98, 1-8.
- Vincent D., 1956. The preparation of sodium alginate from rock-weeds. *Can. J. Techn.*, 34, 220-226.
- Vincent D., Goring D., Gordon Y., 1955. A comparison of various preparations of sodium alginates. *J. Appl. Chem.*, London, 5, 375-378.
- Vincent M., 1979. Des fermes marines : energie et nourriture pour demain. *Bull. Inf. Pêches marit. étrang.*, 12, 30 p.
- Vincent Y., 1966. Etude comparée de deux espèces du genre *Ulva*: *Ulva lactuca* L et *Ulva rigida* (C.) Agardh. D.E.S. Univ. Caen, Lab. Biol. Veg. Alg., 127 p.
- Vinogradov A. P., 1953. The elementary chemical composition of marine organisms. Sears foundation of Marine Research. Yale Univ., New Haven, 647 p.
- Vinot C., 1985. Valorisation d'une algue brune *Undaria pinnatifida*. Rapport IFREMER. Dipl. Ing. Gén. Biol., 110 p.
- Vreeman H. J., Snoeren T. H. M., Payens T. A. J., 1980. Physico-chemical investigation of K carrageenan in the random state. *Biopolymers.*, 19, 1357-1374.
- Waaland J. R., 1977. Growth and strain selection in *Gigartina exasperata* (Florideophyceae). Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 241-247.
- Waaland J. R., 1977. The marine plant biomass of the pacific northwest. Kraus R.W., Oregon State Univ. Press.
- Waaland J. R., Dickson L. G., Duffield E. C. S., Burzycki G. M., 1984. Research on *Porphyra* aquaculture. In Proc. of the workshop on "present status and future directions for biotechnologies on algal mass production". 124-131.
- Wada H., 1941. Experimental studies on the life history of *Porphyra tenera* Kylin. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 10, 47-59.
- Waite T., 1972. The effect of nutrient fertilisation on the benthic algae *Ulva lactuca*. *Bot. Mar.*, 15, 151-156.
- Waksman S., Carey C., Allen M., 1934. Bacterial decomposing alginic acid. *J. Bacteriol.*, 28, 213-220.
- Waldron E., 1964. Studies in inhibition of intestinal absorption of radio active strontium. *Can. Med. Ass. J.*, 91, 4, 1006-1010.
- Walker F. T., 1952. Chromosome number of *Macrocystis integrifolia* Bory. *Ann. Bot.*, 16, 1, 23-26.
- Wang C. Y., Yang S. S., 1980. Seasonal variation of the quality of *Gracilaria* cultivated in Taiwan. *Proc. Nat. Sc. Council*, 4, 78-86.
- Wang F., 1990. *Undaria* cultivation in China. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Qingdao, China, 8 p.
- Wang H. H., 1980. Seasonal variation of agar-agar produced in Taiwan area. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 737-742.
- Warton W. G., Mann K. H., 1981. Relationship between destructive grazing by the sea urchin, *Strongylocentrotus droehachiensis* and the abundance of american lobster, *Homarus americanus* on the Atlantic coast of Nova Scotia. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 38, 11, 1338-1349.
- Wasserman A., 1949. Cation absorption by brown algae : the mode of occurrence in alginic acid. *Ann. Bot.*, 13, 79-88.
- Watanabe T., Kato S., 1972. Studies on the diseases of cultural *Porphyra*. 4. On the cause of cancer disease. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 38, 431-437.

- Watanabe T., Nisizawa K., 1983. The utilisation of wakame in Japan. Proc. 11th Int. Seaweed Symp., 106-111.
- Watanabe T., Nisizawa K., 1982. Enzymatic studies on alginate lyase from *Undaria pinnatifida* in relation to the texture softening prevention. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 48, 2, 243-249.
- Watase M., Nishinari K., 1983. Rheological properties of agarose gels with different molecular weights. *Rheol. Acta*, 22, 580-587.
- Weigl J., Yaphe W., 1966 a. Glycosulfatase of *Pseudomonas carrageenovora*. Desulfation of disaccharide from k-carrageenan. *Can. J. Microbiol.*, 12, 874-876.
- Weigl J., Yaphe W., 1966 b. The enzymic hydrolysis of carrageenan by *Pseudomonas carrageenovora*: purification by kappa carrageenase. *Can. J. Microbiol.*, 12, 939.
- West J. A., Hommersand M. H., 1981. Rhodophyta: Life Histories. In "The Biology of Seaweeds", Lobban C. S., Wynne M. J., Bot. Monographs, 17, 4, 162-171.
- West J. A., Polanshek A. R., Shevlin D. E., 1978. Fields and culture studies on *Gigartina agardhii* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, 14, 416-426.
- Westermeier R., Rivera S. P., Gomez O. I., 1988. El uso de mangas de polietileno como sustrato en el repoblamiento de *Gracilaria* sp. (Rhodophyta, Gigartina-ceae) en el Sur de Chile. *Gayana Bot.*, 45, 1/4, 95-106.
- Westermeier R., Steubing L., Rivera S. P., Wenzel H., 1984. *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss en la X Region (Maullin y Quenuir-Provincia Llanquihue) Chile. Mem. Ass., *Latino Am. Acuicult.*, 5, 3, 419-430.
- Wheeler P. A., North W. J., 1980. Effect of nitrogen supply on nitrogen content and growth rate of juvenile *Macrocystis pyrifera* sporophytes. *J. Phycol.*, 16, 577-582.
- Wheeler P. A., North W. J., 1981. Nitrogen supply, tissue composition and frond rates for *Macrocystis pyrifera* of the coast of Southern California. *Mar. biol.*, 64, 59-69.
- Wheeler W. N., 1978. Ecophysiological studies of the giant kelp. *Macrocystis*. Ph. D. Thesis Univ. of California, Santa Barbara, 179 p.
- Wheeler W. N., 1982. Nitrogen nutrition of *Macrocystis*. In "Synthetic and degradative processes in marine macrophytes". L.M. Srivastava, Walter de Gruyter, Berlin, 121-137.
- Wheeler W. N., Srivastava L. M., 1984. Seasonal nitrate physiology of *Macrocystis integrifolia*. *Bory. J. Exp. Mar. Biol. Écol.*, 76, 35-60.
- Whitney I. L., 1987. Macroalgal commercialization in the United States. *Hydrobiologia*, 151/152, 183-188.
- Whittington S. G., 1971. Conformational energy calculations on alginic acid. I. Helix parameters and flexibility of homopolymers. *Biopolymers*, 10, 1617-1623.
- Why S., 1985. *Eucheuma* seaweed farming in Kiribati. South Pacific Commission, Noumea, fisheries 17/WP, 19, 7 p.
- Whyte J. N. C., Englar J. R., 1977. Chemical composition of natural and cultured *Gracilaria* sp. (Floridophyceae). Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 437-443.
- Whyte J. N. C., Englar J. R., 1976. Propagation in tank and chemical composition of the marine alga *Gracilaria* sp.. *Fish. Mar. Serv. Can. Tech. Rep.*, 623, 34 p.
- Whyte J. N. C., Englar J. R., 1979. Agar elaborated by *Gracilaria* sp. from the coast of British Colombia. III. Variation in agar quality with season and reproductive condition of the alga from Haines Island. *Fish. Mar. Serv. Can. Tech. Rep.*, 864, 1-9.
- Whyte J. N. C., Englar J. R., 1981. The agar component of the red seaweed *Gelidium purpurascens*. *Phytochemistry*, 20, 237-240.

