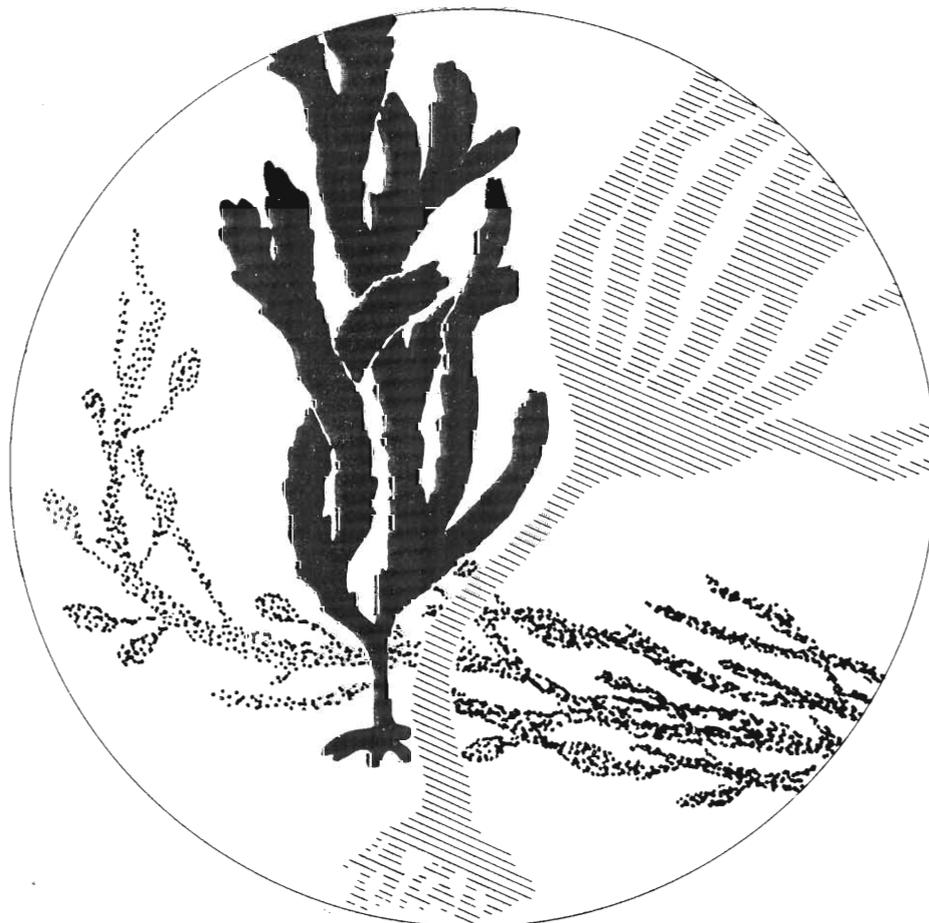


**ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE DE QUELQUES ESPECES
PLANCTONIQUES ET BENTHIQUES LITTORALES
DE LA MANCHE**



DÉPARTEMENT ENVIRONNEMENT
LITTORAL ET GESTION DU MILIEU
MARIN

VOLUME 4 ESPECES PHYTOBENTHIQUES

IFREMER-DERO/EL



0EL01640



**CENTRE DE BREST
DEPARTEMENT ENVIRONNEMENT LITTORAL**

Mars 1986

ELECTRICITE DE FRANCE

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE DE QUELQUES ESPECES
PLANCTONIQUES ET BENTHIQUES DE LA MANCHE

V O L U M E 4

P H Y T O B E N T H O S

T. BELSHER

Collaboration : - J. BOVE
- M.B. de CAYEUX

IFREMER - Centre de Brest - Département DERO - Environnement Littoral

INTRODUCTION

Ce document constitue le quatrième volume d'une étude bibliographique concernant des espèces régulièrement suivies depuis plusieurs années par le Département Environnement Littoral du Centre de Brest de l'IFREMER.

Il comprend une revue exhaustive des connaissances acquises à ce jour sur quatre des espèces, à la fois les plus fréquemment rencontrées dans le domaine marin des centrales thermo-nucléaires, et parmi les plus utilisées par l'industrie des algues françaises :

- Laminaria digitata (Linné) Lamouroux
- Laminaria hyperborea (Gunnerus) Foslie
- Fucus serratus Linné
- Ascophyllum nodosum (Linné) Le Jolis

Il se termine par une bibliographie générale concernant les Laminaires et les Fucales.

Chaque partie de l'ouvrage est repérée par un intercalaire de couleur et comporte son propre sommaire.

L A M I N A R I A D I G I T A T A (Linné) Lamouroux

SOMMAIRE - LAMINARIA DIGITATA

1. NOMENCLATURE	1
1.1. Nom scientifique validé	1
1.2. Synonymes	1
1.3. Noms vernaculaires	1
2. POSITION SYSTEMATIQUE	2
3. DISTRIBUTION	2
3.1. Localisation verticale	2
3.2. Distribution géographique	2
3.3. Espèces accompagnatrices, épiphytes, endophytes	2
4. DESCRIPTION	6
4.1. Morphologie	6
4.2. Anatomie	11
5. CROISSANCE	15
5.1. Modalités et rythmes de croissance	15
5.2. Age et durée de vie	18
5.3. Substances de croissance	18
5.4. Régénération	19
6. REPRODUCTION	20
6.1. Cycle	20
6.2. Organes reproducteurs, libération des gamètes et fécondation ...	20
6.3. Maturation	24
6.4. Fertilité	24
6.5. Parthénogénèse	28
6.6. Hybridation	28
7. COMPOSITION CHIMIQUE	28
7.1. Teneur en eau, extrait sec	28
7.2. Matières minérales	30
7.3. Matières organiques	34
8. INFLUENCE DE DIFFERENTS FACTEURS	44
8.1. Facteurs physiques	44
8.2. Facteurs chimiques	47

9. IMPORTANCE ECONOMIQUE	49
9.1. Densité et biomasse	49
9.2. Récolte	49
9.3. Production	52
9.4. Utilisations	53
BIBLIOGRAPHIE	59

1. NOMENCLATURE

1.1. Nom scientifique validé : Laminaria digitata (Linné) Lamouroux

1.2. Synonymes

Le premier date de 1767 : Fucus digitatus (L.), les suivants ont été relevés dans de TONI (1893) :

- Ulva digitata de Candolle
- Laminaria pseudo-digitata Lamouroux
- Laminaria leptopoda de la Pylaie
- Laminaria albescens de la Pylaie
- Laminaria stenoloba de la Pylaie
- Laminaria platyloba de la Pylaie
- Laminaria platymeris de la Pylaie
- Laminaria conica Bory
- Laminaria delisei Bory
- Laminaria flabellum Bory
- Laminaria latifolia Areschoug
- Hafgygia digitata var. cordata et var. stenophylla Kützing
- Laminaria macrophylla Kützing
- Laminaria ensifolia Kützing
- Laminaria flexicaulis Le Jolis
- Laminaria cucullata Foslie

1.3. Noms vernaculaires

France : anguiller (Normandie), tali (Bretagne)

Norvège : fingertare, silketare

Suède : fingertäng

Allemagne : Fingertäng

U.S.A. : kelp (horsetail kelp)

Angleterre : horsetail kelp, sea girdle, sea wand, red ware

2. POSITION SYSTEMATIQUE

Embranchement des Chromophycophytes

Sous-embranchement des Phéophycées

Ordre des Laminariales

Famille des Laminariacées

Genre unique : Laminaria, à thalle très différencié

Espèce : Laminaria digitata

3. DISTRIBUTION

3.1. Localisation verticale

Laminaria digitata est une espèce rencontrée sur des côtes moyennement battues. Elle vit à la limite inférieure des basses mers de vive eau (B.M.V.E.) dans la partie supérieure de la zone infralittorale, jusqu'à une profondeur de -5 m.

3.2. Distribution géographique

*Atlantique oriental : limite septentrionale : mer de Barentz ; limite méridionale : île de Normoutier, puis, selon GAYRAL et COSSON (1973) de la côte Cantabrique à la baie de Vigo.

*Atlantique occidental : depuis la côte orientale du Groënland jusqu'au 42^e degré de latitude Nord (figure 1).

3.3. Espèces accompagnatrices, épiphytes, endophytes

Les espèces compagnes que l'on peut considérer comme les plus fréquentes sont les suivantes (tableau 1A).

Une épifaune très importantes est également identifiée et variée (tableau 1B).

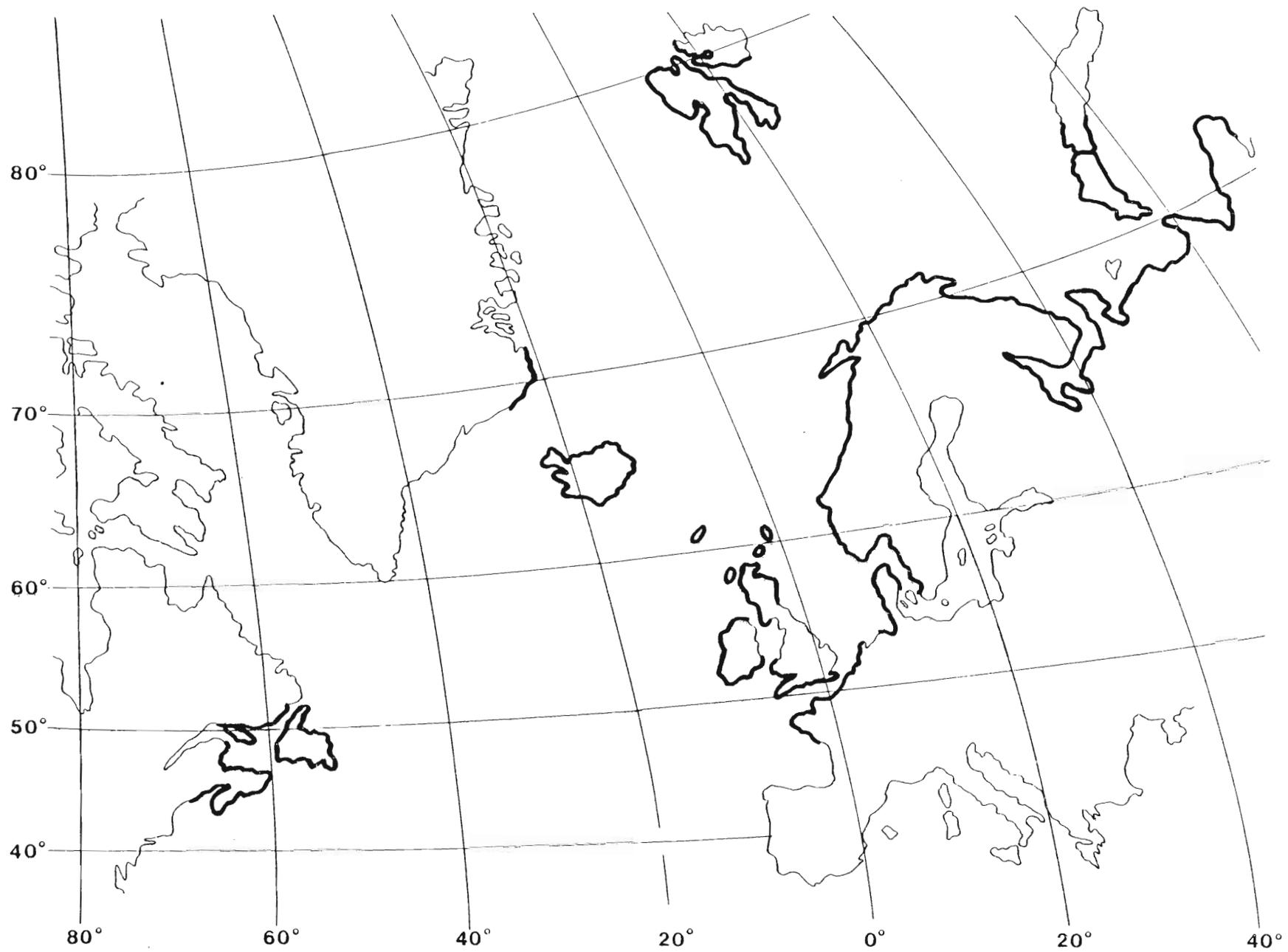


Figure 1 : Distribution géographique de *Laminaria digitata*
(GAYRAL et COSSON, 1973).

Tableau 1A : Liste des espèces présentes avec Laminaria digitata
(GAYRAL et COSSON, 1973).

Espèces compagnes :

Chaetomorpha melagonium
Ulva lactuca
Entomorpha sp.
Cladophora sp.
Bryopsis plumosa

Codium dichotomum
Pylaiella litoralis
Ectocarpus sp.
Sphacelaria sp.
Chaetopteris plumosa

Chordaria flagelliformis
Myrionema corunnae
Desmarestia sp.
Chorda filum
Laminaria hyperborea

Fucus serratus
halidrys siliquosa
Rhodocorton sp.
Trailliella intricata
Corallina officinalis

Lithothamnion sp.
Hildenbrandtia prototypus
Cystoclonium purpureum
Furcellaria fastigiata
Ahnfeltia plicata

Polyides rotundus
Chondrus crispus
Gymnogongrus norvegicus
Phyllophora sp.
Rhodymenia palmata
Gigartina stellatalosa
Griffithsia flosculosa

Ceramium sp.
Callithamnion sp.
Spermothamnion repens
Plocamium coccineum
Plumaria elegans

Membranoptera alata
Delesseria sanguinea
Polysiphonia sp.
Rhodomela sp.

Ectocarpus confervoïdes f. typica
et f. pymaea
Ectocarpus draparnaldioïdes
Ectocarpus faciculatus
Ectocarpus penicillatus
Ectocarpus siliculosus
Laminariocolax tomentosoides
Sphacelaria caespitula
Chaetoptieris plumosa
Leptonema fasciculatum
Hecatonema diffusum
Hecatonema terminale
Myrionema corunnae
Myrionema fecundum
Asperococcus echinatus
Litosiphon filiformis
Desmarestia viridis
Porphyra miniata
Rhodochorton rothii
Euthora cristata
Epilithon membranaceum
Melobesia limitata
Rhodymenia palmata
Ptilota plumosa
Polysiphonia elongata
Polysiphonia sp.
Ceramium sp.

Tableau 1B : Epifaune de la lame de Laminaria digitata (Irlande du Nord).

Protozoaires

Gronmia oviformis (Dujardin)

Coelentérés

- *Dynamena pumila (L.)
- *Obelia gelatinosa Pallas
- *Kirchenpaueria (= Plumalaria)
pinnata
- *Campanularia spp.
- Sagartia spp.

Turbellaria

Leptoplana tremellaris (Müller)

Porifera

- Grantia compressa (Fabricius)
- Sycon ciliatum (Fabricius)

Annélides

- *Pomatoceras triqueter (L.)
- *Spirorbis inornatus L'Hardy and
Quiévreux
- *Spirorbis spirillum (L.)
- *Spirorbis pagenstecheri Quatrefages
- Spirorbis borealis Daudin
- Eulalia sanguinea Oersted
- Syllidae : Unidentified

Crustacés

- Elminius modestus Darwin
- Amphithoë rubricata (Montagu)
- Jassa falcata (Montagu)
- Jaera albifrons

Echinoderme

Asterina gibbosa

Mollusques

- Skeneopsis planorbis (Fabricius)
- Lacuna vineta (Montagu)
- Onchidoris muricata (Müller)
- Littorina obtusata (L.)
- Littorina saxatilis (L.)
- Patina pellucida (L.)
- Lasaea rubra (Montagu)
- Musculus marmoratus (Forbes)

Bryozoaires

- *Alcyonidium spp.
- *Callopora lineata (L.)
- *Celleporella hyalina (L.)
- Flustrellidra hispida (Fabricius)
- *Electra pilosa (L.)
- *Membranipora membranacea (L.)
- Crisia eburnea (L.)
- Tubulipora phalangea Couch
- Schizoporella unicornis (Johnston)

Tuniciers

- Polyclinum aurantum (Milne-Edwards)
- *Didemnum maculosum (Milne-Edwards)
- Dendrodoa grossularia (Van Beneden)
- *Botryllus schlosseri (Pallas)
- Botrylloides leachi (Savigny)
- Ascidella scabra (Müller)

* : Espèces identifiées après examen de 25 plants.

Les endophytes les plus remarquables sont :

- Entonema maculans : endophyte de la lame
- Streblonema deformans : endophyte du stipe et responsable d'une torsion caractéristique
- Myrionema alariae
- Acrochaetium laminariae (semi-endophyte)

Laminaria digitata n'a que peu de prédateurs. Le seul gastéropode causant des dommages au stipe est le Patellidé Helcion pellicidus L ; les oursins Strongylocentrotus droebachiensis, Echinus acutus et Echinus esculentus se nourrissent, entre autres, de Laminaires dont Laminaria digitata.

4. DESCRIPTION

4.1. Morphologie

Les thalles bruns, plus ou moins foncés suivant leur âge, atteignent une longueur maximale de 2,50 m. Ils sont composés de deux parties essentielles : le stipe et la lame (figure 2).

Le stipe est cylindrique ou légèrement aplati, lisse et flexible. La lame, ovale ou lancéolée chez les jeunes, est divisée en un nombre plus ou moins grand de lanières chez les algues adultes ; sa base est alors cunéiforme ou cordiforme (figure 3). Comme le stipe, la lame est lisse, généralement dépourvue d'épiphytes. Toutefois, les thalles âgés peuvent en présenter un grand nombre dans leur partie distale.

La fixation du stipe au substrat est assurée par un ensemble d'haptères, diverticules allongés, disposés à la base du stipe en une masse conique dont les plus jeunes sont les plus élevés. Au cours de leur croissance, les haptères se ramifient et, au contact du substrat, se recourbe en griffes ou s'étalent en petits disques (GAYRAL et COSSON, 1973).

En période de grande activité méristématique la lame tend à être cordiforme, puis cunéiforme en période de faible activité (figure 3).

Des spécimens anormaux de Laminaria digitata ont été parfois découverts parmi les populations (figures 4 et 5). Les malformations observées seraient dues à un fonctionnement anormal des tissus méristématiques (zone comprise entre la lame et le stipe) ; cependant il est également possible que

Figure 2 : Morphologie de *Laminaria digitata* (GAYRAL et COSSON, 1973).

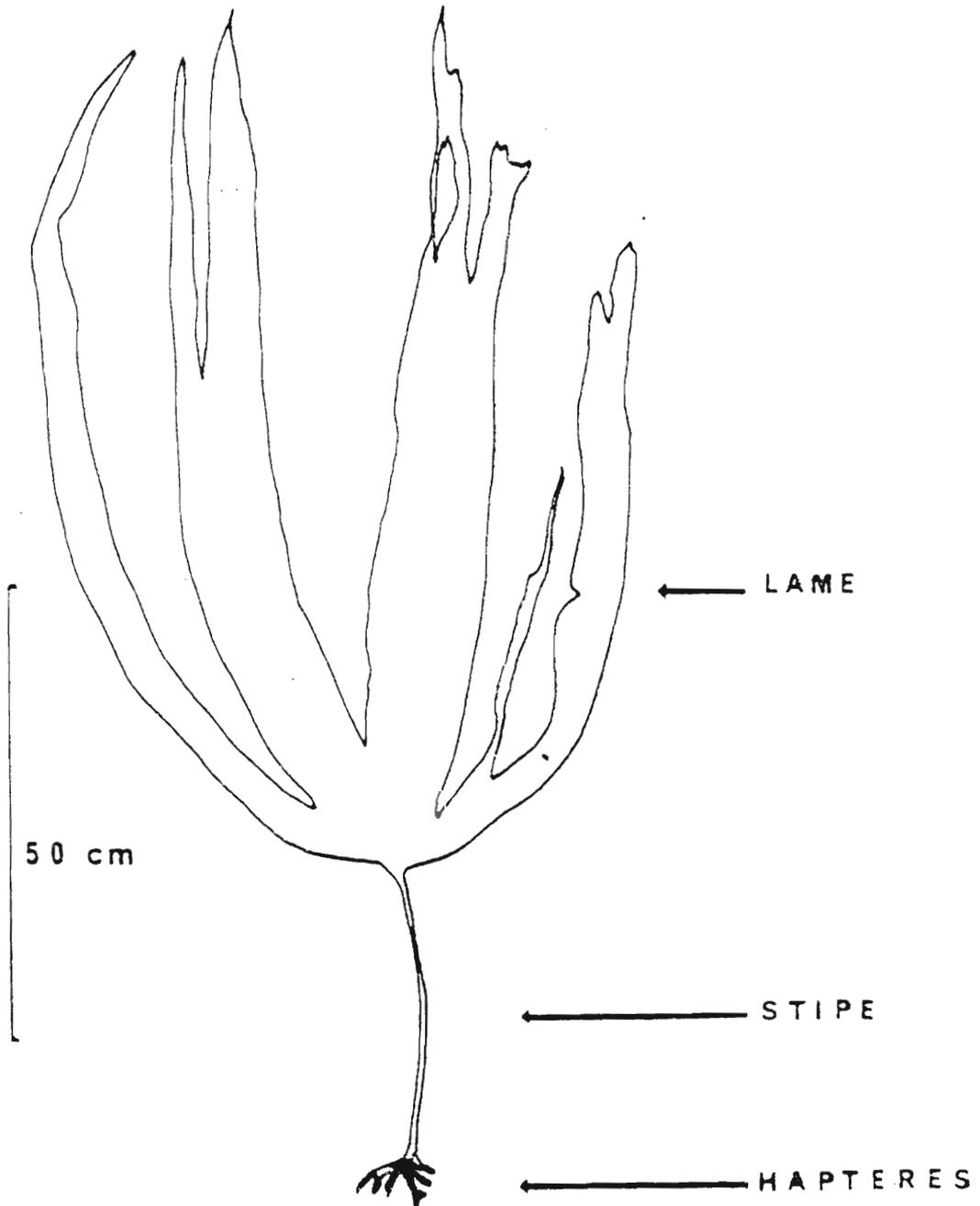


Figure 3 : Variation schématique du contour de la base de la lame de Laminaria digitata au cours de l'année (F. : aspect cunéiforme ; C. : aspect cordiforme) (GAYRAL et COSSON, 1973).

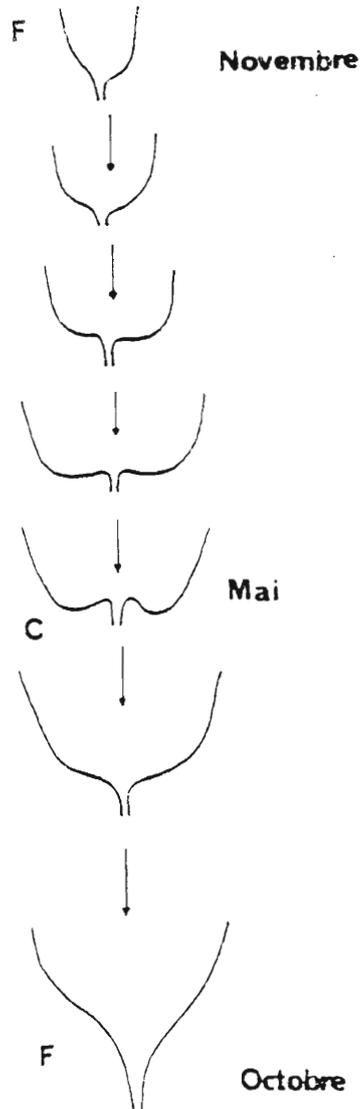


Figure 4 : Spécimen anormal de Laminaria digitata (1) :

- A. spécimen intact constitué d'un seul stipe et deux lames
- B. grossissement montrant que la fronde de gauche est plus colorée et mieux développée
- C. aplatissement du stipe qui peut correspondre au site de régénération de la deuxième fronde.

(MATHIESON et al, 1972).

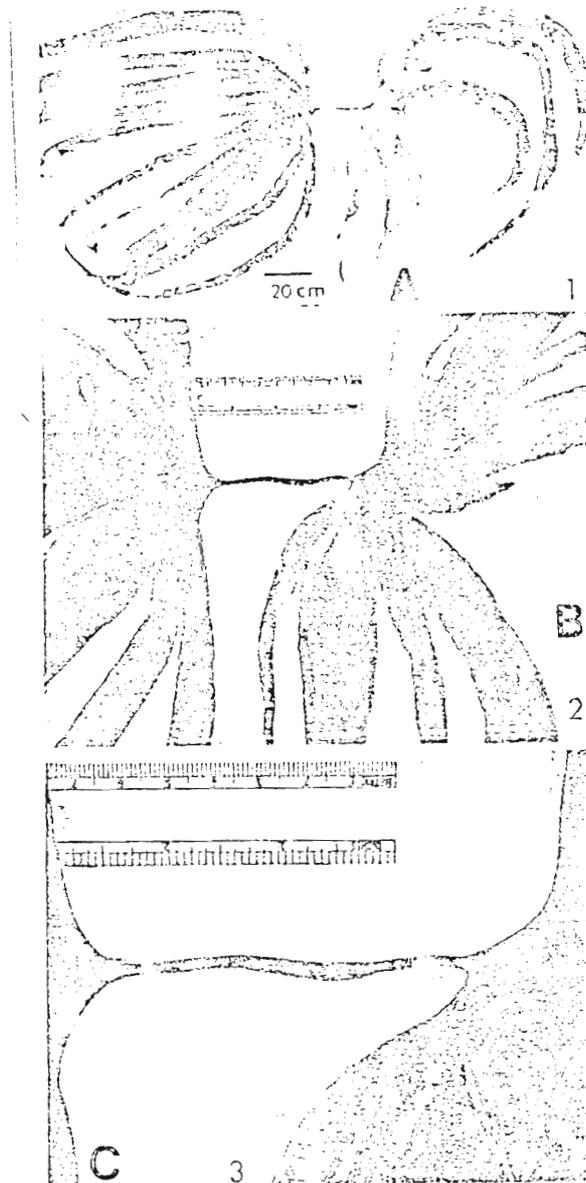


Figure 5 : Spécimen anormal de Laminaria digitata (2) :
A. fronde bifide (x 1/6)
B. partie basale de la fronde bifide
(SUNESON, 1971).



ces algues soient des hybrides naturels entre deux espèces différentes, ainsi que semblent le suggérer le résultats de cultures en laboratoires de spores issues de ces échantillons anormaux (COSSON, GAYRAL et OLIVARI, 1984).