- Whyte J. N. C., Englar J. R., Saunders R. G. Lindsay J. C., 1981, Seasonal variation in biomass, quantity and quality of agar from the reproductive and vegetative stages of *Gracilaria (verrucosa)* type). *Bot. Mar.*, 24, 493-501.
- Whyte J. N.C., Englar J. R., 1980. Agar from an intertidal population of *Gracilaria* sp. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 537-542.
- Wilce R. T., 1959. The marine algae of the Labrador Peninsula and Northwest Newfoundland (ecology and distribution). *Nat. Mus. Can. Bull.*, 158, 27-37.
- Wilcox H. A., 1975. The ocean food and energy farm project. Paper presented at the 141st annual meeting of the AAAS, N.Y. Available from code 0103. Naval Undersea Center, San Diego, Calif., 88-100.
- Wilson I. M., Knoyle J. M., 1961. Three species of *Didymosphaeria* on marine algae. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 44, 55-71.
- Wing B. L., Clendenning K. A., 1971. Kelp surfaces and associated invertebrates. In: "The biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California", North W. J., Cramer J, Germany, 319-341.
- Womersley H. B. S., 1954. The species of *Macrocystis pyrifera* with special reference to those of southern Australian coasts. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 27, 110-122.
- Wrecland V., 1974. Alginates and sulfated fucans in brown walls. Proc. 8th Int. Seaweed Symp., 637-643.
- Wu C. Y., 1959. Light and temperature effect on *Laminaria japonica*. *Scientia (Peking)*, 13, 432-433.
- Wu C. Y., Chen D., Li J., 1983. On the diseases of cultivated *Laminaria japonica*. In: Proc. Joint China-U.S. Phycol. Symp., Tseng C.K., Science Press, Beijing, 211-220.
- Wu C. Y., Gao N., Chen D., Chou B., Cai P., Dong S., Wen Z., Cong R., 1979. On the malformation diseases of *Laminaria japonica*. *Oceanol. Limnol. Sinica Soc.*, 10, 3, 238-251.
- Wu C. Y., Jiang B. Y., Li J. J., Ren K. Z., 1963. The breeding of a new variety of Haidai. *Scientia Sinica*, 12, 7, 11-15.
- Wu C. Y., Lin J. J., 1987. Progress in the genetic breeding of economic seaweeds in China. *Hydrobiologia*, 151/152, 57-61.
- Wu C. Y., Zheng S. Q., Fei X. G., Zhang Y. F., 1962. The effect of ammonium ion on the absorption of iodine in *Laminaria japonica*. *Oceanol. Limnol. Sinica Soc.*, 4, 4, 109-111.
- Wu C. Y., Zheng S. Q., Tseng C. K., 1980. "TIP Cutting" of fronds as means of increasing production in *Laminaria* aquaculture. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 47-52.
- Wurmsen R., Ducleaux J., 1921. Sur la photosynthèse chez les Floridées. *C. R. Acad. Sc.*, D 171, 1231-1233.
- Wylie A., 1976. Alginates in the processing of minced fish. In "The production and utilization of mechanically recovered fish flesh", Keay J.N. Conference proceedings. London, Ministry of Agriculture, Fisheries & Food, 87-92.
- Wynne M. J. 1971. The genus *Porphyra* at Amchitka Island, Aleutianse. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 100-104.
- Xin C. J., 1989. *Gracilaria* culture in China. Network of Aquaculture Centres In Asia (NACA), National Inland Fish. Inst., Kasetsart Univ. Campus, Bangkok, Bangkok, Thailand., SF/WP/89/12, 18 p.
- Xun L.R., Zhen Z. S., Quan C. X., Jian L. G., Zhen L. H., 1983. Studies on the polysaccharide of *Eucheuma*. Effects of alkali metal ions on the solution properties and gel structures of the polysaccharide from *Eucheuma gelatinae*. Proc. 11th Int. Seaweed Symp., 568-571.
- Yabu M., 1964 a. Early development on several species of Laminariales in Hokkai-