4.2. Anatomie

4.2.1. **Structure histologique**

4.2.1.1. **Lame**

Une coupe transversale de la lame permet de distinguer trois parties (figure 6) :

- le méristoderme assise de petites cellules carrées très pigmentées formant une couche assimilatrice ;

- le cortex, tissu constitué de petites cellules rondes dont les parois sont gélatinifiées et s'épaississent du cortex externe au cortex interne ;

- la médulla qui contient un mucilage abondant, des cellules médullaires et des hyphes de grande taille. Les hyphes sont des cellules très allongées, à paroi mince, élargies vers leurs extrémités ; leurs parois transversales présentent des perforations ; elles assurent à la fois un rôle de construction et de soutien. La médulla représente environ la moitié de l'épaisseur de la lame avec un rapport Médulla/Cortex = 1,1.

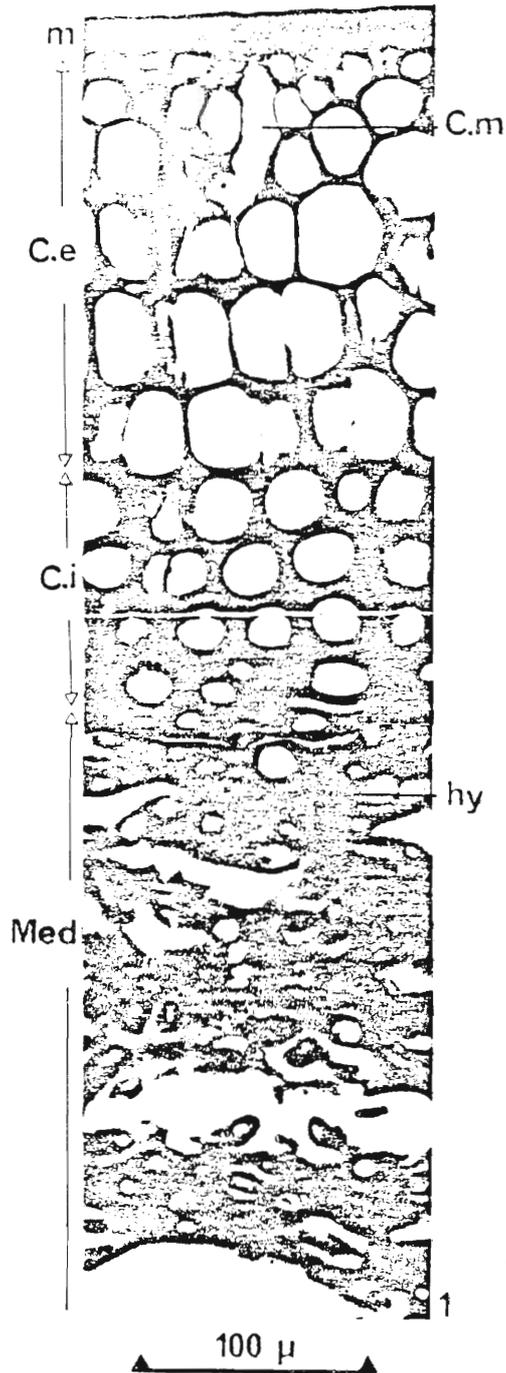
Dans la région corticale externe, les canaux mucifères sont en relation avec l'extérieur par de fins canalicules. Au niveau de certains de ces canaux, la coupe passe par les cellules sécrétrices du mucilage qui serait constitué essentiellement par une substance polysaccharidique sulfatée (figure 7).

En coupe longitudinale, la région externe montre un réseau de canaux mucifères dans lesquels sont disséminées les cellules sécrétrices.

4.2.1.2. **Stipe**

Sur coupe transversale, le cortex est formé de toutes petites cellules arrondies, non ordonnées.

Figure 6 : Coupe transversale de la lame de Laminaria digitata
C.e : cortex externe ; C.i : cortex interne
C.m : canal mucifère ; Hy : hyphe
m : méristoderme ; Med. médulla



En coupe longitudinale (figure 8), le cortex interne se montre formé de cellules plus allongées que celles du cortex externe ; elles présentent fréquemment des anatomoses latérales. Les couches les plus internes envoient vers le centre des diverticules qui contribuent à la formation de la zone médullaire (RIBIER, 1970).

La médulla est formée par les éléments précédents, auxquels s'ajoutent de nombreux hyphes.

Il n'existe pas de canaux mucifères dans le stipe.

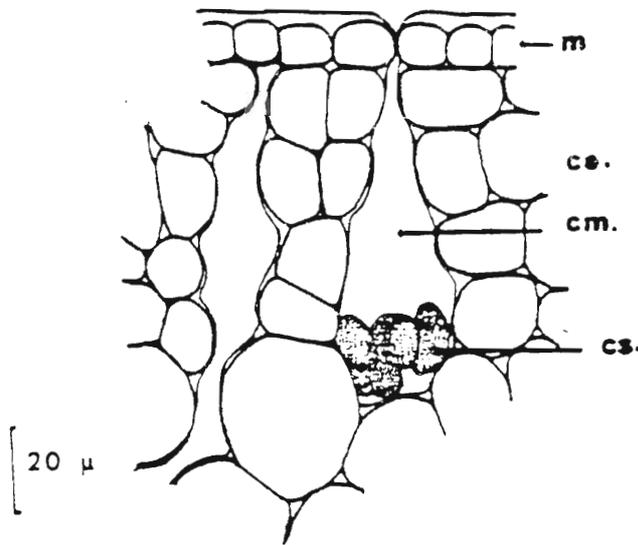


Figure 7 : coupe transversale de la lame de *Laminaria digitata* au niveau d'une poche à mucilage (C.e : cortex externe ; cm. : canal à mucilage ; Cs. : cellule sécrétrice ; m. : méristoderme.

(GAYRAL et COSSON, 1973).

4.2.2. Cytologie

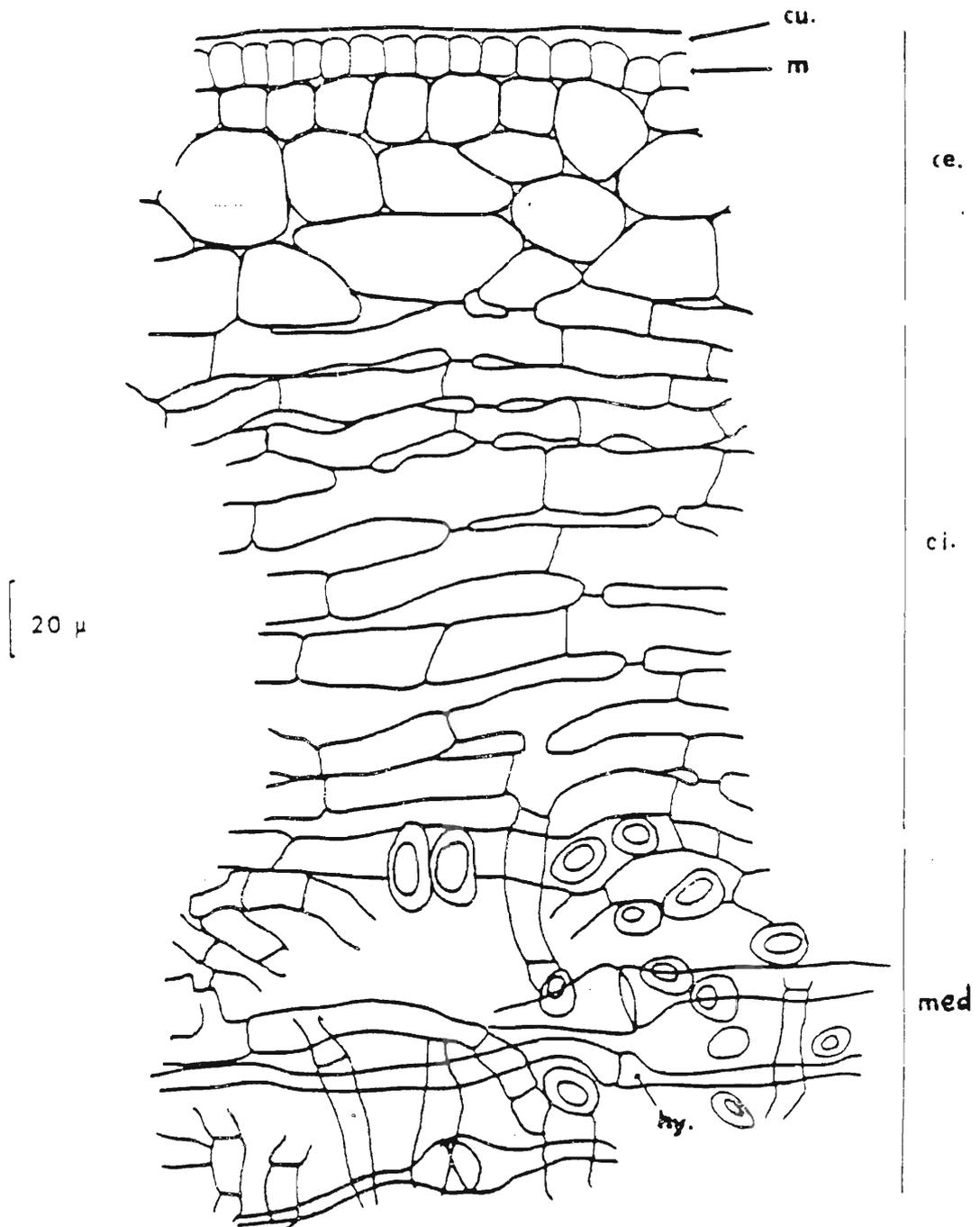
Appareil plastidial : les plastes pariétaux discoïdes ou bilobés sont dépourvus de pyrénoides.

Physodes : petits et peu nombreux, ils contiennent des substances diphénoliques voisines des tannoïdes (phloroglucinal).

Vacuoles : les cellules renferment un système de petites vacuoles.

Noyau : 4 à 7 µm de diamètre (cellules adultes). Les chromosomes ont une taille qui varie entre 0,4 et 1,7 µm (EVANS, 1965).

Figure 8 : Coupe longitudinale du stipe de *Laminaria digitata* (ce. : cortex externe ; ci. : cortex interne ; cu. : cuticule ; hy. hyphes ; med. : médulla ; m. : méristoderme).
(GAYRAL et COSSON, 1973).



Paroi cellulaire : elle comprend :

- la lamelle moyenne essentiellement formée de l'acide alginique associé sous forme d'alginate à des pectines,
- la lamelle primaire également formée de pectines et d'alginate,
- la lamelle secondaire formée essentiellement de cellulose.

Canaux mucifères (cf. 4.2.1.1.)

5. CROISSANCE

5.1. Modalités et rythmes de croissance

5.1.1. Stipe

Le stipe s'accroît en longueur grâce au fonctionnement de la zone méristématique stipofrondale ; l'augmentation de son diamètre résulte des divisions du méristoderme.

La croissance en longueur du stipe passe par deux maxima au cours de l'année (figure 9A) : l'un en mai, l'autre en novembre. Au cours de ces périodes, l'accroissement atteint journalièrement la moyenne de 0,6 %. Il est nul en février, ainsi que de juillet à septembre.

L'augmentation du diamètre du stipe passe aussi par deux maxima aux mêmes époques (figure 9B). L'accroissement maximal est de 0,4 % par jour. Il n'y a aucune augmentation du diamètre aux époques où la croissance en longueur est nulle.

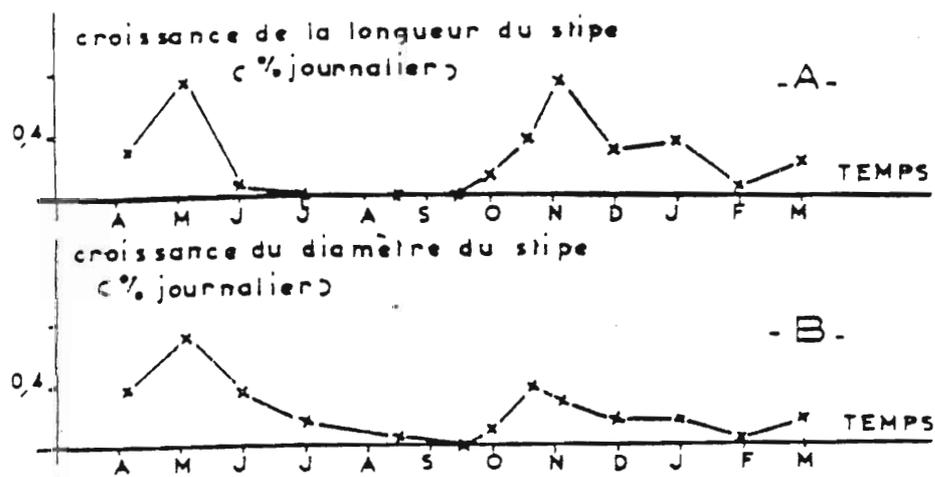


Figure 9 : Croissance au cours de l'année du stipe de *Laminaria digitata* :

A. Croissance en longueur du stipe

B. Croissance en diamètre du stipe

(GAYRAL et COSSON, 1973).

5.2.1. *Lame*

La croissance de la lame est la résultante de la production de nouveaux tissus par le méristème stipofrontal et de la nécrose de tissus âgés situés à l'extrémité de la lame.

La croissance en longueur passe par un maximum d'avril à juin, la croissance minimale se situant en automne. Des techniques consistant à repérer des niveaux déterminés tout le long de la lame ont permis de constater que la croissance en longueur est la plus active entre 4 et 6 cm au-dessus de la limite stipofrontale (figure 10 : zone III) pendant la période

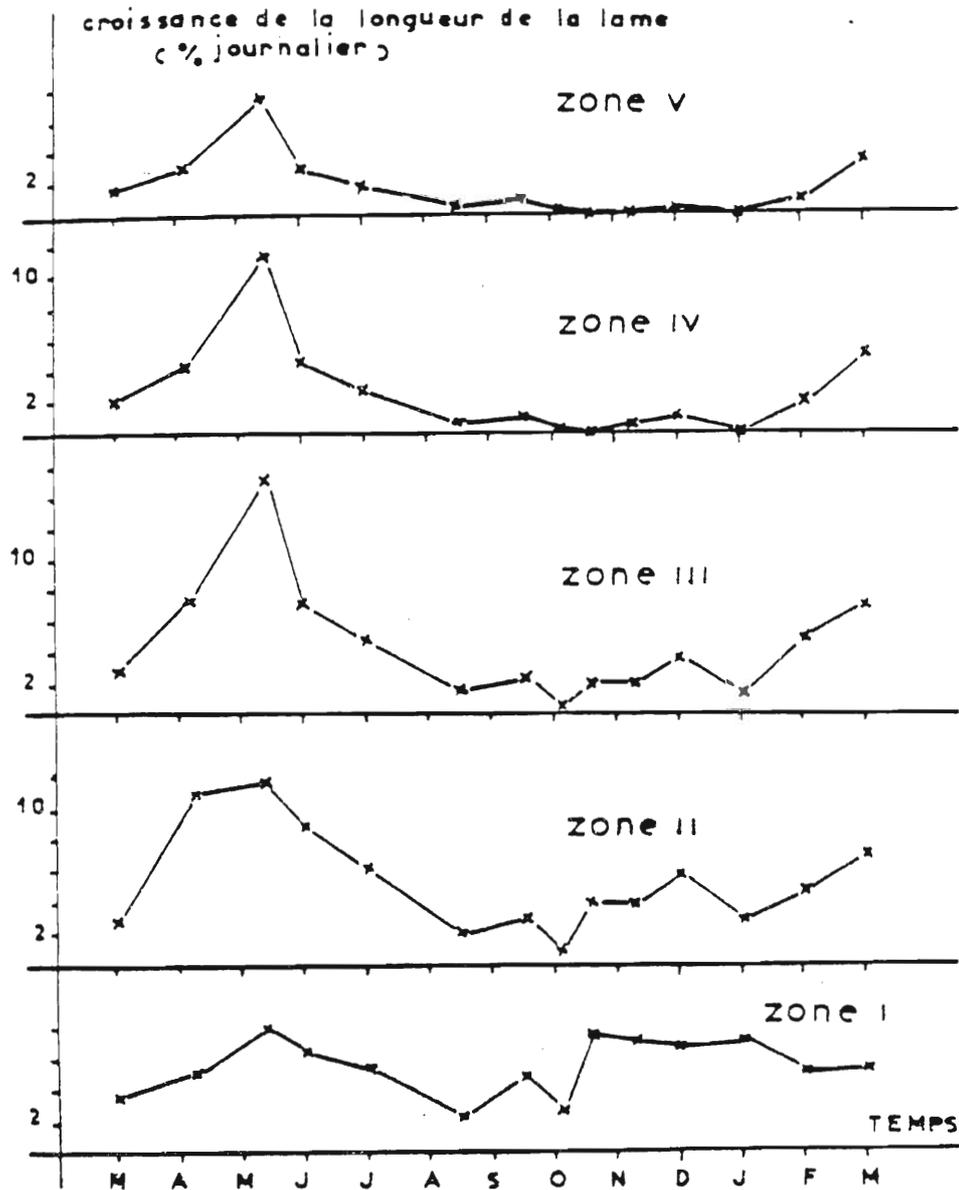


Figure 10 : Croissance au cours de l'année de la longueur de la lame de *Laminaria digitata*. Les zones sont données en cm au-dessus de la limite stipofrontale : Zone I : 0 à 2 cm, Zones II et III : 2 à 8 ou 10 cm ; Zones IV et V : au-dessus de 10 cm.

de plus grande croissance (avril à juin), alors qu'elle s'effectue entre 0 et 2 cm (figure 10 : zone I) pendant la période de plus faible croissance (octobre à février).

Il est possible de distinguer trois zones successives depuis la base de la lame :

1. une zone méristématique où ont lieu seulement des multiplications. Elle correspond aux 2 ou 3 premiers centimètres de la lame (zone I),

2. une zone directement au-dessus de la précédente, haute de 6 à 8 cm, où ont lieu des allongements cellulaires (zones II et III),

3. une zone où la croissance est pratiquement nulle (zones IV et V).

La croissance en largeur suit sensiblement le rythme de la croissance en longueur. Le passage de la lame d'un état cordiforme, au printemps, à un état cunéiforme, à l'automne, se traduit statistiquement, à 2 cm au-dessus de la limite stipofrontale, par une apparente décroissance de la lame (figure 11) entre août et novembre (GAYRAL et COSSON, 1973).

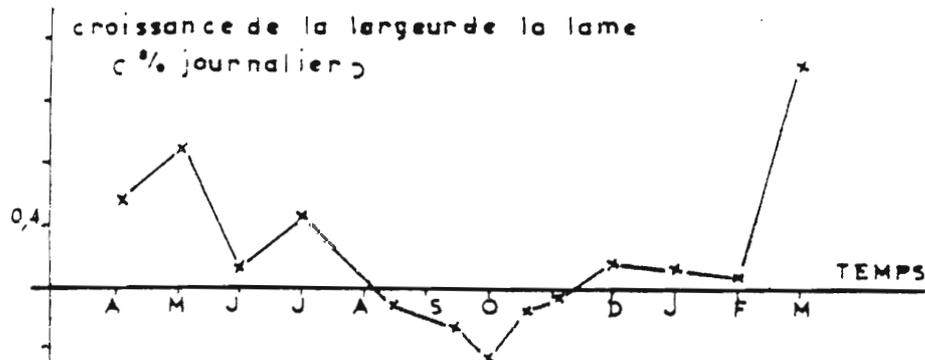


Figure 11 : Croissance, au cours de l'année, de la largeur de la lame de Laminaria digitata.

(GAYRAL et COSSON, 1973).

5.1.3. Conclusion

La croissance est donc intercalaire, située au point de séparation du stipe et de la lame et s'effectue par une zone de croissance méristématique. Le fonctionnement de ce méristème stipofrontal détermine d'une part l'allongement du stipe, d'autre part la croissance et l'élargissement de la lame qui se détruit à sa partie distale.

5.2. Age et durée de vie

Un thalle âgé d'un an mesure environ 30 cm. L'évaluation de la croissance globale annuelle, dans une portion de lame haute de 10 cm au-dessus du stipe montre que :

- la croissance est maximale pour des thalles âgés de 3 ans (150 cm/an),
- elle diminue pour des thalles de 4 ans (118 cm/an),
- elle n'est que de 100 cm/an pour des thalles de 2 ans.

Laminaria digitata est une espèce pérennante qui peut vivre plusieurs années (5 à 6 ans).

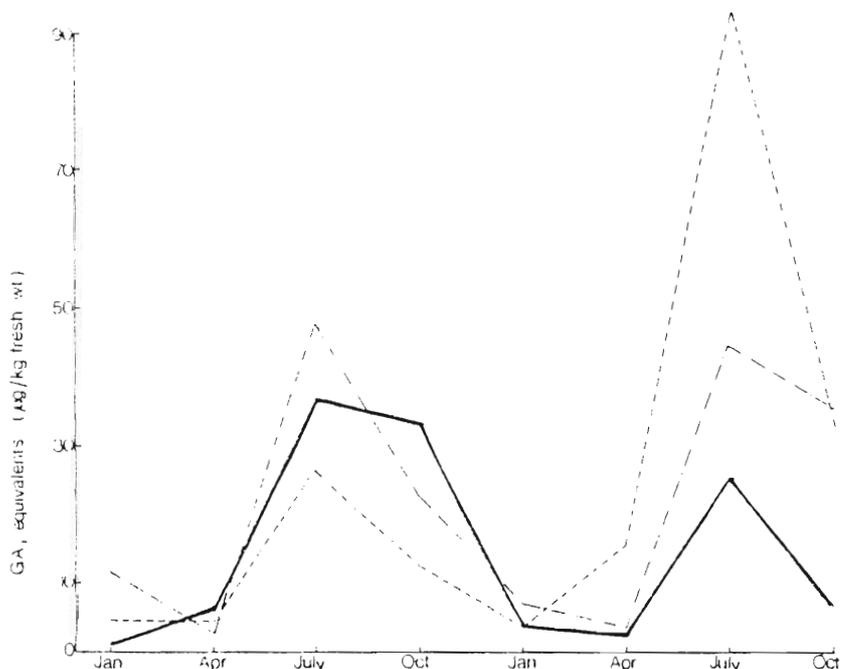
5.3. Substances de croissance

Aucune activité due à l'auxine n'a été détectée chez Laminaria digitata. Par contre, on a démontré l'existence d'une gibbérelline dont l'activité a été mesurée ; celle-ci est maximale pour du matériel récolté au mois de juillet et minimale pour la période de janvier à avril (figure 12). Le pic d'activité gibbérellique se situerait au mois d'août (les mesures n'ont en effet été effectuées que pour les mois indiqués sur la figure 12).

Laminaria digitata renferme également des cytokinines.

Figure 12 : Variations saisonnières de l'activité de la gibbereline de *Laminaria digitata*

--- *Laminaria digitata*
 ●-●-● *Laminaria hyperborea*
 ——— *Laminaria saccharina*
 (WILDGOOSE, 1978)



5.4. Régénération

S'il est pratiqué dans des conditions déterminées, le sectionnement du thalle donne lieu à la formation d'une nouvelle lame entière ; on peut donc parler d'un phénomène de régénération. Ce phénomène ne se produit que si le sectionnement du thalle a lieu au moins à 5 cm de la base de la lame. La taille normale est alors atteinte en 5 mois.

En pratiquant des coupes sur la lame deux fois par an, on obtient trois fois plus de matière fraîche que si les thalles étaient récoltés par les pratiques habituelles qui ne permettent pas la régénération (tableau 1) (GAYRAL et COSSON, 1973).

Algue entièrement coupée	Algue partiellement coupée et pouvant régénérer
Thalle de 2 ans .. 420 g	1ère coupe : thalle de 2 ans (avril) 380 g 2ème coupe : thalle de 2 ans (sept.) 230 g 3ème coupe : thalle de 3 ans (avril) 380 g 4ème coupe : thalle de 3 ans (sept.) 250 g
Poids total récolté : 420 g	Poids total récolté 1240 g

Tableau 1 : Intérêt pratique de la régénération du thalle de *Laminaria digitata* (GAYRAL et COSSON, 1973).

6. REPRODUCTION

6.1. Cycle

Le cycle de Laminaria digitata s'accomplit grâce à deux générations successives : la génération **sporophytique** qui correspond au thalle macroscopique, et la génération **gamétophytique** représentée par des prothalles microscopiques. Ce cycle est donc digénétique hétéromorphe. Les gamétophytes mâles et les gamétophytes femelles sont distincts. La méiose se produit lors de la formation des zoospores : le cycle est donc haplodiplophasique avec une phase haploïde réduite par rapport à la phase diploïde (figure 13). Le nombre de chromosomes est incertain (tableau 2).

Laminaires	Auteurs	Matériel	Technique	Valeur de n
<u>Laminaria digitata</u>	MAGNE (1953)	S. et uniloc.	Feulgen	13
	WALKER (1954)	G. et jeunes S.	Feulgen	8
	NAYLOR (1956)	G.	Feulgen	27 - 31
	EVANS (1965)	G.	Carmin acét.	31

Tableau 2 : Nombre de chromosomes de Laminaria digitata selon plusieurs auteurs.
G : gamétophyte ; S : sporophyte ; uniloc. : sporocystes uniloculaires (GODWARD, 1966).

6.2. Organes reproducteurs, libération des gamètes et fécondation

L'oogone, organe reproducteur femelle, libère une oosphère (gamète femelle). L'anthéridie (organe mâle) libère un anthérozoïde, gamète mâle (figures 14 et 15).

Figure 13 : Représentation schématique du cycle des Laminariacées.

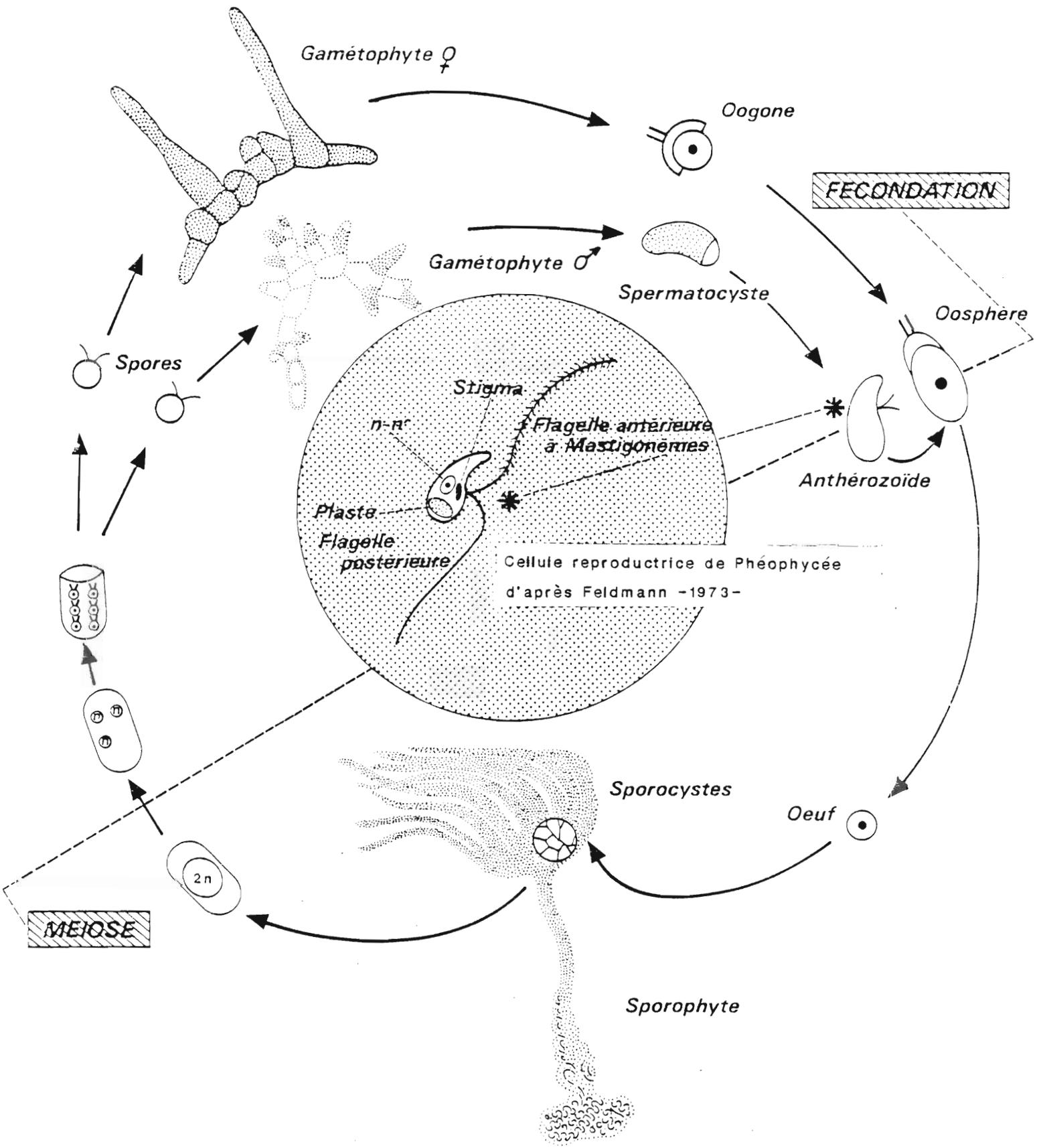


Figure 14A : Observations cytologiques de l'organe reproducteur mâle de Laminaria digitata, et de la libération de l'anthérozoïde.
Coupe longitudinale montrant un anthérozoïde mature ($\bar{1} \mu\text{m}$).
(MAIER et MÜLLER, 1982).

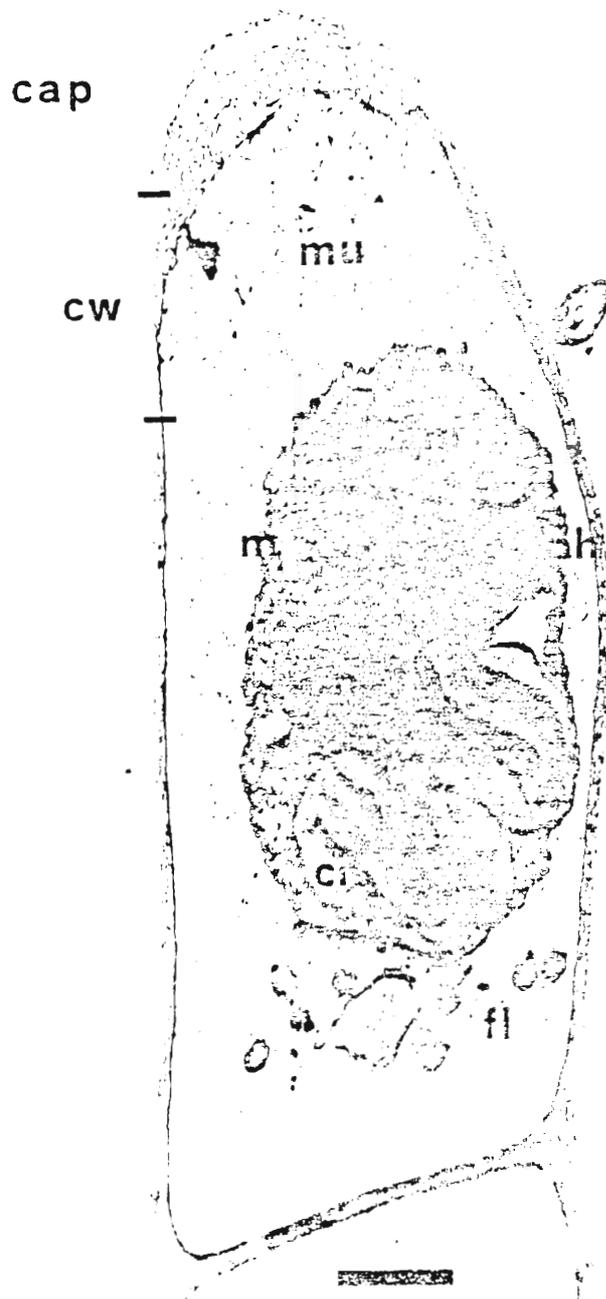


Figure 14B : Observations cytologiques de l'organe reproducteur mâle de *Laminaria digitata*, et de la libération de l'anthérozoïde.

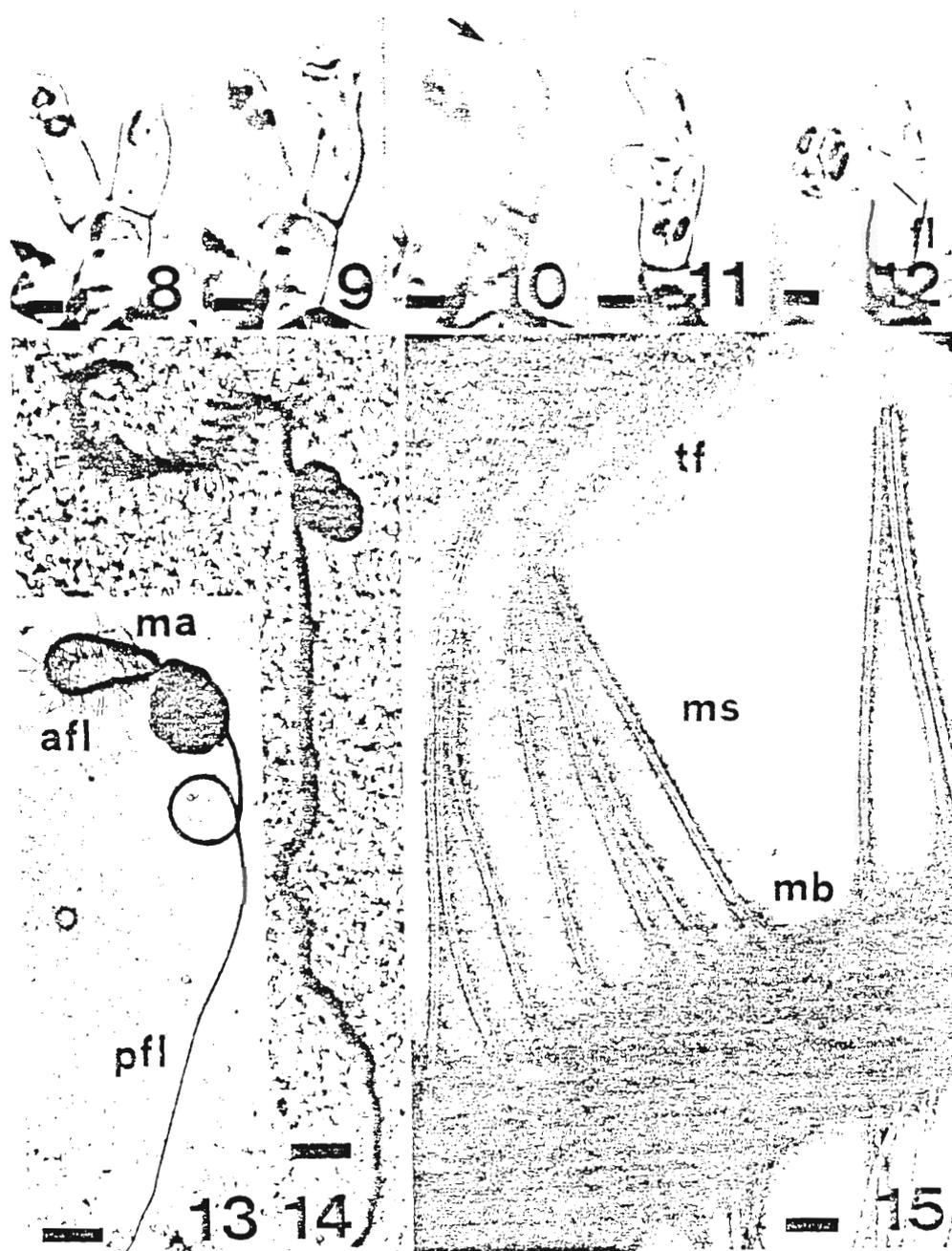
(8 à 12) : Libération de l'anthérozoïde. Pendant le processus de libération, la coiffe de l'anthéridie est repoussée et peut être observée à côté de l'anthéridie (flèche) (la barre correspond à 2 μ m).

(13 et 14) : Anthérozoïdes en coloration négative (la barre correspond à 2 μ m).

(15) : Détail de l'ultrastructure des mastigonèmes en coloration négative (la barre correspond à 0,1 μ m).

afl : flagelle antérieur ; cap : coiffe de l'anthéridie ; ch : chloroplaste ; cw : paroi cellulaire ; fl : flagelle ; m : mitochondrie ; ma : mastigonème ; inb : base du mastigonème ; mu : mucilage ; n : noyau ; pfl : flagelle postérieur ; ph : physode ; tf : filament terminal.

(MAIER et MÜLLER, 1982).



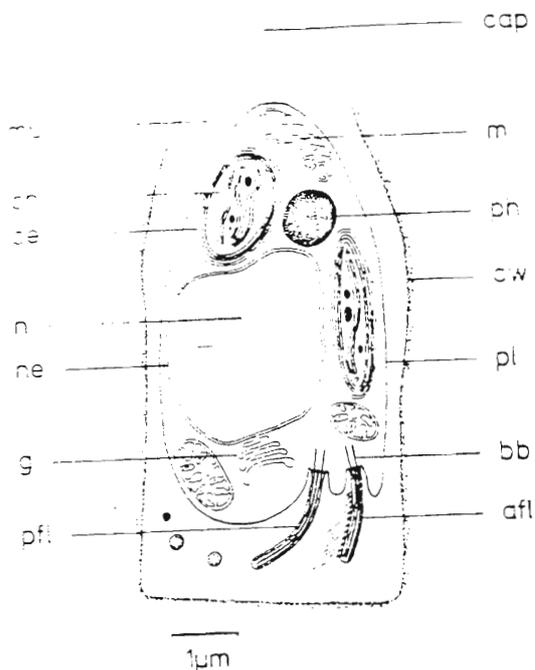


Figure 15 : Représentation schématique des éléments structuraux trouvés dans une anthéridie de Laminaria digitata.

afl : flagelle antérieur ; bb : corps basal ; cap : coiffe de l'anthéridie ; Cc : enveloppe plastidiale ; ch : chloroplast ; Cw : paroi cellulaire ; g : appareil de Golgi ; m : mitochondrie ; muu : mucilage ; n : noyau ; ne : enveloppe nucléaire ; pfl : flagelle postérieur ; ph : physode ; pl : plasmaleme.

(MAÏER et MÜLLER, 1982).

La fécondation est une oogamie. Elle a lieu avant que l'oocyste soit complètement émis hors de l'oogone. Le zygote ainsi formé sur un pothalle femelle commence alors son développement.

6.3. Maturation

Après la germination du zygote (figure 16), le jeune sporophyte croît jusqu'à sa taille adulte : en 18 ou 20 mois, il forme des lames qui deviennent fertiles, présentant alors des régions de couleur plus foncée dont la surface porte de nombreux sporocystes ; ces régions sont appelées "sores". Sur une coupe transversale au niveau d'un sore (figure 17) on observe les sporocystes uniloculaires qui vont, à maturité, s'ouvrir pour libérer chacun de 32 à 64 zoospores. Après quelques heures de nage libre, la spore se fixe puis germe immédiatement pour donner soit un gamétophyte mâle, soit un gamétophyte femelle (figure 18). Le cycle est ainsi bouclé.

6.4. Fertilité

La période de fertilité se situe entre août et janvier.

Le maximum de fertilité est en relation avec la composition chimique de l'eau de mer. Les données possédées sur la fertilité en fonction de l'âge des thalles d'une population, montrent que la partie fertile est limitée à une étroite région distale pour des thalles de 18 à 20 mois. Elle va représenter 50 % de la surface de la lame lorsque les individus ont 3 ans et jusqu'à 80 % chez des individus de 4 ans.

Figure 16 : Germination du zygote (gm. : gamétophyte ; occ. : oocyste ; sp. : sporophyte ; rh. : rhizoïde ; zmst. : zone monostromatique ; zbist. : zone bistromatique).
(GAYRAL et COSSON, 1973).

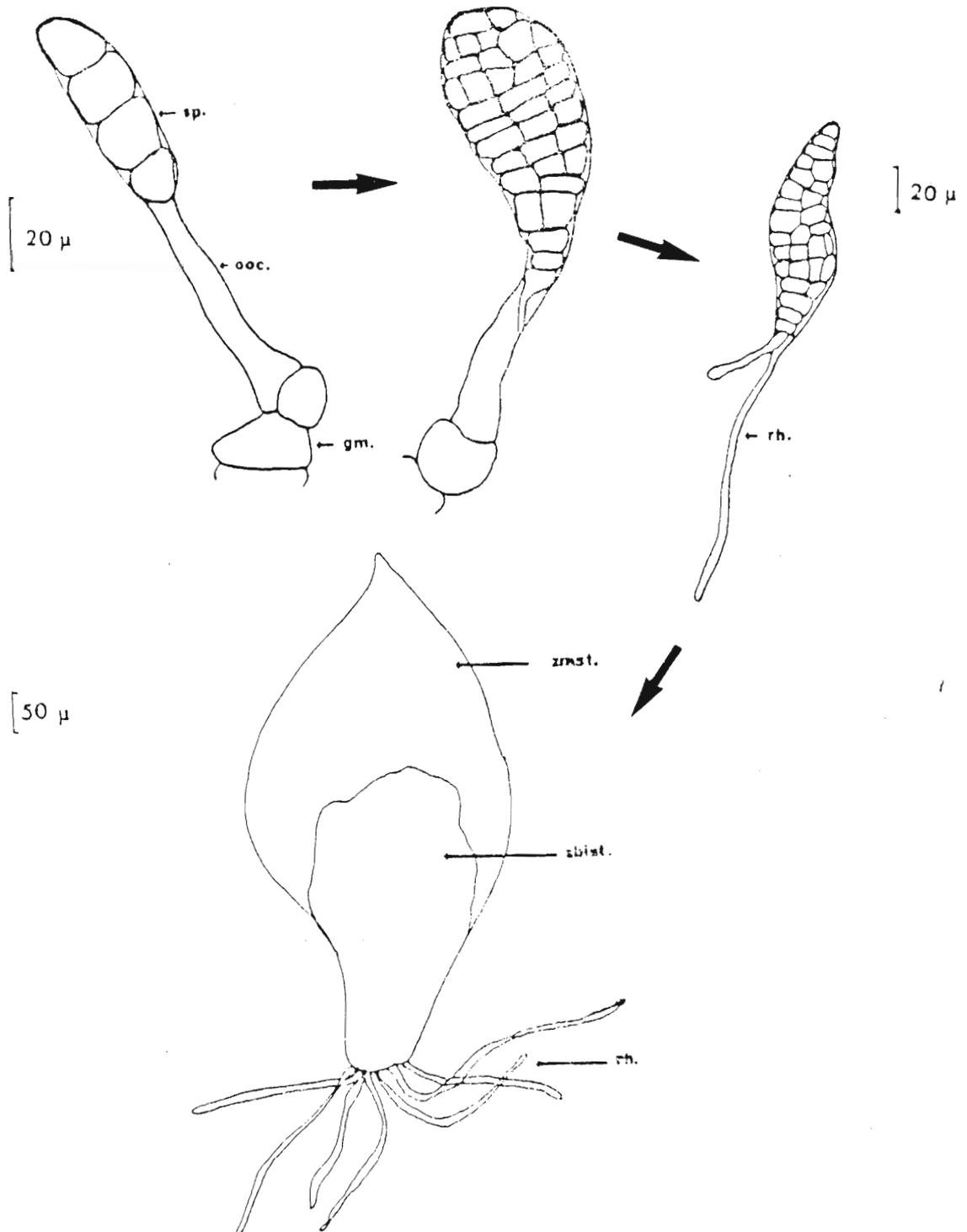


Figure 17 : Coupe transversale de la lame de Laminaria digitata au niveau d'un sore (ce. : cortex externe ; m. : meristoderme ; p. : paraphyse ; sp. : sporocyste).
(GAYRAL et COSSON, 1973).

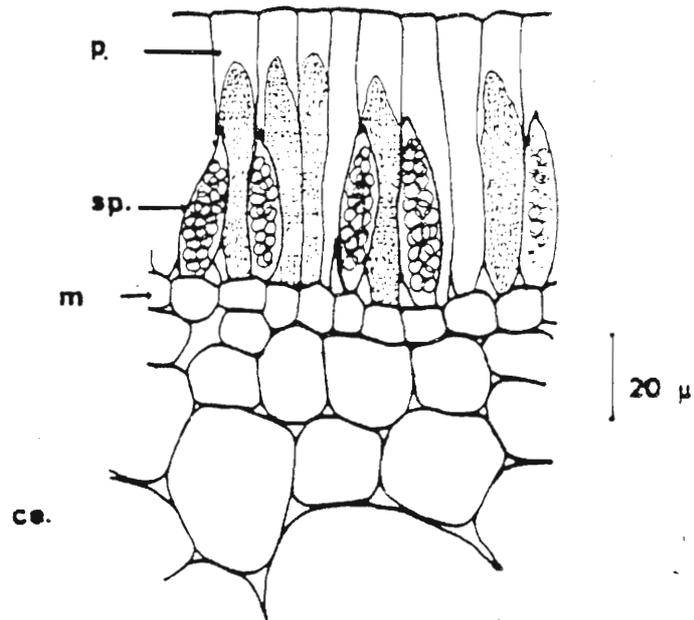
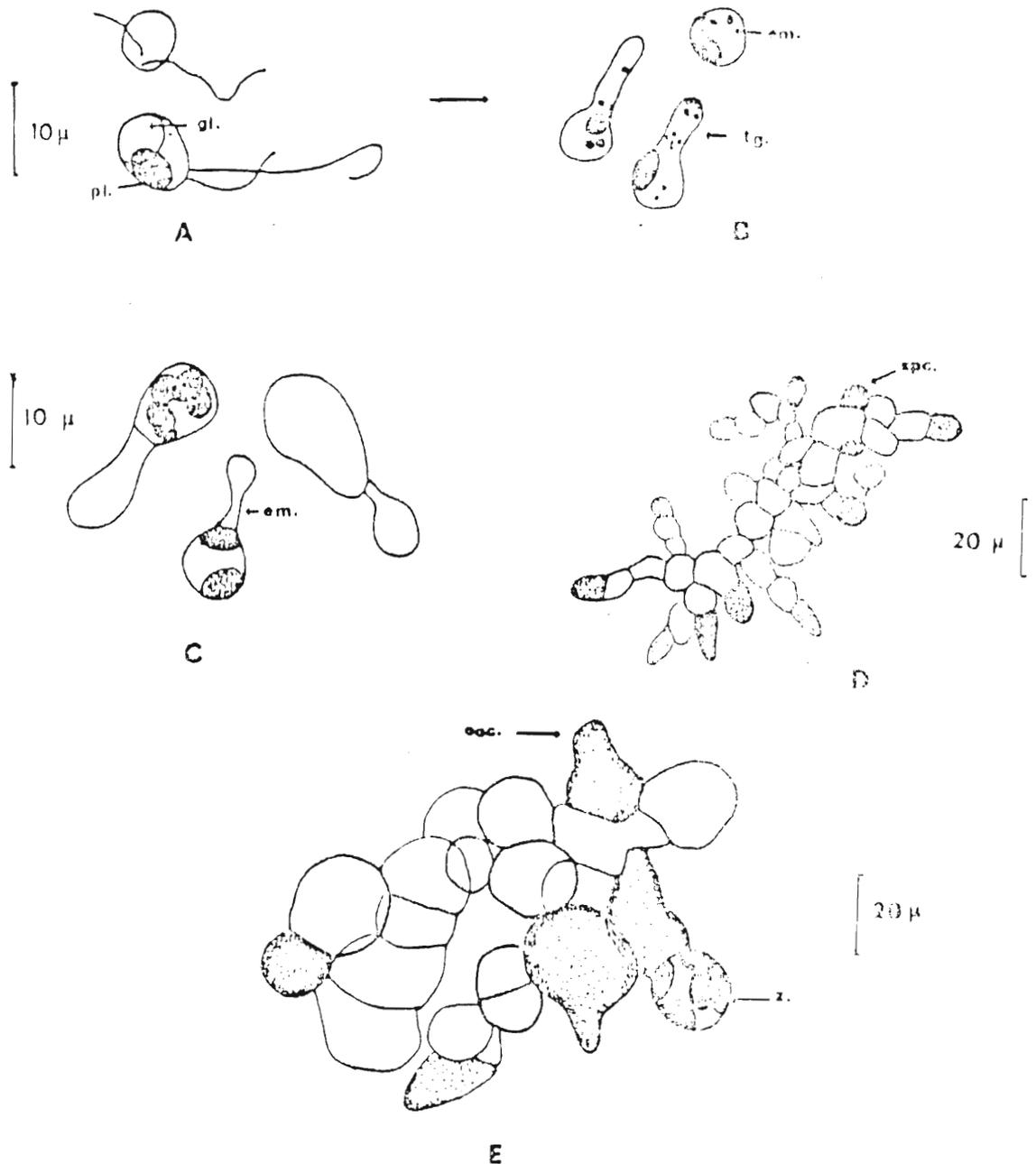


Figure 18 : Germination de la spore de *Laminaria digitata* :
 A. zoospores ; B : embryospores ; C : germination de l'embryospore
 ; D : gamétophyte mâle ; E : gamétophyte femelle (em. : embryospore
 ; gl. : globule lipidique ; ooc. : oocyste ; pl. : plaste ; spo. :
 spermatocyste ; tg. : tube de germination ; z. : zygote).
 (GAYRAL et COSSON, 1973).