- do. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 12, 1-72.
- Yabu M., 1964 b. Alternation of chromosomes in the life of *Laminaria japonica* (Aresch). *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 23, 4, 25-29.
- Yabu M., 1975. Cytological studies of the Rhodophyta and Chlorophyta. In "Advance of phycology in Japan" Tokida J. & Hirose H., W. Junk, The Hague, 125-125.
- Yamada Y., 1938. Notes on some Japanese algae. *Sc. Pap. Inst. Algal. Res., Fac. Sc. Hokkaido imp. Univ.*, 2, 119-130.
- Yamada Y., 1941. Notes on some Japanese algae. *Sc. Pap. Inst. Algal. Res., Fac. Sc. Hokkaido imp. Univ.*, 2, 195-215.
- Yamada Y., 1957. Sur la culture de quelques algues sur les fonds de sable ou de vase au Japon. Coll. Inter. CNRS, Biol. et Ecol. des algues marines Dinard, 251-264.
- Yamada Y., 1985. Determination of folate contents in dry seaweeds by microbiological assay method. *Vitamins*, 59, 509-515.
- Yamamoto H., 1975. The relationship between *Gracilariopsis* and *Gracilaria* from Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 26, 217-222.
- Yamamoto H., 1978. Systematic and anatomical study of the genus *Gracilaria* in Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 25, 97-152.
- Yamamoto I., Kakahashi M., Tamura T., Maruyama H., Mori H., 1983. Antitumor activity from edible brown seaweeds against L 1210 Leucemia. Proc. 11th Int. Seaweed Symp., 145-148.
- Yamamoto I., Maruyama H., 1985. Effect of dietary seaweed preparations on 1,2 dimethylhydrazine induced intestinal carcinogenesis in rats. *Cancer Lett.*, 26, 241-251.
- Yamamoto I., Nagumo T., Yagi K., Tominaga H., Oaki M., 1974. Antitumor effect of Seaweeds. Extracts of *Sargassum* and *Laminaria*. *Jap. J. Exp. Med.*, 44, 6, 543-546.
- Yamamoto I., Takahashi M., Tamura E., Masuyama H., 1982. Antifumour activity of crude extracts from edible marine algae against L-1210 leukemia. *Bot. Mar.*, 25, 455-457.
- Yamamoto M., 1980 a. Physicochemical studies on sulfated polysaccharides extracted from seaweeds at various temperatures. *Agric. Chem. Biol.*, 44, 589-593.
- Yamamoto M., 1980 b. Some physicochemical properties of sulfated polysaccharides of several species of seaweeds. *Agric. Biol. Chem.*, 44, 673-675.
- Yamamoto T., Fujisaki K., 1989. Prompt information on red-tides in the cultural grounds of nori (edible laver). In : "Red tides. Biology, Environmental Science and Toxicology". Proc. 1st Int. Symp. Red Tides, Takamatsu, Kagawa Prefecture, Japan, Okaichi T., Anderson D.M., Nemoto T., Elsevier, N.Y., 161-164.
- Yamamoto T., Ishibashi M., 1971. The content of trace elements in seaweeds. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 512-513.
- Yamamoto T., Yamaoka T., Tuno S., Tokura R., Nishimura T., Hirose H., 1977. Microconstituents in seaweeds. Proc. 9th Int. Seaweed Symp., 445-450.
- Yamanakara R., Ogawa H., Higashiyama Y., Hayashida K., Nomura T., 1989. Effects of plant hormones on the regeneration of brown seaweed, wakame, *Undaria pinnatifida* and *Sargassum horneri*. Current topics in Mar. Biotechn., Proc. 1st Int. Mar. Biotechn. Conference, Toranomon Pastral Tokyo, Japan. Miyachi S., Karube I., Ishiday Y. The Japanese Society for Mar. Biotechn. Tokyo.
- Yamasaki H., 1954. Studies on the ecology of the *Conchocelis* phase of *Porphyra tenera* Kjellm. II. Shedding and fixing of spores. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 20, 6, 447.
- Yan Z. M., 1983. Studies on tissue culture of *Laminaria japonica* and *Undaria pinnatifida*.