6.5. Parthénogénèse

Des cultures isolées de gamétophytes femelles montrent que 23 à 28 % des oosphères sont capables de se développer par parthénogénèse, c'est-à-dire sans avoir été fécondées. Les sporophytes parthénogénétiques ainsi obtenus se caractérisent par un développement anormal (figure 19) et dégèrent au bout de quelques mois.

6.6. Hybridation

L'hybridation interspécifique et intergénérique entre les Laminaires est réalisable avec des taux variables selon les espèces retenues. Le taux maximal de réussite a été obtenu en croisant Laminaria digitata (mâle) et Sacchoriza polyschides (femelle) qui appartiennent pourtant à deux genres différents (tableau 3).

Croisement réalisé		Taux d'hybridation (%)
L. <u>digitata</u>	x L. <u>saccharina</u>	63
L. <u>digitata</u>	x L. <u>saccharina</u>	48
L. <u>digitata</u>	x L. <u>ochroleuca</u>	38
L. <u>digitata</u>	x L. <u>ochroleuca</u>	11
L. <u>digitata</u>	x S. <u>polyschides</u>	77
L. <u>digitata</u>	x S. <u>polyschides</u>	45

Tableau 3 : Taux d'hybridation (exprimé en % du nombre total de sporophytes formés) obtenus en cultures interspécifiques et intergénériques (les variations autour de la moyenne sont comprises entre 6 et 11 % de sa valeur). (COSSON et OLIVARI, 1982).

7. COMPOSITION CHIMIQUE

7.1. Teneur en eau, extrait sec

Cette teneur se situe entre 73 et 85 % du poids frais pour la lame, et entre 83 et 86 % pour le stipe.

Si on exprime la teneur en matière sèche, des variations peuvent être mises en évidence en fonction de l'époque de récolte des thalles (figure 20). L'usine de Bauppte (CECA) donne une valeur minimale de 12 % de décembre à mai et maximale de 20 % en été. Un extrait sec de 15 % représente une bonne moyenne sur toute l'année.

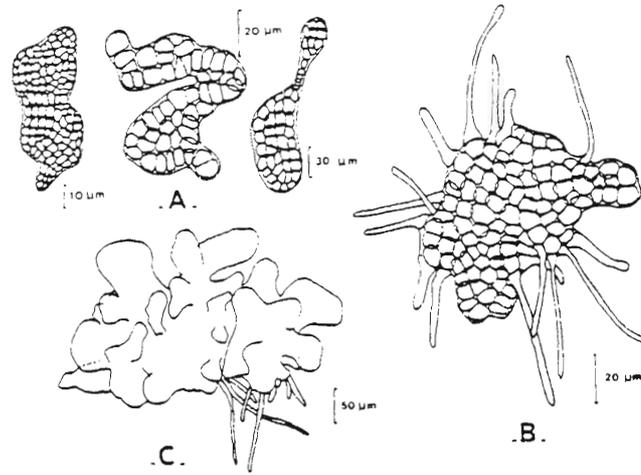


Figure 19 : Aspects morphologiques de jeunes plantules parthénogénétiques obtenus dans des cultures de gamétophytes femelles de *Laminaria*.
 A. Sporophytes déformés et sans rhizoïdes
 B. Sporophyte déformé porteur de rhizoïdes sur tout le pourtour de la lame
 C. Sporophyte déformé, dont la lame porte de nombreux lobes plus ou moins globuleux et quelques rhizoïdes à l'un des pôles.
 (COSSON et OLIVARI, 1982).

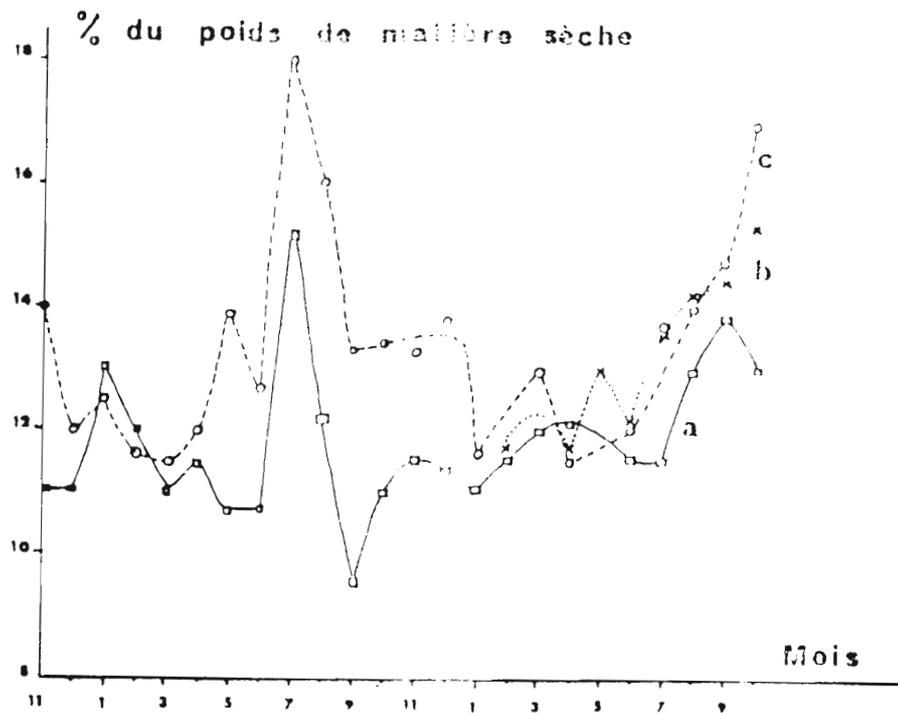


Figure 20 : Variations saisonnières de la quantité de matière sèche chez *Laminaria digitata* (a : pour le stipe ; b : pour le thalle ; c : pour la lame).

7.2. Matières minérales

7.2.1. Teneur globale

Elle varie selon l'époque, le lieu de récolte et le faciès (exposé ou abrité), entre 19 et 42 % de la matière sèche.

7.2.2. Azote et carbone

La concentration en azote total de Laminaria digitata est controversée. En effet, selon différents auteurs, les valeurs sont comprises entre 1,03 et 3,39 % du poids sec (tableau 4). Ces différences sont dues surtout aux méthodes d'analyses utilisées qui ne donnent en fait qu'une valeur indicatrice du taux d'azote total, lequel peut varier en fonction de nombreux facteurs : "ambiance" écologique, saison et stade de développement, maturité sexuelle des algues. Il varie aussi selon la région morphologique, suivant un gradient de concentration croissante basipète (tableau 4).

Auteur	Matériel	Année	Teneur en azote total (%) poids sec)	
CITHAREL et VILLERET	<u>Laminaria digitata</u>	1964	1,03	
CITHAREL	" "	1971	3,39	
AUGIER et SANTIMONE	Laminaria digitata	lame	1,44	
(méthode de Kjeldhal)		stipe	1978	1,57
		haptère		1,93

Tableau 4

Les teneurs en nitrates dans la lame sont maximales en mars-avril et pratiquement nulles de juillet à décembre (figure 21).

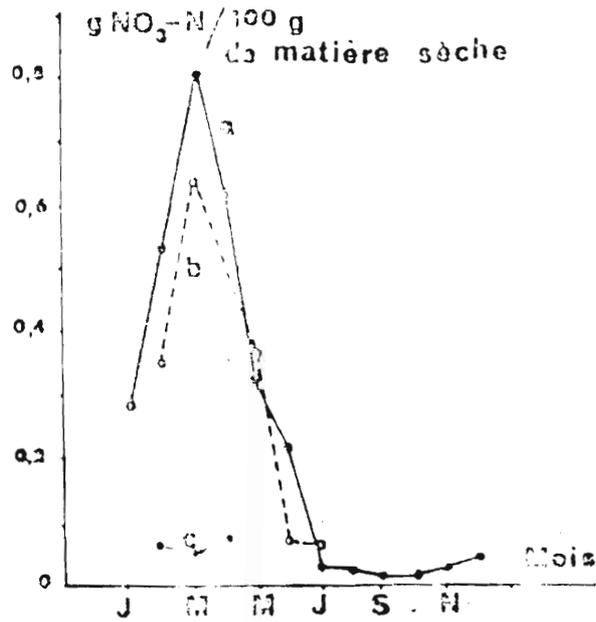


Figure 21 : Variations saisonnières de la teneur en nitrates de Laminaria digitata.

a et b : dans la lame

c : dans le stipe

(GAYRAL et COSSON, 1973).

Un transport d'azote, sous forme de nitrates (NO_3^-) s'effectue de la lame mature vers la zone méristématique. Ainsi 70 % de la demande en azote de cette zone sont procurés par la région mature de la lame. De plus, l'éventualité d'un co-transport d'azote et de carbone a été émise (DAVISON, 1983). La teneur en carbone représente environ 30 % du poids sec, ce qui correspond à une valeur calorifique de 3 Kcal/g de poids sec.

Le rapport C/N serait de 19,4 en août et de 27,2 en décembre.

7.2.3. Chlorures

Ils représentent 50 % du poids total des éléments minéraux. Leur teneur varie, selon l'époque, entre 11 et 24 % de la matière sèche (ces mesures ayant été effectuées entre avril et octobre).

7.2.4. Cations mono- et divalents

Les concentrations en potassium (K^+), sodium (Na^+), magnésium (Mg^{++}) et calcium (Ca^{++}) sont différentes, à la même époque, selon les régions du thalle considérées (tableau 5) : les teneurs en K^+ sont minimales dans la zone stipo-frondale ; à l'inverse les teneurs en Na^+ et Mg^{++} sont maximales dans cette région ; un gradient atténué est observé pour Ca^{++} .

Niveau de prélèvement	K^+	Na^+	Mg^{++}	Ca^{++}
- crampon	2,72	0,86	0,52	0,52
- base du stipe	2,29	1,32	0,66	0,62
- milieu du stipe	3,84	1,63	0,58	0,52
- sommet du stipe	1,36	2,22	0,78	0,46
- base de la lame	1,71	2,01	0,70	0,38
- milieu de la lame	2,16	1,98	0,72	0,48
- sommet de la lame	2,61	1,95	0,72	0,58

Tableau 5 : Teneurs en cations monovalents et divalents de Laminaria digitata exprimées en milliequivalents par g de matière sèche (d'après FLOC'H et PENOT, 1970).
(GAYRAL et COSSON, 1973).

7.2.5. Halogènes

La teneur en iode varie au cours de l'année : elle présente une valeur maximale de 1,05 % de la matière sèche en été et minimale de 0,75 % en hiver.

La teneur moyenne en brome a été évaluée à 0,138 % de la matière sèche.

7.2.6. Phosphore

Le taux le plus élevé en phosphore se trouve au niveau du crampon ; il est présent à un degré moindre, à la base de la lame tandis que le pourcentage le plus faible est mesuré à l'extrémité distale de celle-ci (tableau 6). Il existe donc, comme pour les cations mono et divalents, une répartition préférentielle du phosphore à l'intérieur du thalle, ainsi qu'un transport. Celui-ci s'effectue en particulier vers les tissus jeunes et vers l'organe de fixation qui représente un centre d'accumulation.

Par comparaison avec la teneur moyenne en phosphore de l'eau de mer pour le mois de septembre (3 µg/l), le coefficient de concentration dans cette algue est de l'ordre de 10^5 .

Niveau de l'échantillonnage	Teneur en P (mg/g poids sec)
Extrémité distale de la lame	2,10
Milieu de la lame	2,25
Base de la lame	4,03
Zone stipo-frondale	3,42
Milieu du stipe	2,34
Base du stipe	2,44
Crampon	4,71

Tableau 6 : Teneurs en phosphore de Laminaria digitata, en fonction des régions morphologiques. (FLOC'H et PENOT, 1971).

7.2.7. Oligoéléments

Zinc : 5,40 µg/g de poids sec
 Cuivre : 1,60 µg/g de poids sec
 Manganèse : 0,33 µg/g de poids sec
 Arsenic : 0,05 à 5,55 µg/g de poids sec

7.3. Matières organiques

7.3.1. Glucides

7.3.1.1. Cellulose

Les résidus insolubles d'un extrait de Laminaria digitata sont constitués de 74 % de cellulose. Cette teneur varie au cours de l'année et s'avère différente pour le stipe et la lame (figure 22) :

- stipe : deux maxima, en mars et en août,
- lame : un maximum en mars-avril.

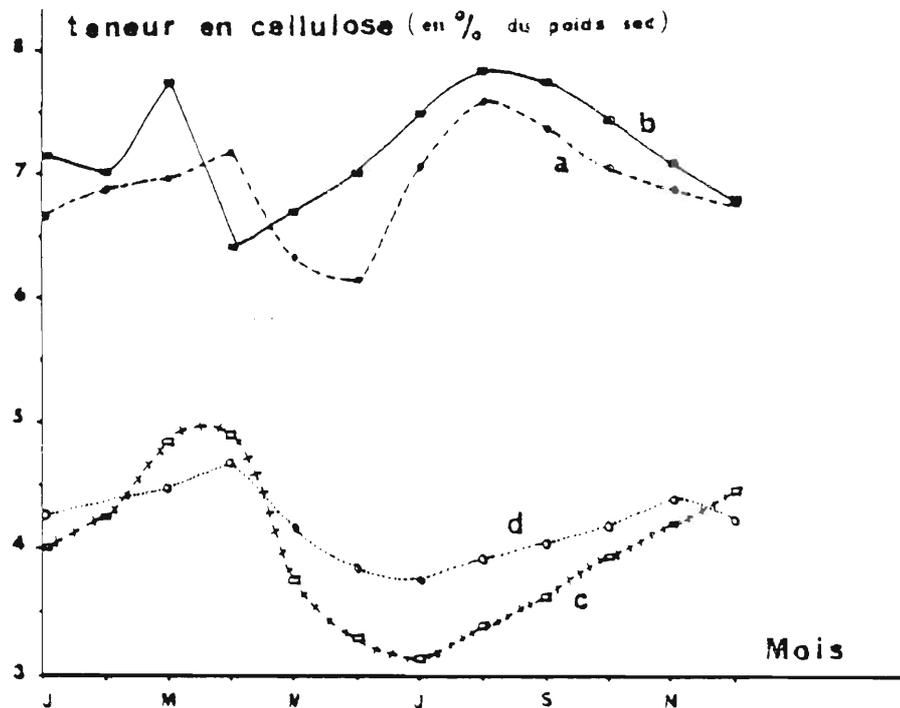


Figure 22 : Variations saisonnières de la teneur en cellulose de Laminaria digitata (d'après BLACK, 1950b) :

- dans le stipe d'algues récoltées :
 - a : sur une côte exposée
 - b : sur une côte abritée
- dans la lame d'algues récoltées :
 - c : sur une côte abritée
 - d : sur une côte exposée

7.3.1.2. Fucoïdine

Il s'agit d'une substance extraite du mucilage lui-même constitué d'un mélange de différents oses dans les proportions suivantes (exprimées en pourcentage du mélange obtenu par hydrolyse acide) :

- fucose	: 57	- xylose	: 10
- arabinose	: 14	- mannose	: 9
- galactose	: 10		

7.3.1.3. Mannitol

La teneur en mannitol varie selon :

- l'époque,
- le faciès : sur une côte abritée, elle varie de 3 à 27 % de la matière sèche avec un maximum en juin ; sur une côte exposée, de 6 à 27 % avec un maximum en août (tableau 7).
- le lieu de récolte : un maximum en septembre en Norvège alors qu'il se situe en juin en Bretagne.
- la profondeur : c'est ainsi que dans la lame, elle passe de 23 % du poids sec pour des algues récoltées à 2 m, à 27 % pour des algues récoltées à 8 m et s'abaisse à 13 % pour celles provenant d'une profondeur de 14 m. La teneur en mannitol apparait donc sensiblement influencée par la profondeur.

époque de récolte		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Ricard (1930)	état des thalles teneur	-	st. 6,5	st. 10,5	st. 9,5	st. 27	st. 28,9	st. 20,2	fert. 16,2	fert. 17,6	fert. 19,2	fert. 10,3	st. 14,2
Black (1948)	côte abritée	4 à 5	4,5 à 6	6,5 à 9	13,5 à 15	21,5 à 22,5	23,5 à 27	20 à 21	19 à 20	20 à 22	18 à 19	15,5	3 à 7
	côte exposée	6,5 à 9	6 à 7	5,5 à 6,5	8,5 à 9,5	17 à 19	20 à 24	19 à 25	17 à 27	8 à 25	21 à 26	13	9
Haug et Jensen (1956)	Nord de la côte norvégienne	6 à 10	4 à 6,5	4	4	5	10	11	16	15	16,5	14	9 à 11
	Sud de la côte norvégienne	4 à 6	3,5 à 7	4	6	4	9	15	15	16,5	13	12,5	9
Carsen (1969)	côtes de Bretagne	-	-	-	10,2	9,4 à 13,8	17,2 à 17,7	13,4 à 17	16,3 à 19,5	15,4 à 17,5	12,6 à 14,3	-	-

Tableau 7 : Teneur en mannitol de Laminaria digitata (st. : thalles stériles ; fert. : thalles fertiles) (GAYRAL et COSSON, 1973).

7.3.1.4. Laminarine

De même que pour le mannitol, les teneurs en laminarine varient en fonction de l'époque, du faciès, du lieu de récolte, de l'état des thalles. Il n'existe pas de données en fonction de la profondeur. Ces teneurs sont comprises entre 0 et 45 % de la matière sèche avec un maximum en été (tableau 8).

Mois	Ricard (1930)		Black (1948)		Haug et Jensen (1956)	
	état des thalles	teneur	côte abritée	côte exposée	Nord de la côte norvégienne	Sud de la côte norvégienne
J	-	-	0-2	0	2-2,5	4-5
F	st.	0	0	0	1-2	3,5
M	st.	0	0	0	1	2
A	st.	0	0-3	0	0	1
M	st.	0	5-6	0-2	1,5	1
J	st.	0	12-14	3-6	4	2
J	st.	traces	11-25	8-25	10	12
A	fert.	42,3	6,5-24	2-10	11	5
S	fert.	27	13-15,5	2,5-8	18	10
Fin S	fert.	11	-	-	-	-
O	fert.	18,7	24	6	12,5	13
N	fert.	4,7&1,7	16	0-7	7	11
D	st.	0	8	0-3	4,5	7

Tableau 8 : Teneur en laminarine de Laminaria digitata exprimée en pourcentage de matière sèche (st. : thalles stériles ; fert. : thalles fertiles).

(GAYRAL et COSSON, 1973).

7.3.1.5. Acide alginique

La teneur en acide alginique passe par un maximum au printemps et un minimum en fin d'été (figure 23). Une étude plus fine montre que différents paramètres ont une influence sur la teneur des tissus en cette substance :

- niveau des tissus et état phénologique : la teneur varie dans le stipe et la lame. En moyenne, la concentration est plus forte dans le stipe. Les maxima et minima sont observés en même temps (figure 23). Les thalles stériles renferment plus d'acide alginique que les thalles fertiles (tableau 9),

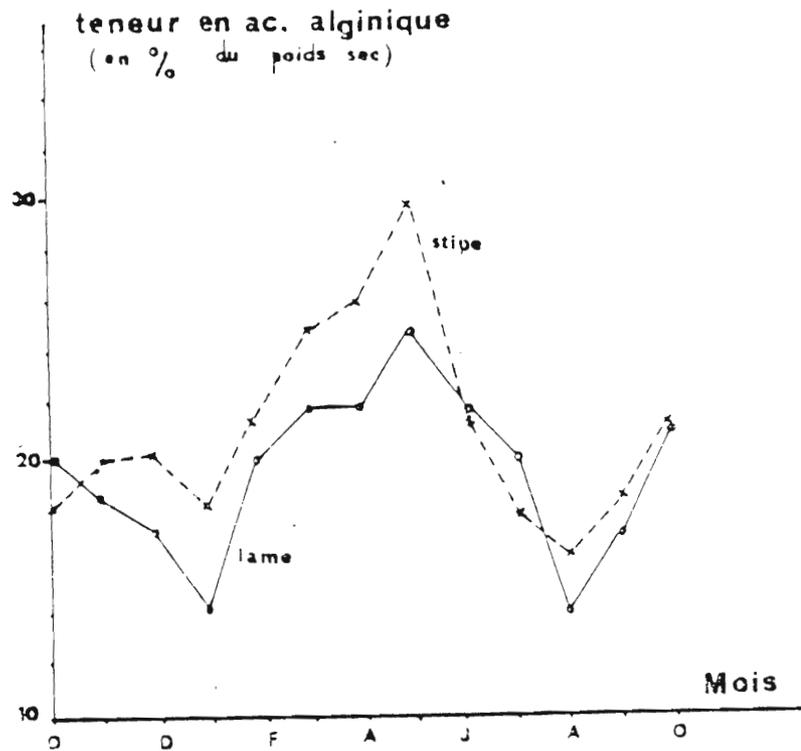


Figure 23 : Variations saisonnières de la teneur en acide alginique (d'après PEREZ, 1967 in GAYRAL et COSSON, 1973).

M o i s		Novembre	Novembre	Décembre	Décembre
A l g u e		fertile	stérile	fertile	stérile
Lame	zone terminale	10,11	16,40	8,26	13,64
	zone subterminale	17,86	17,12	13,50	14,33
	zone de croissance	33,10	32,57	36,87	35,68
Stipe	zone apicale	32,16	32,23	25,12	24,03
	zone moyenne	19,35	18,11	17,03	17,27
	zone basale	13,40	14,12	8,92	10,20

M o i s	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août
Lame stérile	20,2	18,1	17,3	14,2	20,1	21,8	21,6	26,1	22	20	14
Lame fertile	15,9	14,1	14,3	11,6	17,6	18	18,6	20,1	20,1	17	12

Tableau 9 : Variations de la teneur en acide alginique avec le niveau des tissus et leur état stérile ou fertile (d'après PEREZ, 1967) (Teneurs exprimées en pourcentage de poids sec dans les deux tableaux) (in GAYRAL et COSSON en 1973);

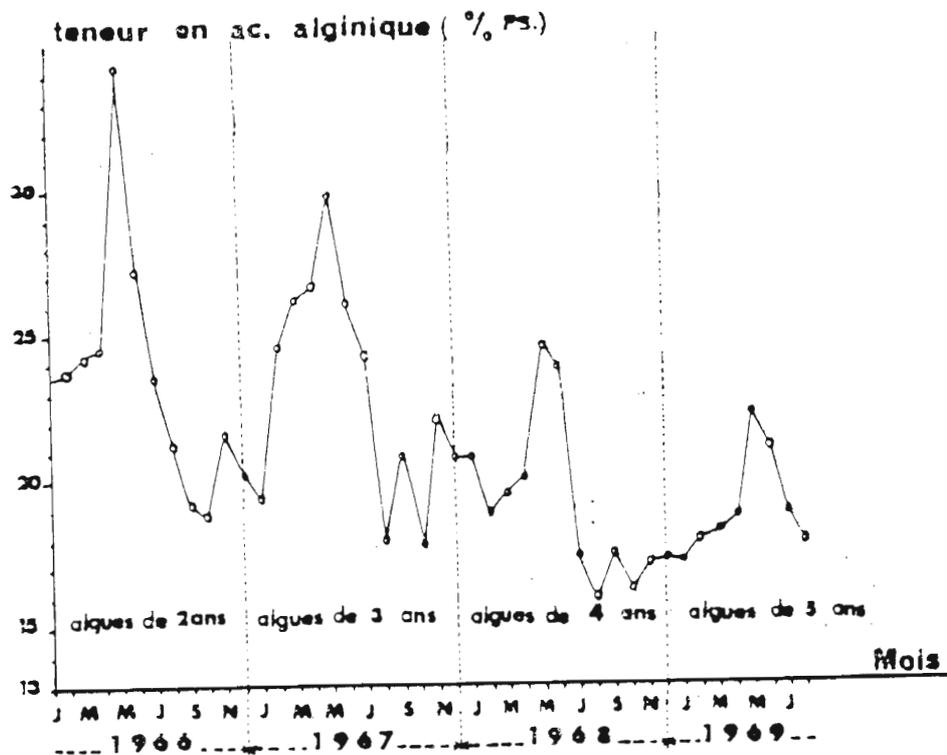


Figure 24 : Variations de la teneur en acide alginique de la lame au cours de la vie de *Laminaria digitata*, dans la zone infralittorale supérieure des côtes du Calvados (d'après PEREZ, 1970a in GAYRAL et COSSON, 1973).

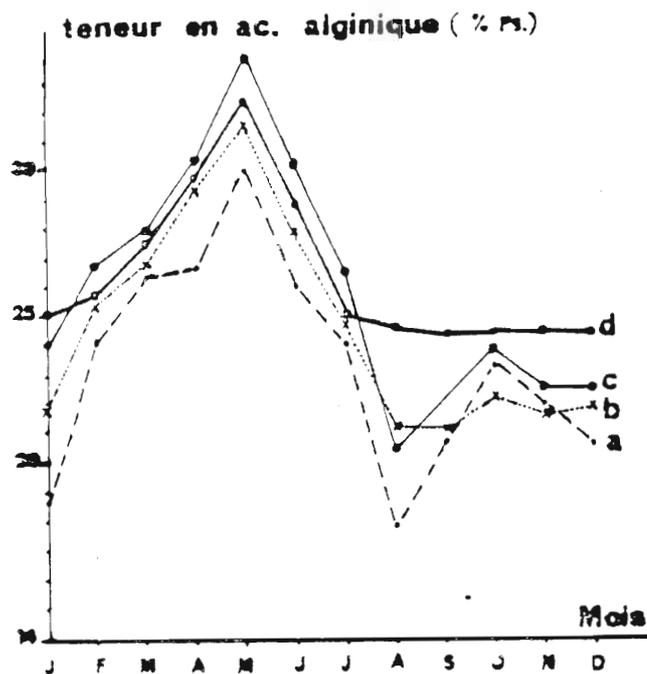


Figure 25 : Variations au cours de l'année de la teneur en acide alginique de la lame de *Laminaria digitata* en quelques points de la Manche méridionale (d'après PEREZ, 1970a).
 a : rocher du "Quihot" (Calvados) ; b : cap Lévy (Cotentin) ; c : Porspoder (Finistère) ; d : Ver-sur-Mer (Calvados) par 4 m de fond (in GAYRAL et COSSON, 1973).

- âge des thalles : la teneur globale décroît avec l'âge (fig. 24),
- biotope : des thalles de 3 ans stériles, pris en différents points des côtes de la Manche, à différentes profondeurs, présentent des variations de leur teneur en acide alginique, la plus élevée étant observée chez des algues de profondeur (figure 25).
- Viscosité de l'acide alginique :
cette propriété est très importante au point de vue qualité marchande de l'acide alginique. La viscosité est maximale en décembre et décroît jusqu'à un minimum pour des algues récoltées en septembre, quelque soit l'âge des thalles considérés. Toutefois, cette viscosité est toujours plus grande pour des thalles de 2 ans que pour des thalles plus âgés (figure 26). Cette viscosité ne diffère pas pour des algues prélevées dans différentes stations de la Manche. Le rapport M/G se situe entre 1 et 1,4 (CECA).

7.3.2. Protéines et acides aminés

La teneur en protéines présente un maximum en mars-avril (14 % dans la lame et 11 % dans le stipe) (figure 27). Elle varie en fonction de la région morphologique considérée ; il existe, comme pour l'azote, un gradient de concentration croissante basipète (tableau 10) qui est moins évident pour les acides aminés (tableau 11).

7.3.3. Lipides

Le fucostérol, lipide présent en plus grande quantité, représente 0,10 à 0,14 % du poids sec. Trois autres stérols aux teneurs moindres sont présents :

- fucostérol	74 %
- 2-4 méthylène cholestérol	20 %
- saringostérol	4 %
- cholestérol	1 %

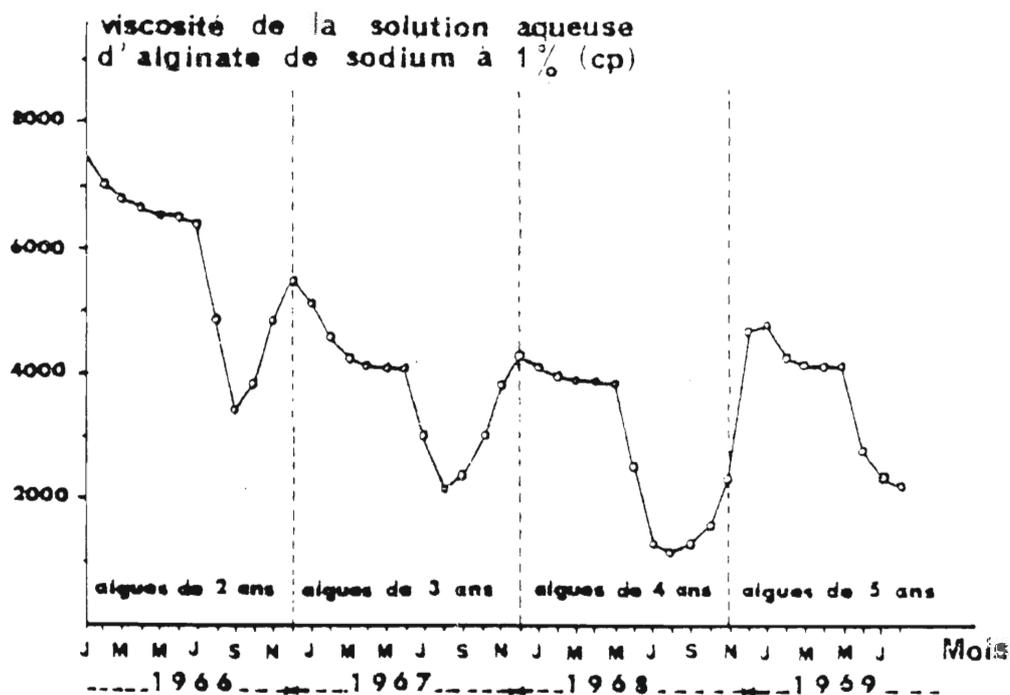


Figure 26 : Variations dans le temps de la viscosité de la solution aqueuse à 1 % d'alginate de sodium extraite à partir de lames de *Laminaria digitata* (d'après PEREZ, 1970a in GAYRAL et COSSON, 1973).

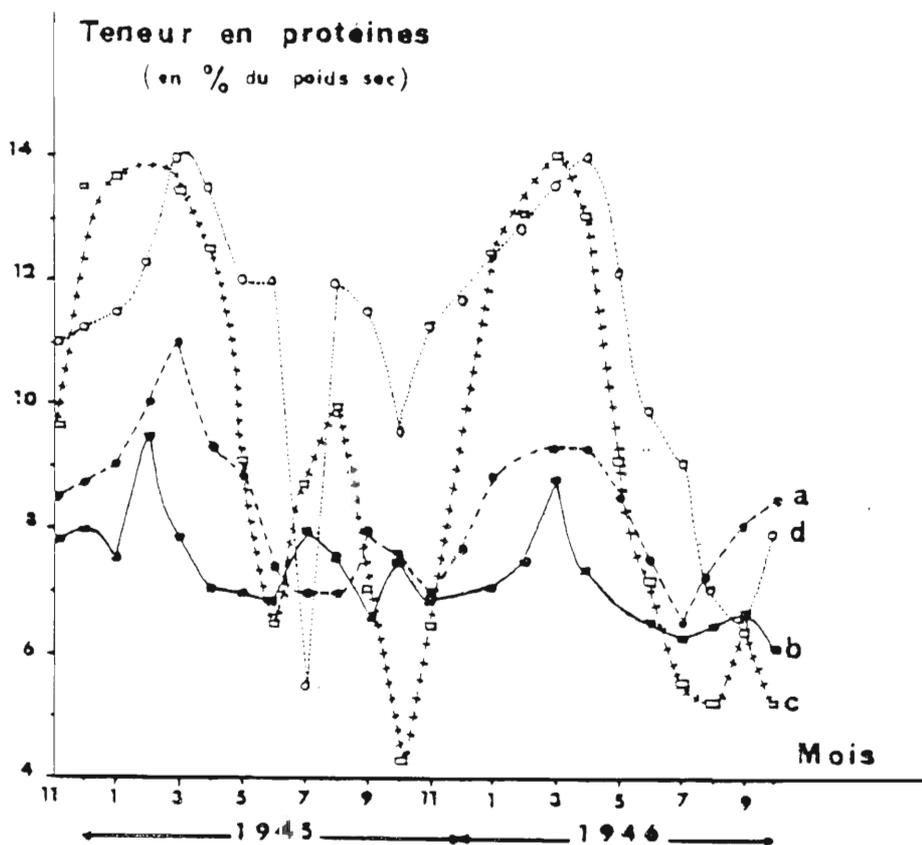


Figure 27 : Variations saisonnières de la teneur en protéines de *Laminaria digitata* (d'après BLACK, 1948) :
- dans le stipe d'algues récoltées :
 a : sur une côte exposée b : sur une côte abritée
- dans la lame d'algues récoltées :
 a : sur une côte abritée b : sur une côte exposée
(d'après GAYRAL et COSSON, 1973).

ECHANTILLONS ANALYSES	DESIGNATION	PROTEINES
<i>Laminaria digitata</i> (mai 1976)	Lames	9,00
	Stipes	9,31
	Hapteres	12,06

Tableau 10 : Taux de protéines dans les lames, les stipes et les hapteres de Laminaria digitata (% en poids sec (AUGIER et SANTIMONE, 1978)).

ACIDES AMINÉS		ACIDES AMINÉS PROTÉINIQUES		
		HAPTERES	STIPES	LAMES
Acides monoaminés monocarboxyliques	Alanine	0,860	1,012	1,314
	Glycine	0,505	0,334	0,384
	Valine	0,573	0,304	0,376
	Leucine	0,557	0,385	0,484
	Isoleucine	0,347	0,204	0,244
Acides monoaminés dicarboxyliques	Acide glutamique	1,093	0,863	0,847
	Acide aspartique	1,413	0,840	0,783
Acides aminés alcools	Thréonine	0,595	0,334	0,393
	Sérine	0,646	0,307	0,368
Acides diamminés	Arginine	0,408	0,247	0,023
	Lysine	0,849	0,321	0,332
Acides aminés soufrés	Cystéine	0,464	0,382	0,152
	Méthionine	0,077	0,083	0,146
Acides aminés aromatiques	Tyrosine	0,403	0,149	0,137
	Phénylalanine	0,347	0,235	0,286
Acides aminés hétérocycliques	Histidine	0,274	0,192	0,120
	Proline	0,537	0,409	0,335
	Tryptophane	0,213	0,078	0,072
Poids total d'acides aminés pour 100 grammes de poudre lyophilisée		10,20	6,68	6,80

Tableau 11 : Taux d'acides aminés dans les lames, les stipes et les hapteres de Laminaria digitata (% en poids sec) (AUGIER et SANTIMONE, 1973).

7.3.4. Pigments

La composition pigmentaire de Laminaria digitata (comme pour toutes les Phéophycées) est la suivante :

- chlorophylle a et c,
- carotène,
- xanthophylles : violaxanthine, flavoxanthine, néoxanthine, fucoxanthine, néofucoxanthine.

Leurs teneurs sont différentes dans le stipe et dans la lame (tableau 12).

	Caroténoïdes (mg % P.S.)			Rapport <u>Xanthophylles</u> Carotène	Chlorophylles		Rapport <u>Chlorophylles</u> Caroténoïdes
	Total	Carotène	Xantho- phyllés		Longueur d'onde d'absorption max.	Teneur en mg % P.S.	
Fronde	1,6	1,0	0,6	0,60	675 mμ	43,2	27,0
Stipe	0,35	0,14	0,21	1,67	675 mμ	5,9	16,8

Tableau 12 : Teneurs en carotène, xanthophylles et chlorophylles de Laminaria digitata (in GAYRAL et COSSON, 1973).

7.3.5. Autres substances

Plusieurs vitamines ont été détectées dans les tissus de Laminaria digitata : tocophérol (vitamine E) à raison de 9 mg/kl de matière sèche, vitamine B12, biotine, acide nicotinique.

Des substances de croissance ont été mises en évidence (acide indolacétique, kinétines, gibbérellines) et, parmi les enzymes, des carbohydrases. Enfin, certaines substances extraites de Laminaria digitata jouent un rôle antibiotique vis-à-vis de plusieurs espèces bactériennes (tableau 13).

ECHANTILLON			TRAITEMENT			TEST			
DENOMINATION	ORIGINE	SAISON	SECHAGE	BROYAGE	SOLVANTS D'EXTRACTION	FORME TESTEE	DOSE	METHODE	
<u>Laminaria digitata</u>	Angleterre	printemps	0	+	éther	solution	2,0g/ml A.S.	disque (0,1)	
	Baltique		48h t.amb.	+	eau	sol. aqueuse	1,0g/ml A.S.	godet (0,1)	
	Allemagne		+30' à 70°C						
	Mer du Nord	printemps	0	+	0	suspension	0,9g/ml A.F.	godet (0,2)	
	Allemagne					éthanol	solution	5,0g/ml A.F.	godet (0,2)
	Angleterre	hiver	0	0	0	0	chaîlle frais		fragment sur gélose
Angleterre	hiver		0	+	acétone + eau	sol. aqueuse	0,6g/ml A.F.	godet (0,2)	

BACTERIES												REMARQUES	AUTEURS
GRAM +						GRAM -							
19	22	26	30	36	1	2	5	7	11	13			
+				-	+	+	-	+				CHESTERS, 1956	
+				-			-					ROOS, 1957	
-	+		-	-			-					GLAMBITZA, 1963	
+	+		+	+			+				+	acide acryli- que: 0,2mg/2g A.F.	GLAMBITZA, 1970
+		+		+			-			+		activité permanente	HORNSEY, 1970
+												activité permanente maxi en janvier	HORNSEY, 1974

Tableau 13 : Action antibiotique de Laminaria digitata (BIARD, 1980).

0 : absence - : activité non détectée + : activité détectée
() : volume de solution versée dans le godet ou dans le disque.

Liste et numération des espèces microbiennes citées :

Bactéries :

Pseudomonadacées (1. Pseudomonas aeruginosa, 2. Pseudomonas fluorescens).

Entérobactériacées (6. Escherichia coli, 7. Aerobacter aerogenes, 11. Proteus morganii, 13. Proteus vulgaris).

Micrococccadées : (19. Staphylococcus aureus, 22. Sarcina lutea).

Lactoacillacées : (26. Streptococcus pyogenes).

Bacillacées : (30. Bacillus rupeus, 36. Bacillus subtilis).

8. INFLUENCE DE DIFFERENTS FACTEURS

8.1. Facteurs physiques

8.1.1. **Substrat**

Laminaria digitata vit sur les côtes rocheuses en compétition avec Laminaria saccharina et Halidrys siliquosa. Elle s'installe sur blocs.

8.1.2. **Hydrodynamisme**

Laminaria digitata est une espèce de zone moyennement battue et à forts courants. La transplantation de thalles d'un faciès relativement calme dans un faciès battu détermine un changement de forme de la base de la lame qui passe alors de la forme cordiforme à la forme cunéiforme.

8.1.3. **Immersion**

Seule la limite supérieure de la population de Laminaria digitata, découvre aux basses mers de vive eau. Les stipes de thalles vivants en profondeur sont plus grands que ceux des thalles de niveau plus élevé. Ainsi, la longueur moyenne du stipe dans une population située à 4-5 mètres de profondeur est de 30 cm, alors qu'elle n'est que de 12 cm pour des thalles de haut niveau. Les dimensions des lames étant sensiblement les mêmes, la longueur totale des thalles de profondeur est, en moyenne, supérieure à celle des thalles de niveau élevé. De même, le taux de croissance est d'environ 30 % plus élevé à -5 m.

8.1.4. **Température**

Action sur les gamétophytes

La croissance est pratiquement identique entre 10 et 20°C. Des températures supérieures à 20°C semblent provoquer une élimination des gamétophytes femelles qui seraient moins résistants. Les températures élevées (de l'ordre de 15°C) favorisent le développement des formations végétatives aux dépens de la formation des gamètes. En effet, les organes reproducteurs se forment de préférence à des températures basses (2-6°C). Cependant, la production des cellules reproductrices et le développement des zygotes ne sont pas influencés par la température, quand celle-ci est comprise entre 5 et 15°C. La température létale se situe entre 23 et 24°C (tableaux 14 et 15).

Espèces	Lieu de récolte	Sexe	18°C	20°C	21°C	22°C	23°C	24°C
<i>Laminaria digitata</i>	Helgoland	femelle	X	X	X	(X)	-	-
	"	mâle	X	X	X	X	(X)	-
	Halifax	femelle	X	X	X	X	-	-
	"	mâle	X	X	X	X	(X)	-

Tableau 14 : Températures maximales pour la survie des gamétophytes et de *Laminaria digitata* :

X : pas de dommage cellulaire
 (X) : dommage cellulaire mais la croissance reprend si les conditions redeviennent meilleures
 - : mort

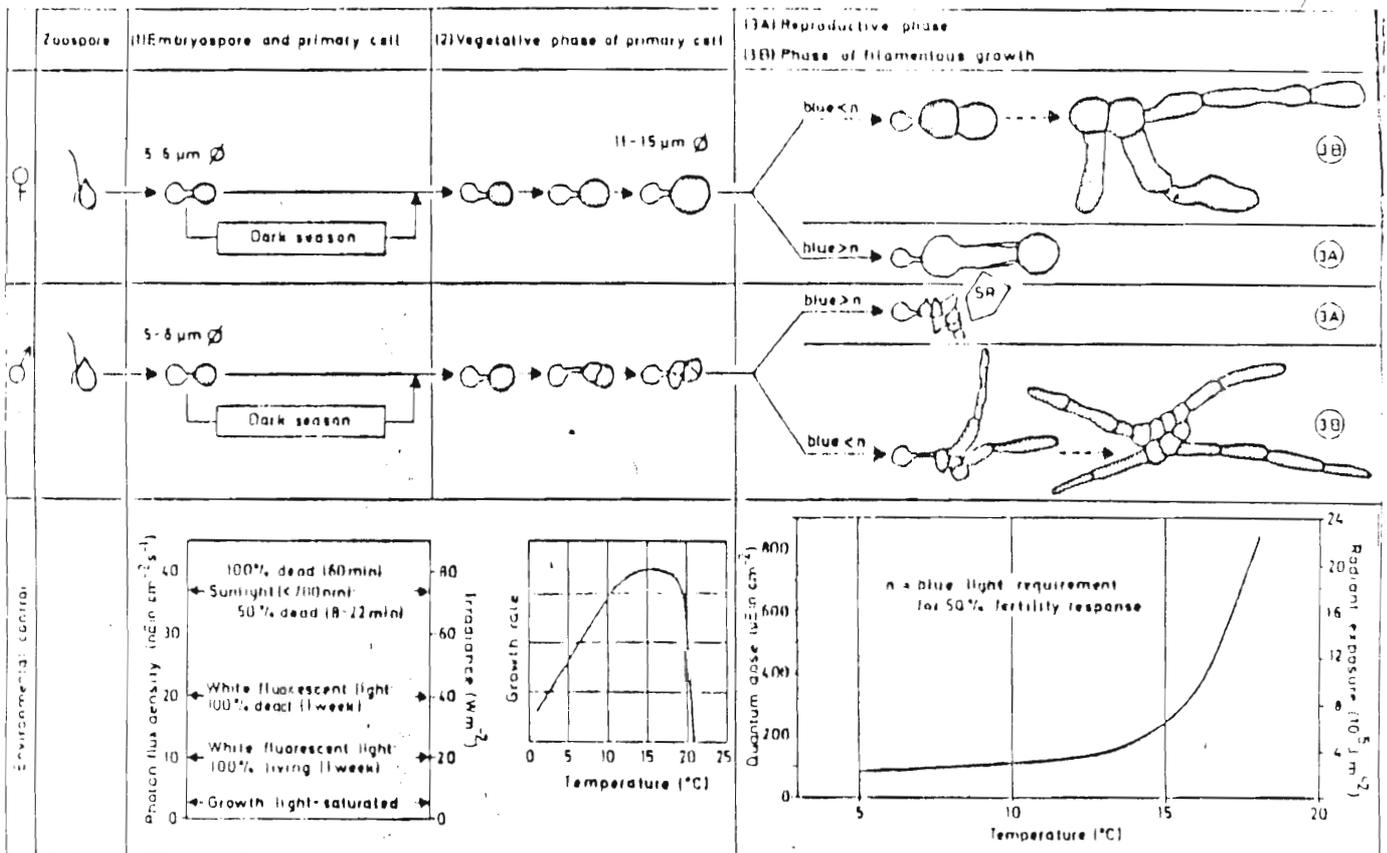


Tableau 15 : Tableau récapitulatif montrant l'influence de la lumière et de la température sur le développement morphologique et les besoins physiologiques pendant la gamétogénèse des Laminaires.

SR : libération de l'antherozoïde et d'une substance attractive dans l'eau (LÜNING, 1980).

Action sur les sporophytes

La période de croissance maximale est légèrement décalée vers l'été pour des populations situées au Nord. La croissance est pratiquement nulle en été chez les populations les plus méridionales alors qu'elle reste appréciable pendant la même saison chez les algues septentrionales. La température devient inhibitrice pour des valeurs supérieures à 18°C et des températures de l'ordre de 23°C sont léthales (figures 28).

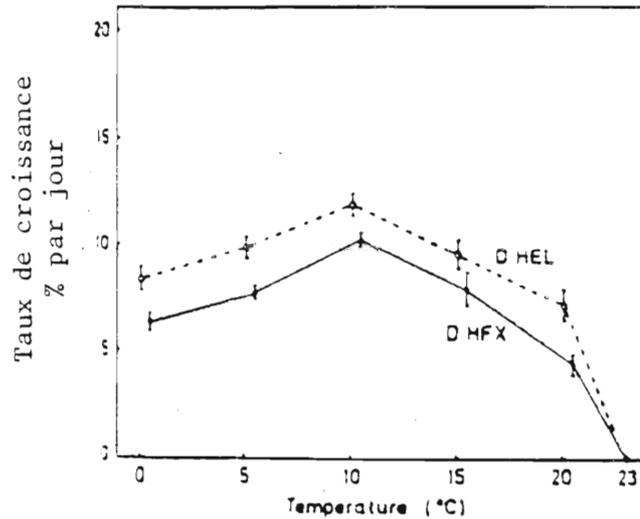


Figure 28 : Taux de croissance de Laminaria digitata en fonction de la température.

D.HEL : Laminaria digitata récoltée à Helgoland (Allemagne)
54°28'N, 7°53'E

D.HFX : Laminaria digitata récoltée en Nouvelle-Ecosse
(Canada) 44°4'N, 63°55'W

(BOLTON et LÜNING, 1982)

8.1.5. Lumière

La germination des spores passe par un maximum pour une intensité lumineuse de 1500 à 4000 lux. Les faibles éclaircements ralentissent la germination. L'intensité lumineuse joue le rôle d'un facteur limitant dans l'extension de l'algue en profondeur.

En ce qui concerne les gamétophytes, lorsque l'intensité lumineuse croît, il y a réduction de la phase végétative et activation de la gamétogénèse. Les valeurs minimales qui assurent la survie des gamétophytes se situent entre 10 à 20 lux ; l'éclairement optimal assurant la maturité est de 500 à 600 lux. Une lumière rouge garde les gamétophytes à l'état végétatif alors qu'une lumière bleue provoque la libération des gamètes (tableau 15 page 45).

La croissance des sporophytes est aussi en relation avec l'éclairement. La croissance optimale de sporophytes monostromatiques est observée pour une intensité de 3500 lux. Une variation de l'optimum d'intensité lumineuse existe en fonction de l'âge de la plantule.

La nature des radiations n'aurait pas d'influence sur le développement.

8.2. Facteurs chimiques

8.2.1. **Salinité**

Laminaria digitata est une espèce très sténohaline. Elle disparaît dans les localités où la salinité s'abaisse au-dessous de 25 ‰.

8.2.2. **Métaux**

8.2.2.1. Cuivre

La germination des spores est peu affectée par le cuivre, sauf pour des doses très fortes de 2 mEq.l^{-1} .

La croissance des gamétophytes mâles ou femelles est très réduite dès que l'on atteint $0,2 \text{ mEq.l}^{-1}$. Les doses de $0,02 \text{ mEq.l}^{-1}$ entraînent déjà une réduction du taux de ramification, surtout sensible chez le gamétophyte mâles. Pour des concentrations de $0,2$ et $0,4 \text{ mEq.l}^{-1}$, les cellules présentent de grandes vacuoles, colorées en bleu-vert, qui pourraient être la manifestation d'une accumulation de cuivre, moyen de lutte contre l'intoxication. Le facteur de concentration du cuivre par l'algue, par rapport à l'eau de mer, peut atteindre 2285.

8.2.2.2. Zinc

La croissance du sporophyte de Laminaria digitata n'est réduite que pour des doses relativement fortes de zinc ($0,05$ à $0,2 \text{ } \mu\text{g.l}^{-1}$) et inhibée à la dose de $0,5 \text{ } \mu\text{g.l}^{-1}$. L'algue peut accumuler le zinc avec un facteur de concentration, par rapport à l'eau de mer, de 2455.