- natifida*. Proc. 11th Int. Seaweed Symp., 314-317.
- Yan Z. M., Kiang N. N., Fang T. C., 1981. Response to iodine of female gametophyte of *Laminaria japonica*. *J. Shandong Coll. Ocean.*, 11, 2, 86-89.
- Yang S. S., 1982. Seasonal variation of the quality of agar-agar produced in Taiwan. In "Proc. of Republic of China-United States cooperative science seminar on cultivation and utilization of economic algae". Tsuda R.T., Chiang Y.M., Guam, Univ. of Guam Mar. Lab., Yang S.S., Wang G.Y., 65-80.
- Yaphe W., 1957. The use of agarase from *Pseudomonas atlantica* in the identification of agar in marine algae (Rhodophyceae). *Can. J. Microbiol.*, 3, 987-997.
- Yaphe W., 1960. Colorimetric determination of 3-6-anhydrogalactose and galactose in Marine algal polysaccharides. *Ann. Chem.*, 32, 10, 1327-1330.
- Yaphe W., 1973. Chemistry of carrageenan. In "*Chondrus crispus*" Harvey M. J., Mac Lachlan J. Nova Scotian Institute of Science, Halifax, 103-111.
- Yaphe W., 1984. Properties of *Gracilaria* agars. *Hydrobiologia*, 116/117, 171-186.
- Yaphe W., Arsenault G. P., 1965. Improved resorcinol reagent determination of fructose and 3-6 anhydrogalactose in polysaccharides. *Ann. Biochem.*, 13, 143-148.
- Yaphe W., Duckworth M., 1971. The relationship between structures and biological properties of agar. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 15-22.
- Yarish C., Kirkman H., Lüning K., 1987. Lethal exposure times and preconditioning to upper temperature limits of some temperate North Atlantic red algae. *Helgoländer Meeresunters.*, 41, 323-327.
- Yarish C., Breeman A. M., Hoek C. van den, 1986. Survival strategies and temperature responses of seaweeds belonging to different biogeographic groups. *Bot. Mar.*, 29, 215-230.
- Yendo K., 1919. A monograph of the genus *Alaria*. *J. Sc. Coll. Tokyo Univ.*, 18, 1-145.
- Yokohama Y., 1971. Photosynthesis-temperature relationships in several benthic marine algae. Proc. 7th Int. Seaweed Symp. 287-291.
- Yoneshigue-Braga Y., Baeta Neves M. H. C., 1980. Preliminary studies on mass culture of *Gracilaria* sp. using different nutrient media. Proc. 10th Int. Seaweed Symp., 643-648.
- Yoshida T., K. Akiyama, 1977. *Streblonema* (Phaeophycée) infection in the frond of cultivated *Undaria* (Phaeophycée). Proc. 9th. Int. Seaweed Symp., 219-223.
- Young E. D., Goring D. A. I., 1958. The stability of carrageenan in dried Irish thoss (*Chondrus crispus*). *J. Sc. Food Agric.*, 9, 539-541.
- Young E. D., Langalle W. M., 1958. The occurrence of inorganic elements in marine algae of the Atlantic Provinces of Canada. *Can. J. Bot.*, 36, 301-310.
- Young E. D., Rice F. A. H., 1946. 2-ceto-D-gluconic acid in polysaccharides of Irish moss, *Chondrus crispus*. *J. Biol. Chem.*, 164, 35-43.
- Young E. D., Smith D. G., 1958. Amino acids, peptides and proteins of Irish moss, *Chondrus crispus*. *J. Biol. Chem.*, 233, 406-410.
- Young K. S., 1974. An investigation of agar from *Gracilaria* sp.. *Fish. Mar. Serv. Can. Tech. Rep.*, 454 p.
- Young K. S., Duckworth D., Yaphe W., 1971. The structure of agar. Part III : pyruvic acid, a common feature of agar from different agarophytes. *Carbohydrate Res.*, 16, 446-448.
- Young K., Hong K. C., Duckworth M., Yaphe W., 1971. Enzymatic hydrolysis of agar and properties of bacterial agarases. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., 467-472.
- Yumoto I., Ezura Y., Kimura T., 1989. Distribution of *Alteromonas* sp., the causative agent of red-spots on the culture bed

- of makonbu *Laminaria japonica*, in the coastal area of Funka bay. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 55, 453-462.
- Yumoto I., Yamaguchi K., Yamada K., Ezura Y., Kimura T., 1989. Relationship between bacterial flora and occurrence of the *Alteromonas* sp., the causative agent of red-spots on the culture bed of makonbu *Laminaria japonica*, in the coastal area of Funka Bay. *Bull. Jap. Soc. Sc. Fish.*, 55, 1907-1914.
- Zabin B. A., 1969. Agarose use of DEAE cellulose to remove the anionic polysaccharides from agar. US Patent 3 423 396.
- Zanefeld J. S., 1965. Utilization of marine algae in tropical South and East Asia. *Eco. Bot.*, 3, 89-131.
- Zertruche-Gonzales J. A., 1989. Strategies for the continuous culture of non perennial carraghenophytes from the Gulf of California. Workshop "Cultivation of Seaweeds in Latin America". Univ. San Paulo, 95-99.
- Zertruche-Gonzales J. A., Ezquivel Z. G., Brinkhius B. H., 1987. Tank culture of the red seaweed *Euclima uncinatum* from the Gulf of California. *Ciencias Mar.*, 13, 2, 1-18.
- Zhang D. M., Miao G. R. et Pei L. R., 1984. Studies on *Undaria pinnatifida*. *Hydrobiologia*, 116/117, 263-265.
- Zhang X. C., Fei X. G., 1989. Cultivation and hybridization experiments on *Gracilaria tenuistipitata* (Rhodophyta). In "Current trends in Marine Biotechnology". Proc. 1st Int. Mar. Biotechnology Conf., 213-214.
- Zhao H. D., Zhang X. C., 1981. Isolation and cultivation of the vegetative cells of *Porphyra yezoensis* J. Ueda. *Shandong. Coll. Oceanol.*, 11, 66.
- Zimmerman V., 1978. Physics of turgor and osmoregulation. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 29, 121-148.
- Zobell C. E., 1971. Drift seaweeds on San Diego country beaches In "The biology of kelp beds (*Macrocystis*) in California". North W.J., *Nova Hedwigia Z. Kryptogamenkd.*, 32, 269-314 (suppl.).

TABLE DES MATIÈRES

PRÉFACE de M ^{me} Paulette GAYRAL.....	VII
AVANT-PROPOS	1
INTRODUCTION	3

PREMIÈRE PARTIE – LES ALGINOPHYTES

CHAPITRE I – ACIDE ALGINIQUE ET ALGINATES.....	16
INTRODUCTION	16
ESPÈCES CONCERNÉES.....	16
NATURE DE L'ACIDE ALGINIQUE.....	20
Nature chimique.....	20
Constitution chimique.....	20
Position et rôle de l'acide alginique dans la cellule.....	26
EXTRACTION DE L'ACIDE ALGINIQUE.....	28
Opérations communes aux deux procédés.....	29
<i>Préparation de la matière végétale.....</i>	29
<i>Formation de l'alginate de sodium</i>	29
<i>Isolation de la phase liquide : flottation et filtration</i>	30
Opérations spécifiques à chaque procédé.....	31
<i>Méthode indirecte : précipitation par le chlorure de calcium.....</i>	31
<i>Méthode directe : précipitation acide</i>	33
Caractéristiques de l'usine	35
Pureté de l'acide alginique.....	36
Sels de l'acide alginique.....	36
PROPRIÉTÉS DES ALGINATES.....	38
Solutions visqueuses.....	38



<i>Solubilité</i>	38
<i>Stabilité</i>	40
<i>Viscosité</i>	41
Gels	44
<i>Gels calciques</i>	44
<i>Gels acides</i>	45
Formation de films et de filaments	46
<i>Films</i>	46
<i>Filaments</i>	46
Propriétés colloïdales	47
Innocuité	47
UTILISATIONS	47
Industrie textile	48
<i>Colorants anioniques</i>	48
<i>Colorants cationiques</i>	49
Industrie alimentaire	50
Industrie du papier	53
Électrodes de soudure	53
Industrie pharmaceutique	54
Divers	54
Acide alginique et biotechnologies	55
MARCHÉ	59
CHAPITRE II – LA CULTURE DE <i>MACROCYSTIS PYRIFERA</i> (L.) C.A. AGARDH EN CALIFORNIE	61
POSITION SYSTÉMATIQUE ET DISTRIBUTION	61
IMPORTANCE ÉCONOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE DE L'ESPÈCE	64
Valeur industrielle	64
Impact écologique	66
RAISONS DE LA RÉGRESSION DES PEUPELEMENTS	69
Raisons climatiques	69
Récolte	69
Nuisances	70
BIOLOGIE DE <i>MACROCYSTIS PYRIFERA</i>	70

Compétition interspécifique	70
Cycle de reproduction	71
Développement du sporophyte.....	73
Handicaps de <i>Macrocystis</i>	75
CULTURE.....	78
Premiers efforts	78
Culture de masse.....	80
PERSPECTIVES D'AVENIR	83
Thèse de Hall sur l'énergie de demain	83
Projet Wilcox.....	85
CHAPITRE III – LA CULTURE DE <i>LAMINARIA JAPONICA</i> (ARESCH)	87
SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DE <i>LAMINARIA JAPONICA</i>	88
Position systématique	88
Répartition géographique.....	89
Morphologie.....	89
Anatomie	89
Reproduction.....	91
<i>Périodes de fertilité</i>	91
<i>Formation des sores</i>	92
<i>Gamétophytes</i>	93
<i>Travaux de recherche</i>	95
Développement de l'algue.....	96
INTÉRÊT DE <i>LAMINARIA JAPONICA</i>	98
<i>Laminaria japonica</i> , algue alimentaire.....	98
<i>Consommation</i>	98
<i>Composition chimique</i>	99
<i>Incidences paramédicales</i>	101
<i>Laminaria Japonica</i> , algue industrielle	104
<i>Extraction de l'acide alginique</i>	104
<i>Extraction de l'iode et du mannitol</i>	105
ENTRETIEN DES PEUPELEMENTS NATURELS	105
Pose des pierres	105
Libération des substrats	108

TECHNIQUE DE CULTURE	109
Ensemencement	109
<i>Choix des géniteurs</i>	110
<i>Captage</i>	112
Développement en écloserie	117
<i>Conditions de culture</i>	117
<i>Maladies en écloserie</i>	121
Préculture	123
Développement en mer	124
<i>Transplantation</i>	125
<i>Dispositif en mer</i>	126
<i>Croissance en mer</i>	131
Récolte	136
<i>Définition du début de la récolte</i>	136
<i>Stratégie</i>	136
<i>Production (en poids sec)</i>	137
<i>Conditionnement</i>	137
<i>Organisation de l'exploitation</i>	138
<i>Évolution vers la polyculture</i>	140
CONCLUSION	141
<i>Création de nouvelles variétés</i>	143
<i>Parthénogénèse</i>	143

DEUXIÈME PARTIE – LES CARRAGHÉNOPHYTES

CHAPITRE IV – LES CARRAGHÉNANES	148
LES CARRAGHÉNOPHYTES.....	149
STRUCTURE CHIMIQUE DES CARRAGHÉNANES	152
Aspect	152
Formulation chimique de base	153
<i>Lambda carraghénane</i>	155
<i>Kappa carraghénane</i>	155
<i>Autres carraghénanes obtenus en extraction alcaline</i>	157
<i>Carraghénanes intratissulaires</i>	158
<i>Furcellarane</i>	159