8.2.2.3. Cadmium

La germination est très sensiblement réduite pour des doses de l'ordre de $0,325 \text{ mEq.l}^{-1}$. La comparaison entre l'action du cuivre et celle du cadmium montre que, pour obtenir une réduction de 50 % de la croissance, il faut $0,24 \text{ mEq.l}^{-1}$ de cuivre et $0,52 \text{ mEq.l}^{-1}$ de cadmium.

La fertilité des gamétophytes femelles est inhibée totalement par le cadmium alors que celle des gamétophytes mâles est augmentée par de faibles doses (de $6,5$ à $65.10^{-3} \text{ m.Eq.l}^{-1}$).

8.2.2.4. Mercure

La germination est ralentie par des doses inférieures à $0,74.10^{-3} \text{ mEq.l}^{-1}$; au-delà, elle est pratiquement inhibée.

L'action du mercure sur la croissance des gamétophytes des deux sexes est très marquée pour des doses relativement faibles par rapport à celles observées pour le cuivre ou le cadmium. Une réduction de 50 % de la croissance est obtenue pour une concentration de $0,7.10^{-3} \text{ mEq.l}^{-1}$ (soit une dose 300 fois plus forte que pour le cuivre et le cadmium). La fertilité est très diminuée par le mercure.

8.2.2.5. Conclusion

Par rapport aux doses nécessaires pour réduire de moitié la croissance des gamétophytes, les concentrations relevées dans la nature et aux endroits les plus pollués (en 1976), sont environ 100 fois inférieures pour le cuivre, 30 fois pour le mercure, 6000 fois pour le cadmium. Actuellement, le mercure seul semble préoccupant. Cependant il faut bien noter que Laminaria digitata est capable d'accumuler les éléments métalliques à des concentrations très élevées, sans pour autant ralentir sa croissance. Mais cette algue s'insérant dans des chaînes alimentaires pourrait apporter des éléments toxiques en quantité dangereuse pour les organismes animaux et pour l'homme.

8.2.3. **Autres facteurs**

Laminaria digitata disparaît au profit de Laminaria saccharina chaque fois que l'apport des matières organiques et des alluvions (au voisinage de l'embouchure des rivières en particulier) s'élève.

Les hydrocarbures augmentent la perméabilité membranaire et provoquent la dégradation de l'algue par fuite d'électrolytes.

9. IMPORTANCE ECONOMIQUE

9.1. Densité et biomasse

Calvados : les densités moyennes varient de 11 à 26 individus/m² et les biomasses moyennes de 1,3 à 4,7 kg/m².

Cotentin : densités moyennes de 10 à 36 individus/m² - biomasses moyennes de 3,5 à 13,6 kg/m².

Côtes bretonnes : densités moyennes de 20 à 25 individus/m².

Nouvelle-Ecosse : la biomasse atteint 16 kg/m².

Norvège : la biomasse varie de 2 à 38 kg/m².

9.2. Récolte

9.2.1. Méthodes de récolte

Les méthodes suivantes sont utilisées :

1. récolte d'épaves,
2. récolte des algues à marée basse par coupe au niveau des stipes,
3. récolte des thalles en place en profondeur :

- par arrachage au moyen d'un appareil placé à bord du bateau. Cet appareil, composé d'une longue tige métallique pourvue d'un bras circulaire à son extrémité, est animé d'un mouvement de rotation qui a pour effet d'enchevêtrer les thalles et de les arracher en constituant des bottes qui sont remontées lorsque leur volume est suffisant (figure 29),

- par plongeurs sous-marins qui effectuent la coupe des stipes.

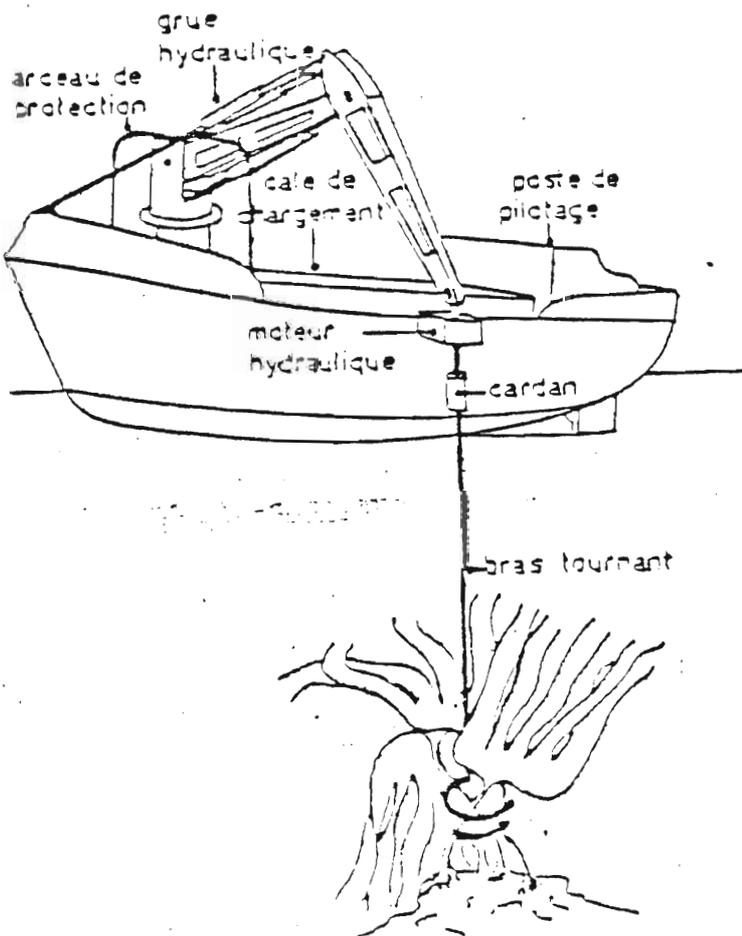


Figure 29 : schéma d'un bateau goémonier mécanisé.

9.2.2. Séchage et stockage

La méthode la plus ancienne est toujours pratiquée. Elle consiste à étaler les récoltes sur la dune, mais il faut protéger alors les algues des pluies. Cette méthode, qui demande une manutention importante, a en outre l'inconvénient de devoir être limitée à la période de l'année présentant un ensoleillement suffisant.

Pour ces raisons, les méthodes artificielles sont maintenant les plus usitées. Elles consistent à placer les algues dans des enceintes chauffées et ventilées. Une intéressante variante de cette méthode générale est utilisée en Norvège. Les thalles sont chauffées à température élevée pendant un temps très bref ("flash drying"). Ce traitement efficace a cependant l'inconvénient de diminuer la viscosité de l'alginate extrait ultérieurement. Cet inconvénient existe d'ailleurs à des degrés divers avec toutes les méthodes de chauffage (figure 30).

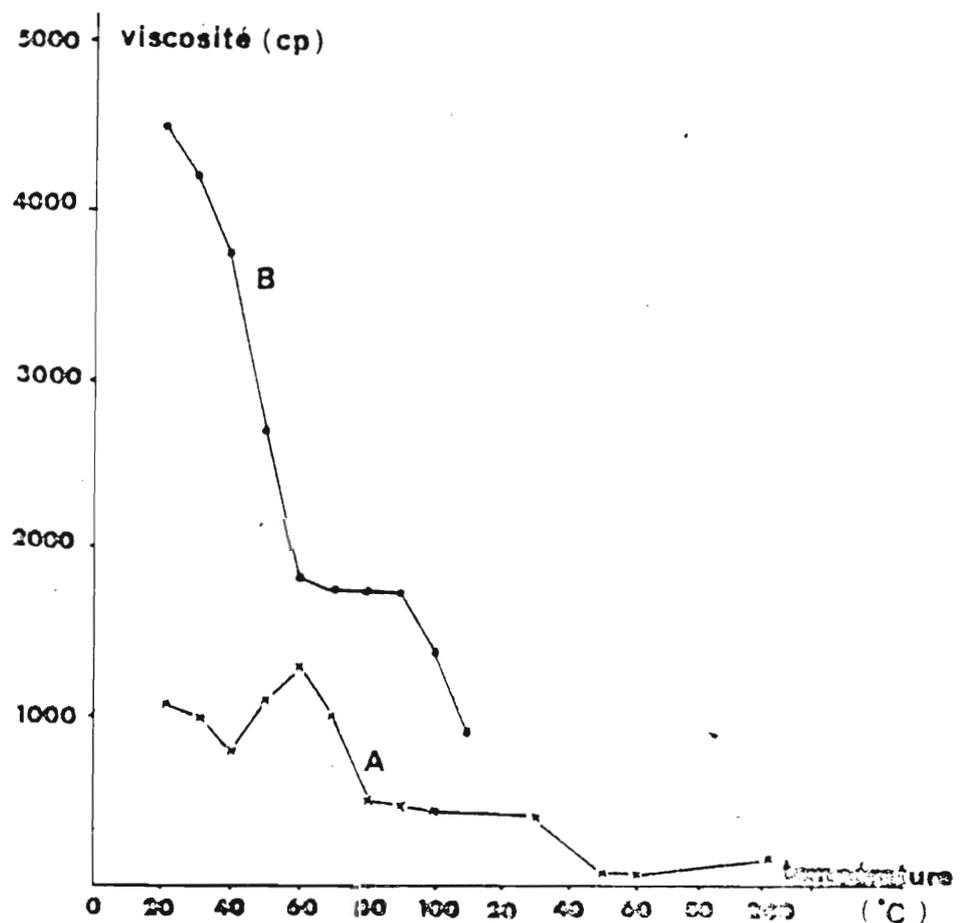


Figure 30 : Variation de la viscosité de l'alginate de sodium en fonction de la température utilisée pour le séchage des Laminaires.

A. : dans le cas d'un séchage sans ventilation

B. : dans le cas d'un séchage avec ventilation

Les algues fraîches peuvent être conservées dans des solutions de divers produits comme la métabisulfite, le trichlorophénol, le pentachlorophénol, l'eau de mer formolée à 5 % et sursalée à 55 ‰. Elles peuvent aussi être maintenues dans des atmosphères renfermant de l'anhydride sulfureux. Ces méthodes ont l'avantage de ne pas modifier la viscosité de l'alginate.

Une conservation en mode anaérobie a également été préconisée ; un ensilage des algues est effectué dans une enceinte close où sont créés des conditions telles qu'une fermentation se développe, abaisse le pH et, de ce fait, bloque la suite du processus.

9.2.3. Repeuplement

Si on compare l'évolution et le rendement d'aires exploitées par les méthodes de coupe de stipe ou d'arrachage, avec des aires voisines non exploitées, il s'avère qu'au bout de 18 à 20 mois les densités de peuplement des aires exploitées par l'une ou l'autre des méthodes sont redevenues identiques à celles des aires témoins. Cependant, la biomasse y est plus faible (figure 31).

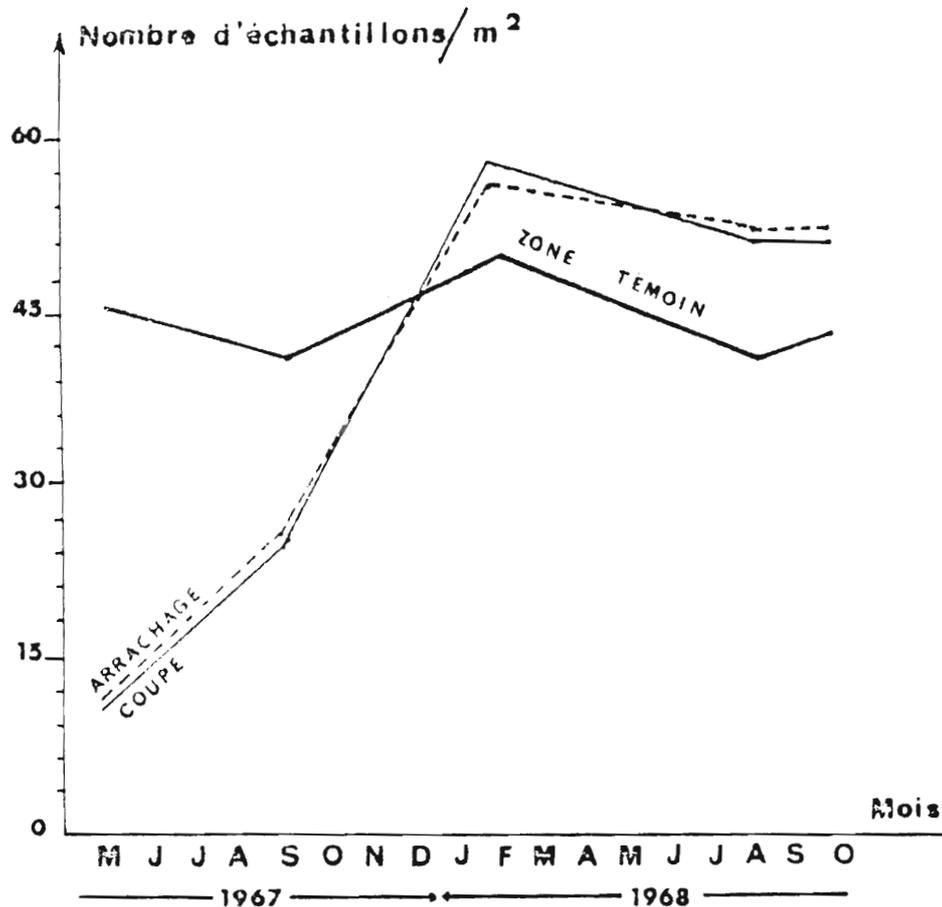


Figure 31 : Evolution des densités de repeuplement d'aires préalablement exploitées (GAYRAL et COSSON, 1973).

9.2.4. Règlements officiels

La législation varie avec le pays considéré. Pour la France, les règlements distinguent les cas suivants :

1. algues de rive : les Laminaires de rive ne peuvent être exploitées que pour des usages industriels. L'exploitation peut être faite chaque année à deux reprises à partir du 1er avril, les époques étant fixées en chaque lieu par arrêté municipal. L'arrachage est interdit ; la coupe n'est autorisée que le jour.

2. Laminaires de profondeur : la coupe par des moyens mécaniques ou avec l'intervention de plongeurs n'est possible qu'avec une autorisation délivrée par le Directeur de l'Inscription Maritime du lieu considéré. Des arrêtés ministériels peuvent limiter les époques de récolte dans une région donnée.

3. algues en épave : pour les épaves le ramassage est, en principe, libre ; il peut être limité localement par des arrêtés municipaux.

En-dehors des règlements nationaux qui ont pour objet l'exploitation de Laminaria digitata, il n'existe pas, à l'heure actuelle, de pratiques de culture artificielle à grande échelle, ni d'aménagements particuliers du milieu marin propres à favoriser le développement de cette algue, bien qu'en différents endroits, des cultures expérimentales sur cordages immergés en mer donnent de bons résultats.

9.3. Production

En 1981 les principales productions d'algues brunes (en tonnes de produit frais) étaient les suivantes :

France	:	30 000 tonnes	U.S.A.	:	50 000 tonnes
Norvège	:	150 000 tonnes	Corée	:	330 000 tonnes
Chine	:	1 320 000 tonnes	Mexique	:	20 000 tonnes
Japon	:	260 000 tonnes			

Pour la France, les tonnages de Laminaires récoltées sont communiqués chaque année par le Comité Interprofessionnel des Algues Marines (Brest) ; 95 % de la production sont assurés par le Finistère Nord. Une augmentation appréciable de la production a lieu depuis 1982 (tableau 16 et figure 32).

Les prix pratiqués en 1984 sont de 1400 F la tonne sèche et 177 F la tonne fraîche (tableau 17).

9.4. Utilisations

9.4.1. **Engrais**

Cette utilisation, relativement importante, n'est effective que dans la mesure où des thalles de Laminaria digitata sont récoltés en épaves avec d'autres espèces et entrent dans la composition du "goémon" employé comme engrais dans les régions proches du littoral.

9.4.2. **Alimentation**

Laminaria digitata est pratiquement sans intérêt dans l'alimentation humaine directe et dans celle des animaux.

9.4.3. **Utilisation industrielle**

9.4.3.1. Soude et iode

Ces deux utilisations sont mentionnées à titre historique. En effet, l'extraction de la soude a pratiquement cessé à la fin du 18^e siècle, supplantée par des procédés chimiques plus rentables ; l'extraction de l'iode a eu une grande importance au 19^e siècle et n'a cessé qu'au cours du 20^e siècle, lorsque l'iode a été extrait industriellement dans des conditions plus avantageuses en tant que sous-produit du traitement des nitrates des mines du Chili.

Actuellement, trois produits d'un très grand intérêt industriel sont extraits de Laminaria digitata. Ce sont, par ordre d'importance décroissante : l'acide alginique, le mannitol et la laminarine.

Algues	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983
- Laminaires sèches	5.497	4.384	5.082	4.085	3.809	3.453	1.797	330	770	652	2.357	39	58
- Laminaires fraîches en coupe	592	275	183	1.097	8.627	8.201	15.754	29.205	27.135	30.383	27.048	41.104	46.872
- Laminaires fraîches d'épaves	-	-	-	549	788	396	219	23	-	-	-	-	-
Soit au total conver- tis en vert	28.077	22.195	25.593	24.267	31.612	27.446	25.834	31.000	30.900	33.644	29.905	41.297	51.707
Soit au total conver- tis en sec (:5)	5.615	4.439	5.118	4.413	5.691	5.172	4.991	5.194	6.180	5.728	5.981	8.260	12.927

Tableau 16 : Production, tonnages des Laminaires récoltées (CIAM, 1971-1973).

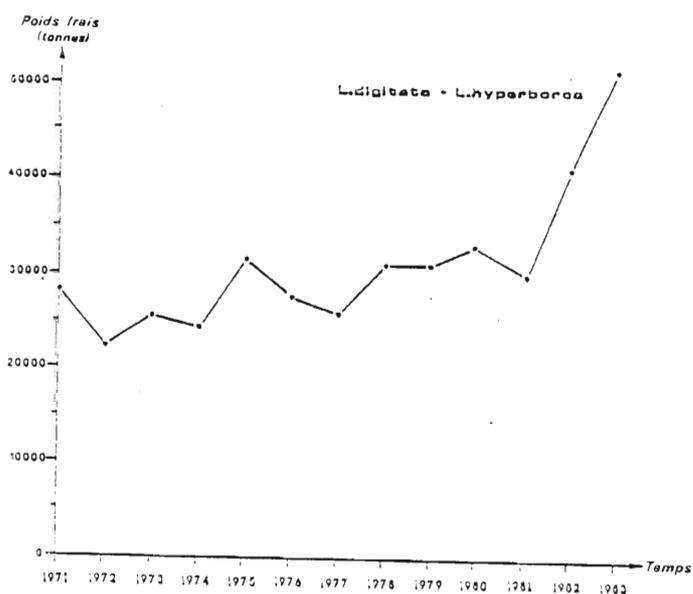


Figure 32 : Evolution de la production de Laminaires de 1971 à 1983 (CIAM, 1971-1983).

9.4.3.2. Acide alginique

La production des usines CECA augmente depuis 1976 (546 tonnes d'acide alginique anhydre) pour atteindre 870 tonnes en 1980 et devrait passer à 1404 tonnes en 1985 (figure 33), soit l'équivalent de la production du Japon en 1970. Les besoins de l'industrie en acide alginique semblent en voie d'accroissement en raison de la multiplicité des usages industriels de ce produit. L'acide alginique intervient essentiellement comme agent épaissant et stabilisateur. Sa qualité primordiale réside dans son degré de viscosité. Il permet la réalisation de produits très résistants aux hautes températures. Associé à la cellulose, il contribue à l'obtention de composés ininflammables et excellents isolants. Outre son utilisation classique dans les industries alimentaires, pharmaceutiques, textiles ... (tableau 18), l'acide alginique peut servir :

en médecine :

- neutralise les oxydes de fer et permet ainsi de traiter certaines maladies consécutives à l'absorption massive de ce métal,

- fixe le strontium radioactif ingéré par l'homme par l'intermédiaire de nourriture végétale et constitue ainsi la meilleure thérapeutique préventive et curative utilisée contre les contaminations par le strontium 90. Les alginates dérivés de Laminaria digitata se classent parmi les plus efficaces dans ce domaine,

dans l'industrie cinématographique, mélangé à la gélatine, l'acide alginique retarde le point de fusion de cette dernière.

9.4.3.3. Mannitol

Laminaria digitata est utilisée avec d'autres algues brunes pour la production du mannitol. Cette substance a de nombreux usages industriels ; elle entre en effet dans la composition de certaines spécialités pharmaceutiques, dans la fabrication de peinture, de vernis, de papiers, de plastiques, de résines. Le mannitol est aussi utilisé en pyrotechnie.

9.4.3.4. Laminarine

Ce polysaccharide est un anticoagulant. Il est, dans certains cas, employé pour remplacer l'héparine. La laminarine pourrait, en outre, se substituer au talc.

Espèces	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
Laminaires :							
- sèches (27 %)	810,00*	950,00	1.100,00	1.000,00	1.200,00	1.300,00	1.400,00
(27 à 30 %)	760,00*	890,00	935,00	935,00	1.130,00	1.225,00	1.320,00
- fraîches de coupe	120,00*	140,00	147,00	147,00	155,00	168,00	177,77
- épaves (vertes)	110,00	-	137,00	-	144,00	-	162,00

* : Prix réellement pratiqués en 1978 :

Laminaires sèches (27 %) : de 810,00 F à 960,00 F

Laminaires sèches (27 à 30 %) : de 760,00 F à 890,00 F

Tableau 17 : Evolution des prix pratiqués pour la vente des Laminaires (en francs/tonne) (CIAM, 1971-1984).

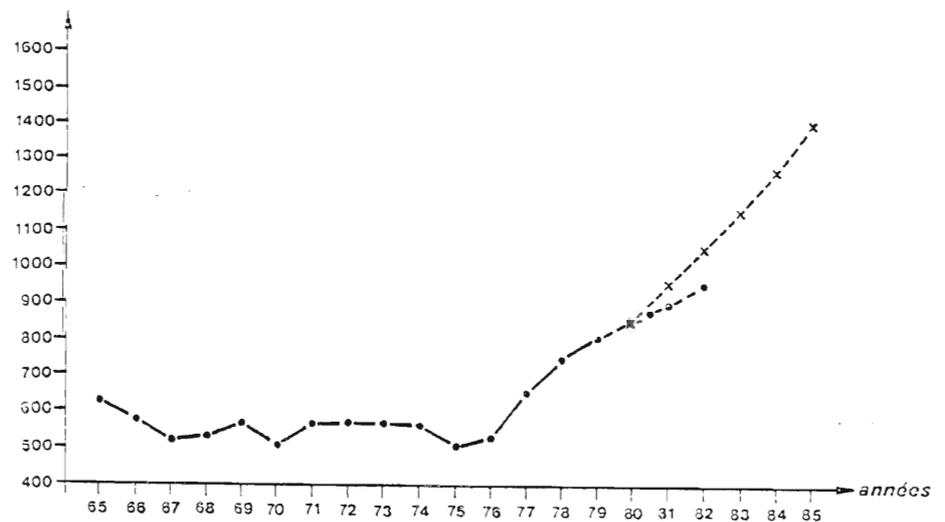


Figure 33 : Evolution de la production d'alginate par les usines CECA de 1965 à 1985, exprimée en tonnes d'acide alginique anhydre. (CIAM, 1981).

INDUSTRIES	ROLE DE L'ACIDE ALGINIQUE
Savonneries	Stabilisateur d'émulsions et de suspensions; agent épaississant et adoucissant dans les crèmes à raser et les savons en pâte. Epaississant dans les détergents. Améliorant des savons et des savonnets.
Fabriques de cosmétiques	Stabilisateur d'émulsions. Adoucissant et épaississant des produits de beauté (crèmes, rouges à lèvres, fonds de teint) et des pâtes dentifrices.
Industries pharmaceutiques	Stabilisateur d'émulsions. Epaississant et hémostatique dans les pommades. Agglomérant dans les comprimés. Gélifiant dans les pâtes à empreintes dentaires.
Industries alimentaires	Stabilisateur, empêche la formation des cristaux dans les crèmes glacées. Panificateur dans la biscuiterie. Epaississant et stabilisateur dans les confitures, les jus de fruits, les sauces (moutarde, mayonnaise). Agent épaississant dans les potages. Agent clarifiant des vins et des bières. Agent favorisant la décantation rapide des jus de première carbonation dans la sucrerie.
Industries textiles	Agent intervenant dans la synthèse des fibres textiles. Epaississant des pâtes d'impression, épaississant et stabilisateur de teintures. Agent d'imperméabilisation. Agent plastifiant et filmogène.
Tanneries	Stabilisateur de suspensions de pigments et de produits de "nourrissage"; agent d'apprêt et de "finissage".
Fabriques de produits d'entretien	Agent épaississant des pâtes à récurer et des pâtes à chaussures dont il augmente l'adhésion; agent de suspension, de dispersion, de stabilisation dans les produits à récurer et à polir ainsi que dans les cires.
Fabriques de papiers et papiers-peints	Stabilisateur de la caséine et des amyloacés destinés au papier baryté; sert au finissage des surfaces et à l'agglomération des fibrilles. Facilite le collage, épaissit et stabilise les colles, maintient les pigments en suspension; épaissit les résines vinyliques. Colloïde protecteur et filmogène, limite la pénétration.
Fabrique de peintures	Stabilisateur d'émulsions et de suspensions.
Industries chimiques (insecticides, colles, résines, latex, caoutchouc, liège, goudron)	Agent épaississant; agent filmogène; agent de suspension, de fixation et de dispersion des matières actives. Elève la cohésion, la souplesse et la perméabilité des lièges agglomérés; améliore la texture. Agent stabilisateur d'émulsions.
Usines de traitement des eaux	Agent permettant l'accélération (par floculation) de la décantation des eaux résiduaires et de l'eau de javel.
Briquetteries	Agent rendant plus souples et moins cassants les produits obtenus.
Industries de la céramique et de lémaillage sur métaux	Intervient pour l'amélioration des surfaces et pour estomper les irrégularités.
Fonderies	Agent stabilisateur d'humidité, de plasticité, de fluidité et de perméabilité des sables naturels et synthétiques.
Fabriques de crayons, électrodes de soudure	Agent agglomérant et lubrifiant.