SITUATION ET RÔLES DES CARRAGHÉNANES DANS L'ALGUE.....	162
EXTRACTION.....	165
Extraction classique.....	165
Épuration de la matière première.....	165
Extraction de la solution de carraghénanes.....	165
Isolement de la solution de carraghénanes.....	167
Isolement des carraghénanes.....	167
Cas particulier : l'extraction concernant les carraghénophytes à kappa pur ou très dominant.....	168
Extraction du furcellarane.....	168
Carraghénane semi-raffiné (AMC, ACF).....	169
Bêta carraghénane.....	169
CARACTÉRISTIQUES DE L'USINE.....	169
PROPRIÉTÉS DES CARRAGHÉNANES.....	170
Solution dans l'eau.....	170
Pouvoir épaississant.....	170
Pouvoir gélifiant.....	170
Association avec les protéines.....	173
Mélange au lait.....	173
Mélanges acides.....	174
Inocuité.....	174
UTILISATION DES CARRAGHÉNANES (CODE COMMERCIAL E 407)	175
MARCHÉ.....	177
CHAPITRE V – CULTURE DES <i>EUCHEUMA</i>	179
INTRODUCTION.....	179
GENRE <i>EUCHEUMA</i>	181
Position systématique et aire de distribution.....	181
Espèces cultivées.....	184
<i>E. alvarezii</i>	184
<i>E. denticulatum</i>	185
<i>E. gelatinae</i>	185
Conditions de vie.....	187
Biotope.....	187

<i>Sels minéraux</i>	189
<i>Reproduction</i>	191
INTÉRÊT ÉCONOMIQUE.....	196
CULTURE INTENSIVE.....	198
Culture aux Philippines	198
<i>Cultures sur filet</i>	199
<i>Fixation sur le fond</i>	200
<i>Disposition en cage</i>	200
<i>Méthode actuelle : monolignes</i>	200
Culture en Indonésie	209
Culture en Chine	212
Essais de cultures hors de la zone asiatique	213
<i>Module suspendu</i>	213
<i>Module en filet petites mailles</i>	215
<i>Poches</i>	215
CONCLUSION : IMPACT ÉCONOMIQUE ET SOCIAL.....	216
Production	216
Impact social	218
Impact national.....	218
Perspectives	219
CHAPITRE VI – LA CULTURE INFORMATISÉE DE <i>CHONDRUS</i> <i>CRISPUS</i> (L.) STACKHOUSE.....	223
ESPÈCES <i>CHONDRUS CRISPUS</i> (L.) STACKHOUSE.....	224
Position systématique.....	224
Morphologie de l'algue.....	225
Anatomie.....	228
Aire de distribution.....	229
<i>Distribution géographique</i>	229
<i>Répartition bathymétrique</i>	230
Biologie de <i>C. Crispus</i>	233
<i>Cycle de reproduction</i>	233
<i>Morphogénèse</i>	241

<i>Croissance</i>	241
<i>Longévité</i>	245
<i>Maturité</i>	246
Composition chimique	247
<i>Carraghénophyte</i>	247
<i>Composition chimique générale</i>	251
RÉCOLTE SUR LES PEUPELEMENTS NATURELS	253
En Europe	253
Exploitation sur les côtes américaines	254
<i>Collecte des épaves</i>	255
<i>Cueillette des algues fixées</i>	256
<i>Tonnage récolté</i>	259
Les causes de la diminution du tonnage	260
<i>Régénération des peuplements</i>	260
<i>Législation</i>	262
<i>Compétiteurs</i>	262
<i>Épiphytes</i>	264
<i>Prédateurs</i>	264
<i>Pathologies</i>	264
<i>Paramètres climatiques</i>	265
<i>Paramètres humain et économique</i>	265
LA CULTURE	266
Les capacités de <i>C. crispus</i>	267
<i>Premiers essais</i>	267
<i>Régénération en « free-living »</i>	267
<i>Essais en circuit ouvert</i>	268
<i>Essais sans circulation d'eau</i>	280
<i>Inoculum</i>	282
Freins au développement	284
<i>Algues commensales</i>	285
<i>Brouteurs</i>	287
<i>Agents pathogènes</i>	288
Stratégie de culture	288
Bilan énergétique	290
Coût de production	290
CONCLUSION	292

TROISIÈME PARTIE – LES AGAROPHYTES

CHAPITRE VII – LES AGARS	294
ALGUES CONCERNÉES	295
CONSTITUTION CHIMIQUE.....	298
LOCALISATION ET RÔLE DANS LA CELLULE.....	303
EXTRACTION.....	303
Obtention de l'agar	305
<i>Préparation de la matière première</i>	305
<i>Isolement de la solution d'agar</i>	305
<i>Isolement de l'agar</i>	306
<i>Cas particulier du Gracilaria et de Porphyra en Asie orientale</i>	308
Caractéristiques de l'usine d'extraction	309
PROPRIÉTÉS DES AGARS.....	311
Gélification	311
Structure du gel	311
Mesure de la force du gel	313
Propriétés du gel.....	314
Cas particulier de l'agar bactériologique.....	314
Agarose	315
UTILISATIONS DE L'AGAR.....	316
Utilisation dans l'industrie alimentaire	316
Utilisation de l'agar en agriculture	317
Utilisation de l'agar en pharmacie.....	318
Utilisation dans le domaine des moulages.....	318
Utilisation en bactériologie	319
Utilisation en biochimie et biotechnologie.....	319
<i>Électrophorèse</i>	319
<i>Immunologie</i>	321
<i>Culture des microorganismes</i>	321
<i>Chromatographie d'exclusion (gélifiltration) et chromatographie d'affinité</i> ..	321
<i>Immobilisation des systèmes biologiques</i>	322
<i>Autres utilisations</i>	322

MARCHÉ MONDIAL	323
CHAPITRE VIII – LA CULTURE DE <i>GRACILARIA VERRUCOSA</i> (HUDSON) PAPENFUSS	326
L'ALGUE <i>GRACILARIA VERRUCOSA</i> (HUDSON) PAPENFUSS	327
Position taxonomique	327
Morphologie.....	330
Anatomie	330
Position systématique	332
Aire de répartition	332
<i>Distribution géographique</i>	332
<i>Répartition bathymétrique</i>	333
Cycle de reproduction sexuée.....	334
<i>Tétrasporyte</i>	335
<i>Gamétophytes</i>	335
<i>Carposporophyte</i>	336
<i>Durée du cycle et sex-ratio</i>	338
<i>Périodes de fertilité</i>	338
<i>Fonctionnement du cystocarpe</i>	340
Régénération	340
Croissance.....	341
<i>Estimation quantitative</i>	341
<i>Paramètres influençant la production</i>	342
UTILISATIONS DE <i>GRACILARIA VERRUCOSA</i>	343
<i>Production de l'agar</i>	344
<i>Utilisation alimentaire</i>	348
Peuplements naturels et cueillette	349
CULTURE DE <i>G. VERRUCOSA</i>	351
Ensemencement à partir de boutures.....	351
<i>Culture à Taïwan, Vietnam et Chine</i>	351
<i>Culture au Chili</i>	354
<i>Culture dans d'autres pays</i>	357
Ensemencement à partir de spores ou de carpospores	363
MARCHÉ DE <i>GRACILARIA VERRUCOSA</i>	364
CONCLUSION	365

QUATRIÈME PARTIE – LES ALGUES ALIMENTAIRES

CHAPITRE IX – LA CULTURE DE <i>PORPHYRA</i>	368
BIOLOGIE DU GENRE.....	370
Longévit�.....	371
Aspect macroscopique des plants fertiles.....	371
Cycle de reproduction.....	372
Formation des gam�tes m�les.....	372
Formation des gam�tes femelles.....	373
F�condation.....	373
Emission des carpospores.....	373
D�veloppement du <i>Conchocelis</i>	373
D�veloppement de la plantule.....	375
Esp�ces cultiv�es.....	375
<i>Porphyra yezoensis</i> Ueda.....	376
<i>Porphyra tenera</i> Kjellman.....	377
<i>Porphyra pseudolinearis</i> Ueda.....	378
<i>Porphyra kuniedai</i> Kurogi.....	378
<i>Porphyra akasaki</i> Miura.....	379
<i>Porphyra seriata</i> Kjellman.....	379
<i>Porphyra haitanensis</i> T.J. Chang et Zeng Baofu.....	379
COMPOSITION CHIMIQUE.....	380
Prot�ines et acides amin�s.....	381
Glucides.....	382
Lipides.....	383
Vitamines.....	383
Min�raux.....	384
LES PROC�D�S DE CULTURE.....	385
La production des <i>Conchocelis</i>	386
D�veloppement sur les coquilles � partir de carpospores.....	386
D�veloppement par « free-living ».....	392
Ensemencement des filets.....	396
Cultures en mer.....	400
Diff�rents syst�mes de culture.....	400
Ensemencement.....	403

<i>Champs de nourriceries</i>	406
<i>Filets cryoconservés</i>	408
<i>Croissance et récolte des algues</i>	409
PRODUCTION ET COMMERCIALISATION	411
Préparation du produit.....	411
Conservation du produit.....	413
Situation dans les différents pays producteurs	414
<i>Au Japon</i>	414
<i>En Corée</i>	419
<i>En Chine</i>	423
<i>Aux États-Unis</i>	424
 CHAPITRE X – LA CULTURE DE L'ALGUE <i>UNDARIA PINNATIFIDA</i> (HARVEY) SURINGAR	 425
 BIOLOGIE D' <i>UNDARIA PINNATIFIDA</i>	 426
Position systématique	426
Aire de distribution	427
Morphologie.....	428
Anatomie	429
Position bathymétrique.....	431
Reproduction.....	431
Influence de l'environnement.....	432
 INTÉRÊT ÉCONOMIQUE.....	 433
 CULTURE INTENSIVE D' <i>UNDARIA PINNATIFIDA</i>	 438
Technique asiatique.....	438
<i>Ensemencement des collecteurs</i>	438
<i>Développement des plantules en écloserie</i>	439
<i>Développement en mer</i>	441
<i>Récolte</i>	443
Technique de culture européenne.....	444
<i>Ensemencement</i>	444
<i>Production des plantules en écloserie</i>	450
<i>Mise en mer</i>	455
<i>Récolte</i>	456
 MALADIES	 457

<i>Sur les plantules</i>	457
<i>Sur les thalles adultes</i>	457
MARCHÉ MONDIAL	458
Produits traditionnels.....	460
Produits nouveaux	460
Structure commerciale.....	461
CHAPITRE XI – LES PHYCOCULTURES DE MOINDRE IMPORTANCE. <i>CAULERPA, ULVALES, HIZIKIA, CLADOSIPHON</i>	463
CULTURE DE <i>CAULERPA LENTILLIFERA</i> J. AGARDH.....	464
Caractéristiques biologiques de <i>C. Lentillifera</i>	464
Reproduction	465
<i>Reproduction sexuée</i>	465
<i>Régénération</i>	466
Technique de culture.....	466
Production	467
Conclusion	468
CULTURE DES ULVACÉES	469
Biologie générale.....	469
<i>Morphologie</i>	470
<i>Aire de répartition</i>	471
<i>Aptitudes biologiques</i>	471
Composition chimique.....	472
Reproduction	474
<i>Reproduction chez Ulva et Enteromorpha</i>	475
<i>Cas de Monostroma latissimum</i>	476
<i>Multiplification végétative et régénération</i>	476
Technique de culture.....	478
<i>Ensemencement</i>	478
<i>Installation en mer</i>	479
<i>Récolte</i>	480
Conclusion	480
CULTURE D' <i>HIZIKIA FUSIFORME</i> (HARVEY) OKAMURA.....	481
Reproduction	481
<i>Cycle sexué</i>	481
<i>Reproduction asexuée</i>	483