Tableau 18 : Principales utilisations de l'acide alginique (GAYRAL et COSSON, 1973).

9.4.4. Autres utilisations

Laminaria digitata est utilisée en gynécologie où elle favorise la dilatation du col de l'utérus chez la femme qui va accoucher (en application vaginale). Cependant, son utilisation est associée à un risque significatif d'infection pouvant aboutir à la mort de la mère ou de l'enfant nouveau-né.

BIBLIOGRAPHIE

- AUGIER H., SANTIMONE M., 1978, Contribution à l'étude de la composition en azote total, en protéines et en acides aminés protéiniques des différentes parties du thalle de Laminaria digitata (Huds.) Lamour dans le cadre de son exploitation industrielle et agricole. Bull. Soc. Phyco. France 23 : pp. 19-28.
- COSSON J., 1978, Recherches morphologiques et écophysiologicals sur la Phéophycée Laminaria digitata (L.) Lamouroux. Thèse de doctorat d'état, Université de Caen : 203 p.
- COSSON J., GAYRAL P., OLIVARI R., 1984, Sur des échantillons de Laminaria digitata à stipe bifide : une hypothèse relative à leur origine. Cryptogamie, Algologie 5 (1) : pp. 15-20.
- DAVIDSON I.R., STEWART W.D.P., 1983, Occurrence and significance of nitrogen transport in the brown alga Laminaria digitata. Mar. Biol. 77 : pp. 107-112.
- DAVIDSON I.R., STEWART W.D.P., 1984, Studies on nitrate reductase (E.C. 1.6.6.1.) activity in Laminaria digitata : I. longitudinal and transverse profiles of nitrate reductase activity within the thallus.
- FLOCH J.Y., PENOT M., 1978, Changes in ³²P-Phosphorus compounds during translocation in Laminaria digitata (L.) Lamouroux. Planta (Berl.), 143 (1) : pp. 101-108.
- GAYRAL P., COSSON J., 1973, Exposé synoptique des données biologiques sur la Laminaria digitata Laminaria digitata. Synop. FAO Pêches (89).
- KAZZI G.M., BOTTOMS S.F., ROSEN M.G., 1982, Efficacy and safety of Laminaria digitata for preinduction ripening of the Cervix. Obstetrics & Gynecology 60 (4) : pp. 440-443.
- MAIER I., MÜLLER D.G., 1982, Antheridium fine structure and spermatozoid release in Laminaria digitata (Phaeophyceae). Phycologia 21 (1) : pp. 1-8.
- MATHIESON A.C., SWAN E.F., FRALICK R.A., 1972, an abnormal specimen of Laminaria digitata (L.). Lamouroux. Rhodora 74 (797) : pp. 127-130.
- SEED R., HARRIS S., 1980, The epifauna of the fronds of Laminaria digitata Lamour in Strangford Lough, Northern Ireland. Proceedings of the Royal Irish Academy 80,B (6) : pp. 91-106.
- SUNESON S., 1971, A bifurcate frond of Laminaria digitata from Sweden. Bot. Notiser 124 : pp. 277-279.
- TOVEY D.J., MOSS B.L., 1978, Attachment of the haptera of Laminaria digitata (Huds.) Lamour. Phycologia 17 (1) : 17-22.

SOMMAIRE - LAMINARIA DIGITATA

1. NOMENCLATURE	1
1.1. Nom scientifique validé	1
1.2. Synonymes	1
1.3. Noms vernaculaires	1
2. POSITION SYSTEMATIQUE	2
3. DISTRIBUTION	2
3.1. Localisation verticale	2
3.2. Distribution géographique	2
3.3. Espèces accompagnatrices, épiphytes, endophytes	2
4. DESCRIPTION	6
4.1. Morphologie	6
4.2. Anatomie	11
5. CROISSANCE	15
5.1. Modalités et rythmes de croissance	15
5.2. Age et durée de vie	18
5.3. Substances de croissance	18
5.4. Régénération	19
6. REPRODUCTION	20
6.1. Cycle	20
6.2. Organes reproducteurs, libération des gamètes et fécondation ...	20
6.3. Maturation	24
6.4. Fertilité	24
6.5. Parthénogénèse	28
6.6. Hybridation	28
7. COMPOSITION CHIMIQUE	28
7.1. Teneur en eau, extrait sec	28
7.2. Matières minérales	30
7.3. Matières organiques	34
8. INFLUENCE DE DIFFERENTS FACTEURS	44
8.1. Facteurs physiques	44
8.2. Facteurs chimiques	47

9. IMPORTANCE ECONOMIQUE	49
9.1. Densité et biomasse	49
9.2. Récolte	49
9.3. Production	52
9.4. Utilisations	53
BIBLIOGRAPHIE	59

L A M I N A R I A H Y P E R B O R E A (Gunnerus) Foslie

SOMMAIRE - LAMINARIA HYPERBOREA

1. NOMENCLATURE	1
1.1. Nom scientifique validé	1
1.2. Synonymes	1
1.3. Noms vernaculaires	1
2. POSITION SYSTEMATIQUE	1
3. DISTRIBUTION	2
3.1. Distribution verticale	2
3.2. Distribution géographique	2
3.3. Espèces accompagnatrices	2
4. DESCRIPTION	4
4.1. Morphologie externe	4
4.2. Anatomie	8
5. CROISSANCE	9
5.1. Modalités	9
5.2. Durée de vie	9
5.3. Mesures de croissance	11
5.4. Substances de croissance	11
5.5. Mortalité	14
6. REPRODUCTION	14
6.1. Cycle	14
6.2. Organes reproducteurs, libération des gamètes et fécondation ...	15
6.3. Germination - Maturation	15
7. COMPOSITION CHIMIQUE	18
7.1. Teneur en eau	18
7.2. Constituants inorganiques	21
7.3. Constituants organiques	24
8. INFLUENCE DE DIFFERENTS FACTEURS	29
8.1. Facteurs physiques	29
8.2. Facteurs chimiques	31

9. IMPORTANCE ECONOMIQUE	35
9.1. Densité et biomasse	35
9.2. Récolte	41
9.3. Production	42
9.4. Utilisation	43
BIBLIOGRAPHIE	45

1. NOMENCLATURE

1.1. Nom scientifique validé

Laminaria hyperborea (Gunnerus) Foslie, décrite par GUNNERUS (1766), nommée Fucus hyperboreus a été reclassée par FOSLIE (1885) sous le nom de Laminaria hyperborea.

1.2. Synonymes

Les synonymes donnés à cette algue sont nombreux :

- Fucus scoparius (STROM, 1762)
- Fucus hyperboreus (GUNNERUS, 1766)
- Fucus digitatus (MOHR, 1746)
- Laminaria digitata (LYNGBYE, 1817)
- Laminaria phycodendron (LA PYLAIE, 1824)
- Hafgygia digitata (KÜTZING, 1843)
- Laminaria cloustoni (EDMONDSTON, 1845)
- Hafgygia cloustoni (ARESCHOUG, 1883)
- Laminaria digitata f. typica (FOSLIE, 1884)
- Laminaria hyperborea (FOSLIE, 1885)

1.3. Noms vernaculaires

France (Bretagne) :	Tali-penn, Tali-ebrel
Allemagne :	Palmentang
Grande-Bretagne :	Tangle, redware, curvie, cuvy
Norvège :	trolltare, palmetare, hestatare

2. POSITION SYSTEMATIQUE

Laminaria hyperborea appartient au :

- Phylum des Chromophytes
- Embranchement des Phéophycophytes
- Classe des **Phéophycées**

Sous-classe des Phéosporées (cycle digénétique diplohaplophasique)

Ordre des Laminariales, caractérisé par l'alternance dans le cycle des individus, d'un gamétophyte microscopique et d'un sporophyte macroscopique

Famille des Laminariacées

Genre Laminaria

3. DISTRIBUTION

3.1. Distribution verticale

La limite supérieure correspond au niveau des plus basses mers d'équinoxe. La limite inférieure est plus variable (KAIN, 1964) et dépend de facteurs locaux dont le plus déterminant est la lumière. Ainsi, en eau très claire, elle descend à - 36 m dans le Sud-Ouest de l'Angleterre (WHITTICK, 1969), à - 27 m à Ouessant (JUPP, 1976). FELDMANN (1973), situe cette limite inférieure dans la Manche à -30 m.

Avec la profondeur, la densité de la population et la taille des individus décroît ; la croissance ralentit. L'hydrodynamisme, le broutage (JONES et KAIN, 1967), la pollution (BELLAMY et al, 1967) sont susceptibles de modifier la limite supérieure de Laminaria hyperborea.

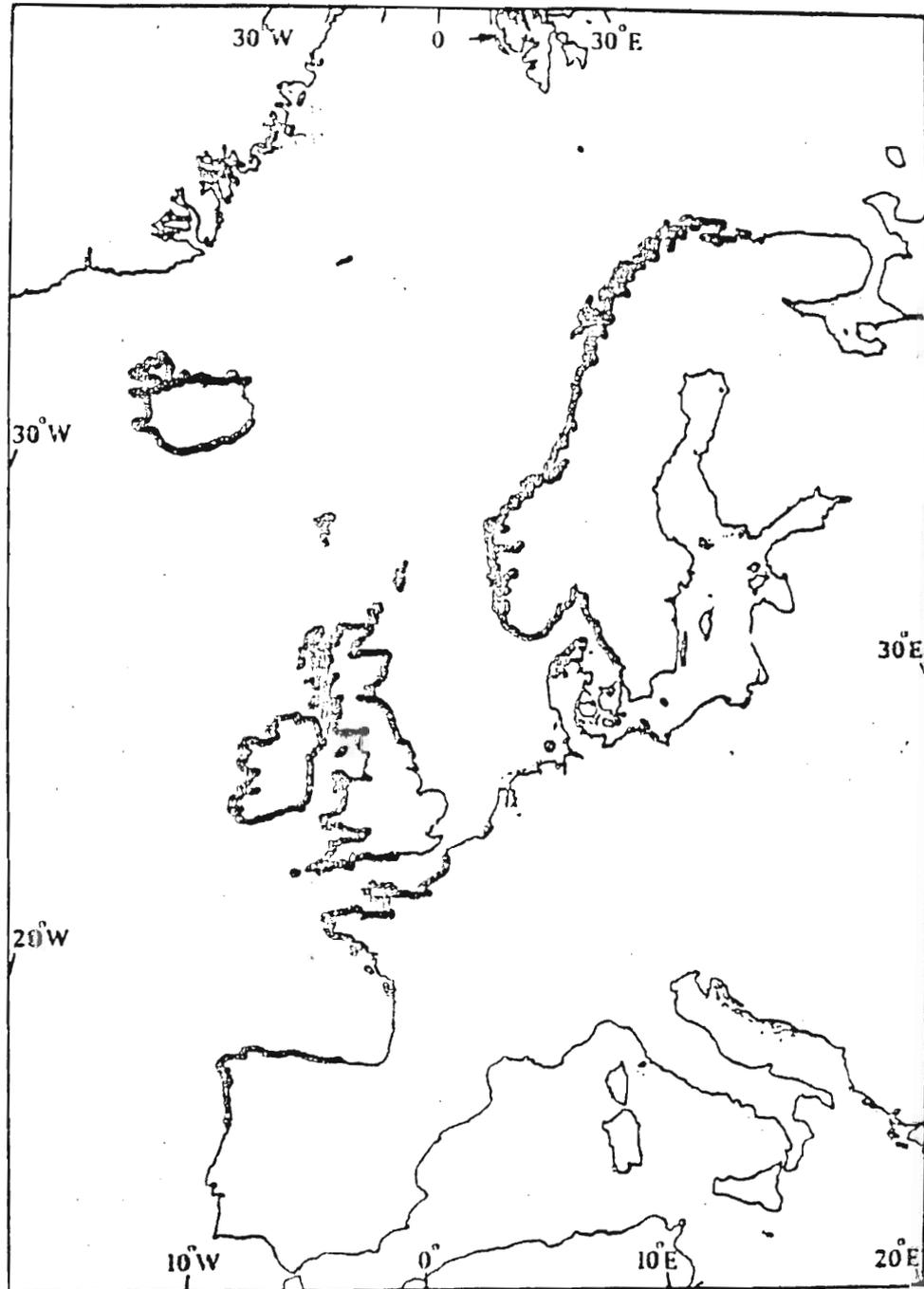
3.2. Distribution géographique

La limite septentrionale de Laminaria hyperborea est incertaine au Spitzberg mais sûre au cap Nord de la Norvège ; la limite méridionale se situe au Portugal. Une élévation de température pourrait faire reculer la limite méridionale de cette espèce (figure 1). En Europe, le Sud de la Norvège correspond à l'optimum pour l'établissement de Laminaria hyperborea (KAIN, 1967).

3.3. Espèces accompagnatrices

Le stipe de Laminaria hyperborea porte de nombreux épiphytes dont Rhodymenia pseudo-palmata, Membranophera alata, Phycodryx rubens, Callithamnion brachiatum, Ptilothamnion pluma ..., sont parmi les plus fréquents et les plus caractéristiques (FELDMANN, 1954).

Figure 1 : Distribution géographique de *Laminaria hyperborea*.
La flèche indique une éventuelle présence au Spitzberg
(in KAIN J.M., 1971).



TOKIDA (1960) a dénombré 71 épiphytes chez Laminaria hyperborea et MOORE (1971a et b), pour la côte Nord de l'Angleterre, 387 épibiontes, dont 61 nématodes. EDWARDS A. (1980) fournit une liste d'espèces associées aux crampons de Laminaria hyperborea (tableau 1). Patina pellucida mange la base du stipe et ainsi le détache des haptères. L'oursin Echinus esculentus broute les jeunes sporophytes de moins de 100 mm. Il existe une compétition avec Laminaria ochroleuca. Depuis une dizaine d'années, celle-ci semble élargir son aire de distribution et former des peuplements purs, aux dépens de Laminaria hyperborea et même de Laminaria digitata.

HARKIN E., (1980) qui a étudié la biomasse épiphytisque des lames de Laminaria hyperborea a montré qu'elle présentait un pic en été.

4. DESCRIPTION

4.1. Morphologie externe

Laminaria hyperborea possède un thalle brun constitué de 3 parties principales : l'appareil fixateur, le stipe et la fronde (figures 2 et 3).

L'appareil fixateur est composé de crampons, de verticilles d'haptères disposés en série verticale, chaque verticille comprenant une dizaine d'haptères. Il existe 7 à 8 rangées d'haptères, les plus récentes étant produites au-dessus des précédentes. Chaque haptère, produite pendant la période de croissance rapide, mesure à peu près 10 mm de diamètre et se ramifie 4 fois, l'extrémité étant aplatie en forme de disque adhérant au substrat. L'attaque de l'appareil fixateur par Patina pellucida stimule la croissance et la ramification de celui-ci.

Le stipe, qui peut atteindre une longueur de 2 mètres (SAUVAGEAU, 1918) est en général compris entre 0,70 et 1,50 m (KAIN, 1963, 1967 et JUPP et al., 1974). Il est rigide et rugueux, colonisé par de nombreux épiphytes et suffisamment rigide à maturité pour soutenir la fronde hors de l'eau. Sa croissance a lieu de décembre à juin.

La fronde est une lame digitée en très nombreuses lanières (jusqu'à 40). Pendant l'hiver, l'ancienne lame est pérenne et la croissance de la nouvelle lame à la fin de l'hiver est intercalaire entre le stipe et la fronde précédente (figures 2 et 3). D'où, pendant les premiers mois de printemps, cette forme particulière de l'algue caractérisée par une zone d'étranglement entre l'ancienne fronde et la nouvelle. La lame d'aspect coriace est souple, de couleur rousse et s'éclaircissant vers la base.

Tableau 1 : Liste des espèces associées aux crampons de Laminaria hyperborea
(in EDWARD A, 1980).

PORIFERA (DEMOSPONGIARA) <i>Myxilla incrustans</i> (Johnston) <i>Halichondria panicea</i> (Pallas)	MOLLUSCA (POLYPLACOPHORA) <i>Acanthochitona</i> sp.
COELENTERATA (ANTHIZOEA) <i>Actinia equina</i> L. <i>Tealia felina</i> (L.)	(GASTROPODA) <i>Diodora apertura</i> (Montagu) <i>Patina pellucida</i> (L.) <i>Acmaea testudinalis</i> (Müller) <i>Calliostoma zizyphinum</i> (L.) <i>Gibbula cineraria</i> (L.) <i>Tricolia pullus</i> (L.) <i>Rissoa</i> sp. <i>Bittium reticulatum</i> (da Costa) <i>Trivia arctica</i> (Montagu) <i>Nassarius incrassatus</i> (Ström) <i>Aplysia punctata</i> Cuvier
NEMERTINI <i>Lineus longissimus</i> (Gunnerus)	(LAMELLIBRANCHIATA) <i>Modiolus modiolus</i> (L.) <i>Modiolus barbatus</i> (L.) <i>Musculus marmoratus</i> (Forbes) <i>Mytilus edulis</i> L. <i>Monia patelliformis</i> (L.) <i>Heteranomia squamula</i> (L.) <i>Chlamys tigrina</i> (Müller) <i>Chlamys varia</i> (L.) <i>Kellia suborbicularis</i> (Montagu) <i>Dosinia exoleta</i> (L.) <i>Hiatella arctica</i> (L.)
ANNELIDA (POLYCHAETA) <i>Harmothoe impar</i> (Johnston) <i>Lagisca extenuata</i> (Grube) <i>Eulalia viridis</i> (O.F. Müller) <i>Eulalia sanguinea</i> Oersted Phyllodocid sp. <i>Nereis pelagica</i> (L.) <i>Lysidice ninetta</i> Audouin & M. Edwards <i>Cirratulus</i> sp. Terebellid sp. <i>Branchiomma vesiculosum</i> (Montagu) <i>Hydroides norvegica</i> (Gunnerus) <i>Pomatoceros triqueter</i> (L.) <i>Golfingia</i> sp.	ECHINODERMATA (CRINOIDEA) <i>Antedon bifida</i> (Pennant)
SIPUNCULOIDEA <i>Golfingia</i> sp.	(ASTEROIDEA) <i>Asterias rubens</i> L.
CRUSTACEA (CIRRIPIEDIA) <i>Verruca stroemia</i> (O.F. Müller) <i>Chthamalus stellatus</i> (Poli)	(OPHUROIDEA) <i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard) <i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje)
(ISOPODA) <i>Idotea</i> sp.	(ECHINOIDEA) <i>Psammechinus millaris</i> (Gmelin)
(AMPHIPODA) <i>Orchomenella nana</i> (Krøyer) <i>Jassa falcata</i> (Montagu) <i>Caprella acanthifera</i> Leach	(HOLOTHUROIDEA) <i>Cucumaria saxicola</i> Brady & Robertson <i>Cucumaria normani</i> Pace <i>Cucumaria lactea</i> (Forbes)
(DECAPODA) <i>Porcellana longicornis</i> (L.) Pagurid sp. <i>Pilumnus hirtellus</i> (L.) <i>Hyas araneus</i> (L.)	CHORDATA (ASCIDIACEA) <i>Aplidium proliferum</i> (Milne Edwards) <i>Sibnyum turbinatum</i> Savigny
	(PISCES) <i>Cyclopterus lumpus</i> L.

Figure 2 : Sporophyte de *Laminaria hyperborea* :
 A. un individu durant la période de croissance lente
 B. en février, partie d'une jeune plante avec l'ancienne et la nouvelle fronde.
 (in KAIN, 1971).

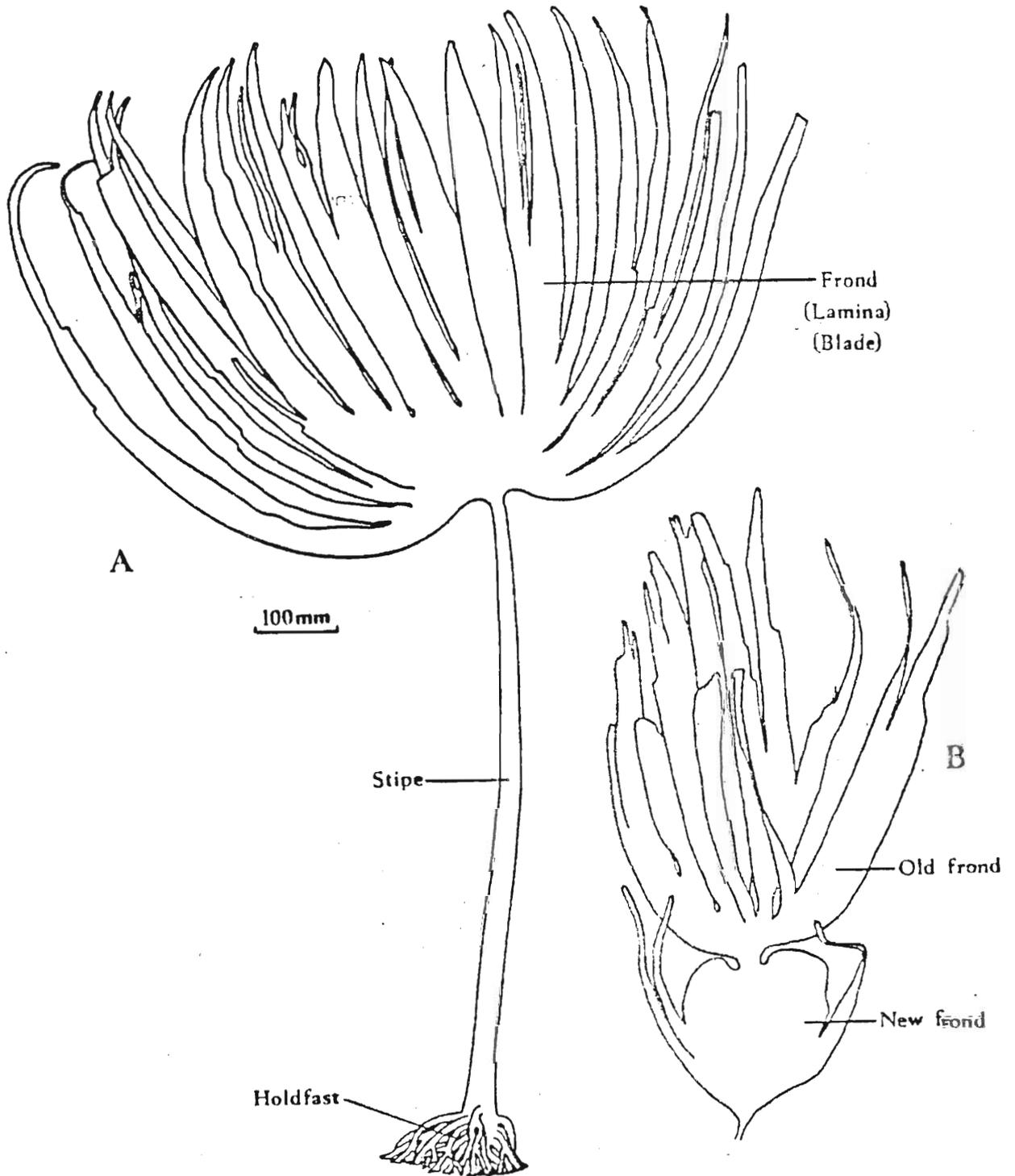


Figure 3 : Morphologie externe de *Laminaria hyperborea*
(in LEVRING et al, 1969).



La morphologie de *Laminaria hyperborea* est nettement influencée par l'hydrodynamisme. Il est admis en général que son stipe, peu flexible, ne lui permet de se développer que dans des eaux d'agitation modérée. Cependant, elle s'adapte bien aux zones exposées à de forts courants. Pour un hydrodynamisme faible, les crampons sont peu développés, le stipe court et tortueux (moins de 50 cm), la fronde est mince et cassante : c'est la forme *cucullata*.

En mode agité, les crampons sont bien développés avec des haptères minces et fortement ramifiées, et une large aire d'attache. Le stipe est rigide et droit et la fronde très divisée. En mode calme mais avec de forts courants, les crampons sont aussi bien développés, le stipe plus flexible : la fronde s'incurve à la base et est plus allongée. La plante ressemble alors à *Laminaria digitata*.