Développement du thalle.....	483
Composition chimique.....	484
Technique de culture.....	484
Marché.....	485
Conclusion.....	486
CULTURE DE <i>CLADOSIPHON OKAMURARUS</i> TOKIDA.....	487
Biologie de l'algue.....	488
Cycle de reproduction.....	489
<i>Reproduction sexuée</i>	489
<i>Reproduction asexuée</i>	490
<i>Reproduction par régénération</i>	491
Techniques de culture.....	491
<i>Culture empirique</i>	491
<i>Technique actuelle</i>	491
Récolte.....	495
État du marché.....	496

CINQUIÈME PARTIE – PATHOLOGIES DES ALGUES MACROSCOPIQUES CULTIVÉES

PATHOLOGIES DES ALGINOPHYTES.....	499
<i>Macrocystis</i> sp. (Phéophycées).....	499
<i>Bactériose</i>	499
<i>Epiphyties</i>	500
<i>Endophyties</i>	500
<i>Laminaria</i> sp. (Phéophycées).....	501
<i>Bactérioses</i>	501
<i>Mycoses</i>	503
<i>Epiphyties</i>	503
<i>Endophyties</i>	505
<i>Parasitoses</i>	505
<i>Chimiose</i>	507
PATHOLOGIES DES CARRAGHENOPHYTES.....	508
<i>Eucheuma</i> sp.	508
<i>Bactérioses</i>	508
<i>Mycose</i>	509
<i>Epiphyties</i>	509

<i>Endophyties</i>	509
<i>Malformations</i>	510
<i>Chondrus crispus</i>	510
<i>Bactériose</i>	510
<i>Mycose</i>	510
<i>Epiphyties</i>	511
<i>Endophyties</i>	512
<i>Malformations</i>	513
<i>Etiologie inconnue</i>	513
PATHOLOGIES DES AGAROPHYTES	515
<i>Gracilaria</i> sp.	515
<i>Viroses</i>	515
<i>Epiphyties</i>	515
<i>Parasitoses</i>	517
<i>Gelidium</i>	518
<i>Epiphyties</i>	518
<i>Parasitoses</i>	519
PATHOLOGIES DES MACROALGUES ALIMENTAIRES.....	521
<i>Laminaria</i>	521
<i>Undaria pinnatifida</i>	521
<i>Bactérioses</i>	521
<i>Parasitoses</i>	522
<i>Hizikia fusiforme</i>	523
<i>Porphyra</i>	523
<i>Le stade microscopique : Conchocelis</i>	523
<i>Le stade macroscopique</i>	523
CONCLUSION.....	528
CONCLUSION.....	530
BIBLIOGRAPHIE	543
TABLE DES MATIÈRES.....	601



LA CULTURE DES ALGUES MARINES DANS LE MONDE

La Terre, dite planète des hommes, n'est-elle pas en réalité celle des algues ? Présentes il y a 3,5 milliards d'années, elles ont toujours été les alliées objectives de la vie et des hommes. Nous leur devons l'oxygène et la couche d'ozone qui ont permis la vie végétale et animale en mer et sur les continents. Elles servent de frayères et de nourriceries à la faune marine.

Les algues ont toujours été offertes à l'homme pour sa nourriture et les besoins les plus divers. Algues brunes, vertes, rouges fournissent les substances, alginates, carraghénanes, agars, que l'industrie adapte à des usages innombrables entrant de plus en plus dans la vie moderne, qu'il s'agisse de matériaux courants (textiles, papiers, films, peintures), de toutes sortes d'aliments pour l'homme ou les animaux d'élevage, de médicaments, de produits de beauté, ... La transformation des algues est parmi les secteurs les plus performants et les plus innovants de l'industrie moderne. L'avenir est prometteur pour les antibiotiques, antivirux et anticoagulants qu'elles contiennent.

Mais, les peuplements naturels ne suffisent plus à satisfaire cette demande. Il a fallu recourir à la culture des algues. Plus de 530 000 hectares y sont consacrés, 900 000 algoculteurs y travaillent dans 200 000 entreprises familiales, 250 usines conditionnent les produits. L'algoculture est la branche la plus forte de l'aquaculture.

Cet ouvrage fait l'inventaire des méthodes utilisées dans le monde, surtout en Extrême-Orient, au moment où l'on passe de la culture toute simple à celle gérée par ordinateur, en un temps où il apparaît de plus en plus que l'algoculture pourrait être une des sources de cette énergie propre dont l'humanité aura immanquablement besoin.

Cette synthèse s'adresse non seulement aux scientifiques qui y trouveront un point des connaissances mais à tous ceux, algoculteurs, industriels, aménageurs, écologistes, qui tireront le meilleur parti de cette somme d'expériences. Qui s'intéresse aux algues y trouve un livre de base.

Service de la Documentation et des Publications (SDP)
IFREMER - Centre de Brest
B.P. 70 - 29280 PLOUZANE
Tél. : 98 22 40 13 - Fax : 98 22 45 45