4.2. Anatomie

Les cellules sont généralement uninucléées, avec des plastes discoïdes ou bilobés, contenant de la chlorophylle a et c, ainsi que des caroténoïdes variés et spécifiques telle la fucoxanthine responsable de la coloration brune. Les plastes sont dépourvus de pyrénoides et l'amidon est absent comme chez toutes les Phéophycées.

Le stipe et la fronde présentent des structures anatomiques identiques, la seule différence résidant dans leur forme (LEE, 1980). Il y a 3 tissus différents. De l'extérieur vers l'intérieur on distingue l'épiderme, le cortex et la médulla (figure 4). La surface du thalle, est formée par les cellules méristodermiques photosynthétiques. Celles-ci sont habituellement recouvertes d'une couche de mucilage. Le méristoderme est actif durant toute la vie de la fronde.

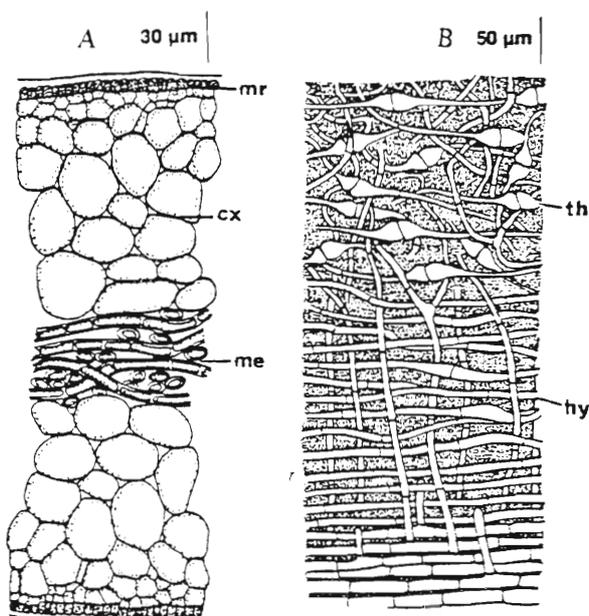


Figure 4 : Section dans une fronde (A) et dans la portion centrale d'un stipe (B) d'une laminariale.

cx = cortex

hy = hyphes

mr = méristoderme

th = hyphes en trompette

(in LEE, 1980).

Sous le méristoderme, les larges cellules du cortex parenchymateux externe et interne sont suivies par les longues cellules de la médulla. Les hyphes sont des cellules très allongées originaires du cortex interne et qui poussent dans le mucilage de la médulla. Ces cellules ne se divisent pas mais s'allongent avec le thalle pendant l'activité méristématique du méristoderme (figure 5). Elles sont souvent appelées "cellules en trompette" la partie centrale étant comprimée alors que les extrémités gardent leur diamètre original.

Le stipe et la fronde ont un système interconnecté de canaux mucifères dans le cortex (figure 6). Chez Laminaria hyperborea les canaux mucifères sont bordés par des cellules sécrétrices reliées par des plasmodesmes (EVANS et al, 1973). Ces cellules produisent et sécrètent de la fucoïdine, laquelle va migrer vers l'extérieur du thalle.

KILLIAN (1911) a montré que les fentes apparaissant dans la fronde sont préformées par l'activité des tissus.

5. CROISSANCE

5.1. Modalités

Le méristème intercalaire de la zone de transition stipo-frontale est responsable de la croissance. Celle, en épaisseur, est due à un méristème secondaire constituant la strate corticale externe. KAIN (1963) met en évidence des anneaux, visibles en coupe transversale, et qui sont corrélés avec l'âge ; ils apparaissent sous forme de lignes en section longitudinale et sont dus à la coloration différente des cellules, acquise pendant les périodes de croissance. Cependant, il n'est pas démontré que la production des anneaux soit annuelle (BRAUD, 1974).

5.2. Durée de vie

Laminaria hyperborea peut vivre une dizaine d'années ; des individus âgés de 13 ans ont pu être identifiés.

Figure 5 : a et b : section dans une cellule criblée de la médulla d'une laminariale. Le plateau criblé (sp) présente des pores associés à de la callose (c).
 c : cellules du cortex interne et de la médulla avec des connections transversales.
 (a, b d'après SCAGEL et al, 1969).

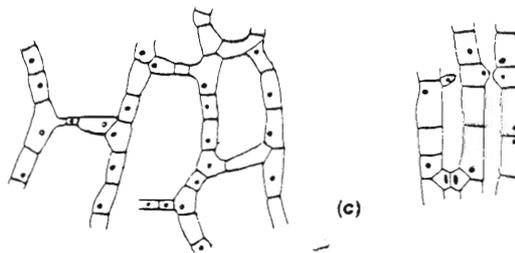
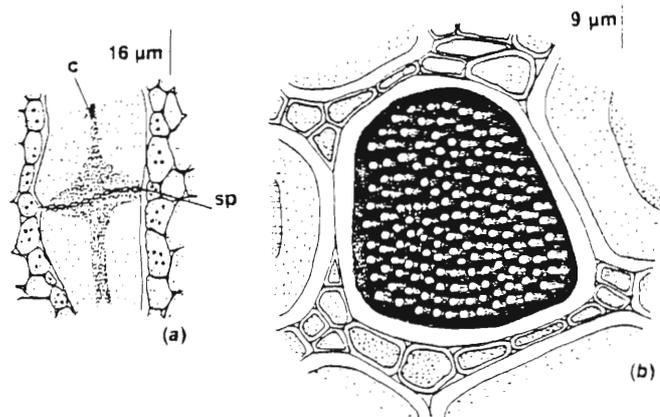
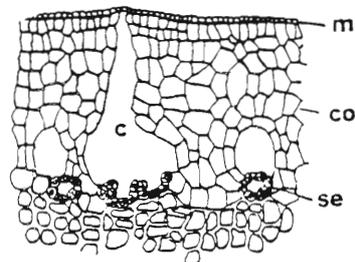


Figure 6 : Laminaria hyperborea : section transversale du stipe montrant les canaux mucifères (c) et les cellules sécrétrices (se) ; le méristoderme (m) et le cortex (co).
 (d'après GUIGNARD, 1892 in LEE, 1980, Phycology).



5.3. Mesures de croissance

La taille maximale du stipe peut atteindre 2 à 3 m en Écosse (PARKE, non publié). Les longueurs maximales de la fronde sont du même ordre.

Le poids maximal est atteint pour un âge compris entre 7 et 10 ans et avoisine 100 g de poids sec (JUPP, 1974).

LÜNING (1969) a étudié les variations de croissance sur 3 ans (figure 7) et distingué 2 périodes de croissance : rapide d'avril à juin et lente de juillet à novembre. Le même auteur montre également l'influence de la profondeur et donc de la lumière sur l'évolution de cette croissance (tableau 2 et figure 8).

Age (years)	Depth (m)	March	April	May	June	July
2	2	100	100	3	0	0 %
2	6	100	100	89	27	0 %
3	2	100	100	44	0	0 %
3	6	100	100	100	75	0 %

Tableau 2 : Pourcentage des individus de Laminaria hyperborea possédant encore leur ancienne fronde de mai à juillet. (LÜNING, 1970).

Les mesures de croissance effectuées par SHEPPARD et al (1978), sur des individus âgés de 1 à 9 ans, révèlent un pic pour ceux de 5 ans (figure 9).

Enfin, à - 18 m, la lumière devient, pour cette espèce, un facteur limitant.

5.4. Substances de croissance

De la gibbérelline a été extraite de frondes de Laminaria hyperborea, lors d'une étude étalée sur 2 ans (figure 10). L'activité gibbérelle est la plus élevée en juillet et la plus basse en avril.

Figure 7 : Croissance de *Laminaria hyperborea* à - 2,5 m (LÜNNING, 1969).

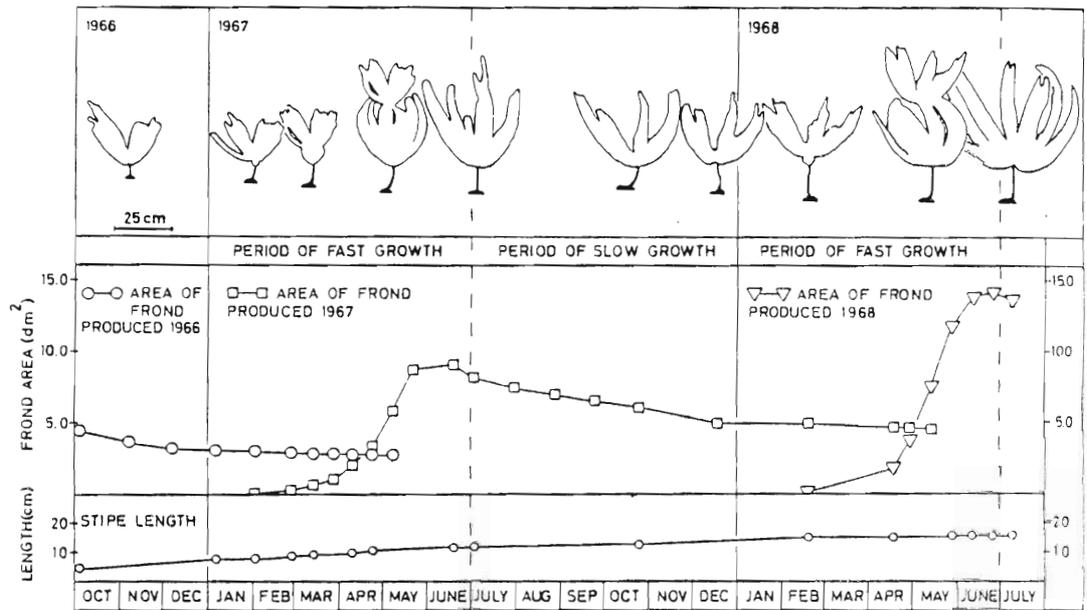


Figure 8 : Croissance de 2 individus de *Laminaria hyperborea* âgées de 3 ans :
 en haut : plante poussant à - 2 m
 en bas : plante poussant à - 6 m
 (LÜNNING, 1970).

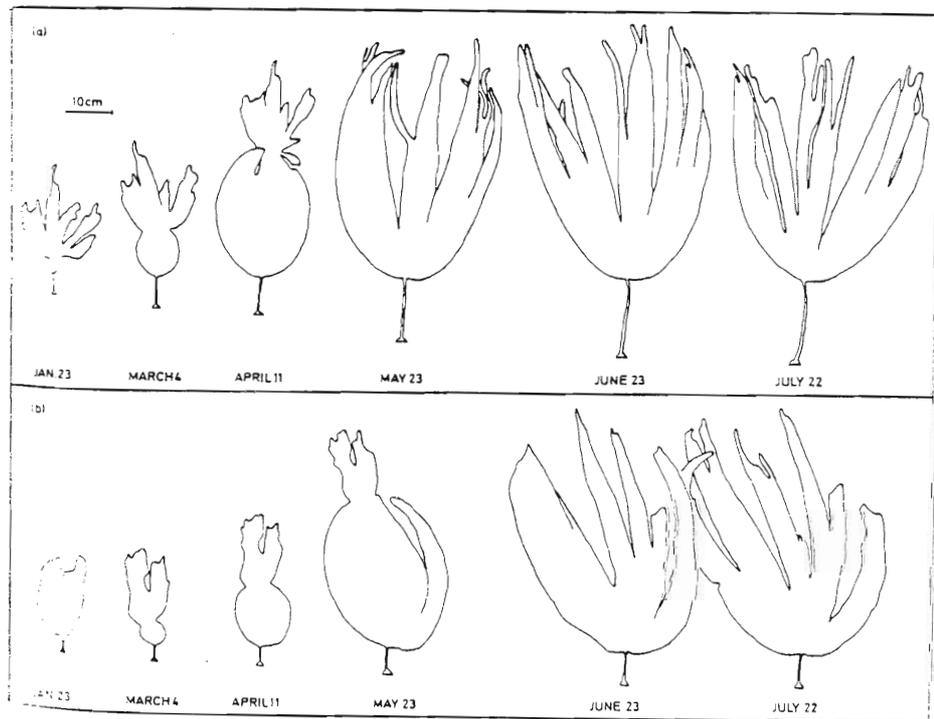


Figure 9 - a : longueur du stipe et poids du stipe en fonction de l'âge pour les profondeurs de - 6, - 9, - 12, - 15 et - 18 m, b : poids de la lame et poids des crampons en fonction de l'âge selon les différentes profondeurs. (SHEPPARD et al, 1978).

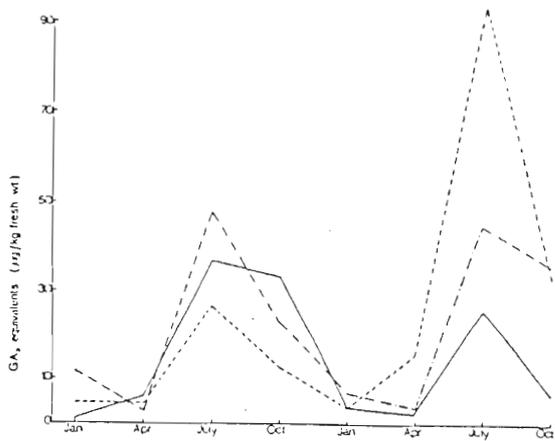
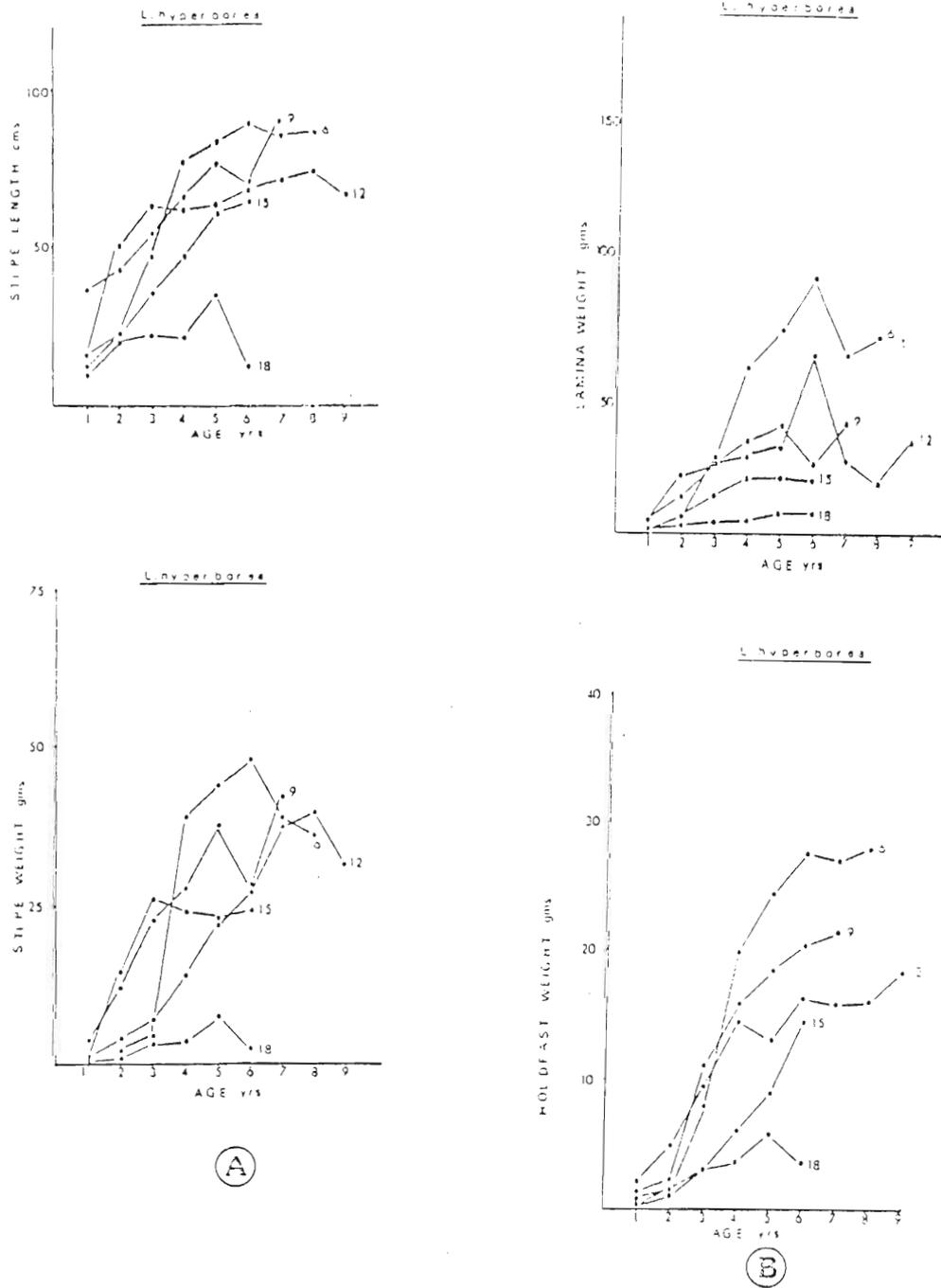


Figure 10 : Variation saisonnière de l'activité gibbérélique chez : Laminaria hyperborea (—) Laminaria digitata (-.-.-) Laminaria saccharina (---). (WILDGOOSE et BLUNDEN, 1978).

5.5. Mortalité

Les causes sont multiples : broutage des zones vitales (de croissance, sores), pollution, maladies, adhésion au substrat qui diminue avec l'augmentation de taille...).

6. REPRODUCTION

6.1. Cycle

Il est digénétique hétéromorphe diplohaplophasique avec alternance de 2 générations de morphologie dissemblable : un gamétophyte haploïde (31 chr.) et un sporophyte diploïde (62 chr.) (figure 11). La fécondation est de type oogame.

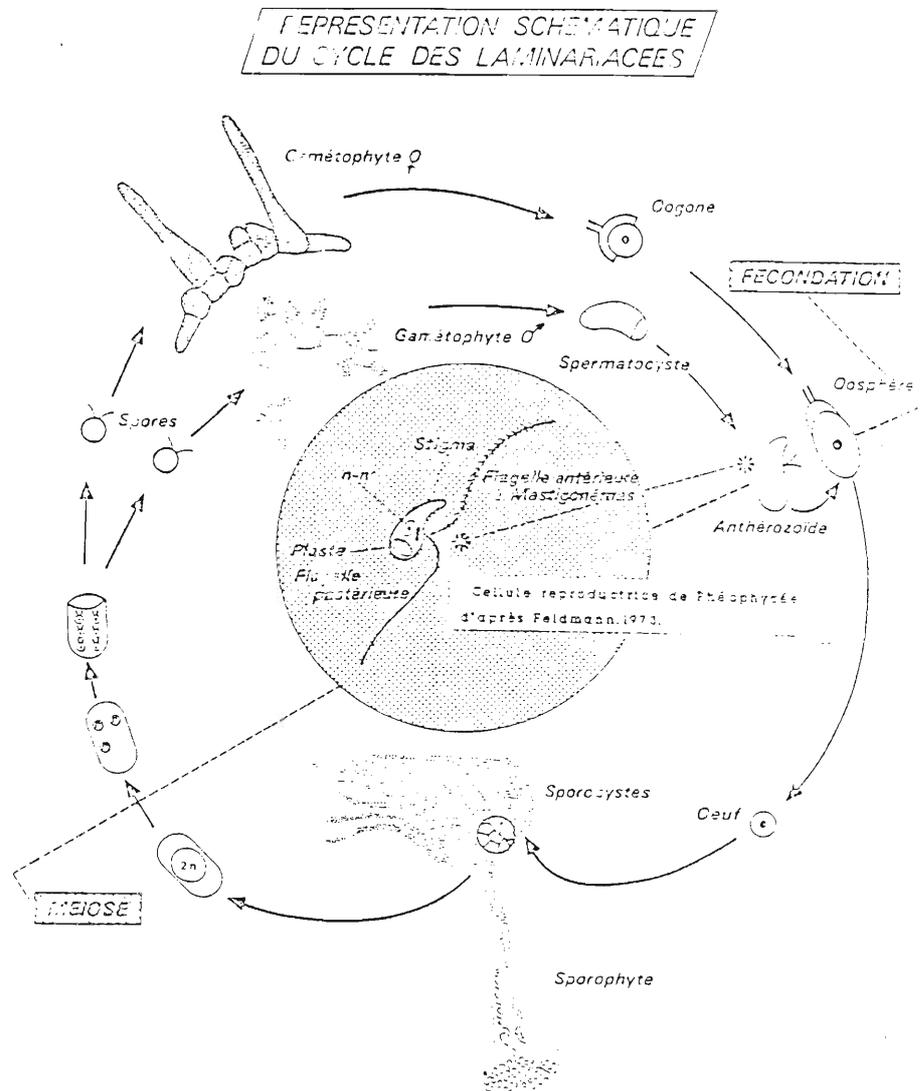


Figure 11 :

6.2. Organes reproducteurs, libération des gamètes et fécondation

Les zoospores libérées par le sporophyte macroscopique vont subir la méiose. Elles s'entourent d'une paroi épaisse, restent planctoniques quelques jours avant de couler et de se fixer au substrat. La spore émet alors un tube germinatif ; c'est à ce moment du développement que se différencie un gamétophyte mâle filamenteux ou un gamétophyte femelle filamenteux (figures 12 et 13). Le gamétophyte mâle porte des anthéridies libérant un seul anthérozoïde biflagellé et sans stigma, et le gamétophyte femelle des oocystes contenant chacun une oosphère. Après la fécondation oogame, l'oeuf peut rester fixé sur le gamétophyte femelle. Il s'entoure alors d'une paroi épaisse, se divise et développe un jeune sporophyte (figure 13).

6.3. Germination - Maturation

L'oeuf s'allonge et se divise d'abord en une cellule apicale et une cellule basale. Puis, après plusieurs divisions, la plante, toujours monostomatique va former des rhizoïdes (figure 14). Des divisions anticlinales et périclinales donnent une région polystromatique à l'origine du stipe et graduellement de la lame. Vers 2 mois, la croissance se localise à la zone stipo-frontale. Un disque se forme à la base du stipe et se fixe au substrat. L'individu atteint sa maturité apparemment à l'âge de 2 ans. La pleine maturité est caractérisée par un rapport poids de fronde et longueur du stipe par KAIN (1975) qui précise que c'est surtout le poids de la fronde qui est déterminant. Laminaria hyperborea est une espèce dont la période de fertilité est hivernale. En hiver, le seuil de maturité est atteint pour des poids de fronde oscillant entre 30 et 80 g.

Figure 12 : KAIN, 1971

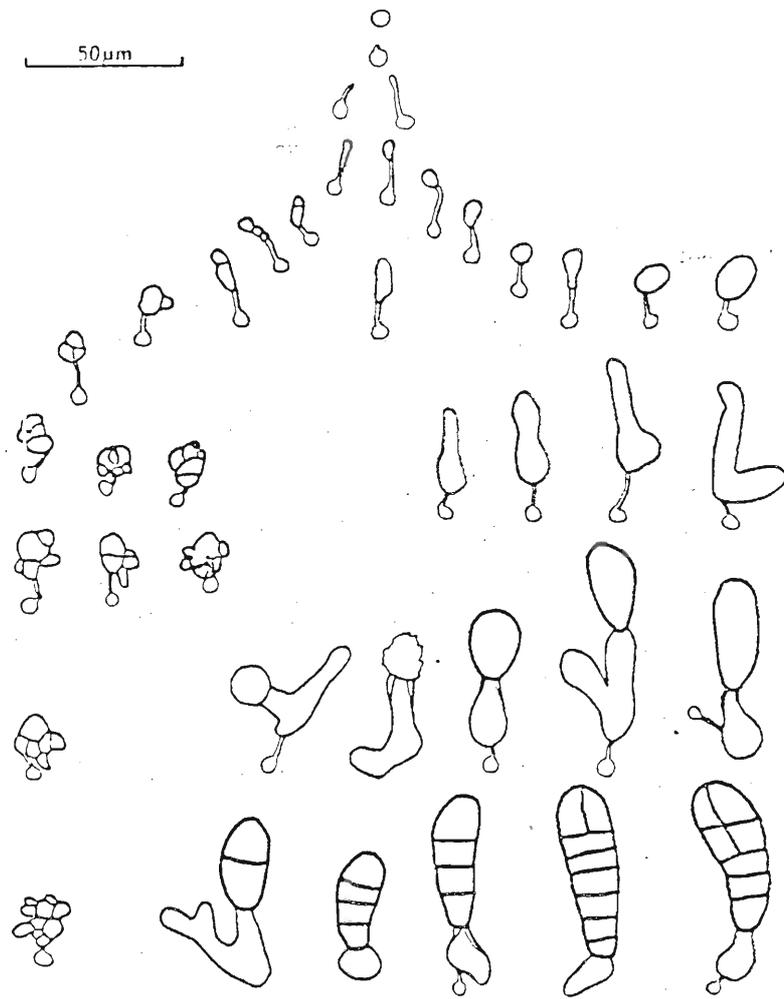
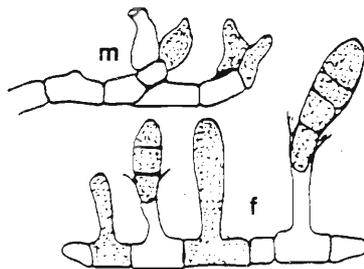
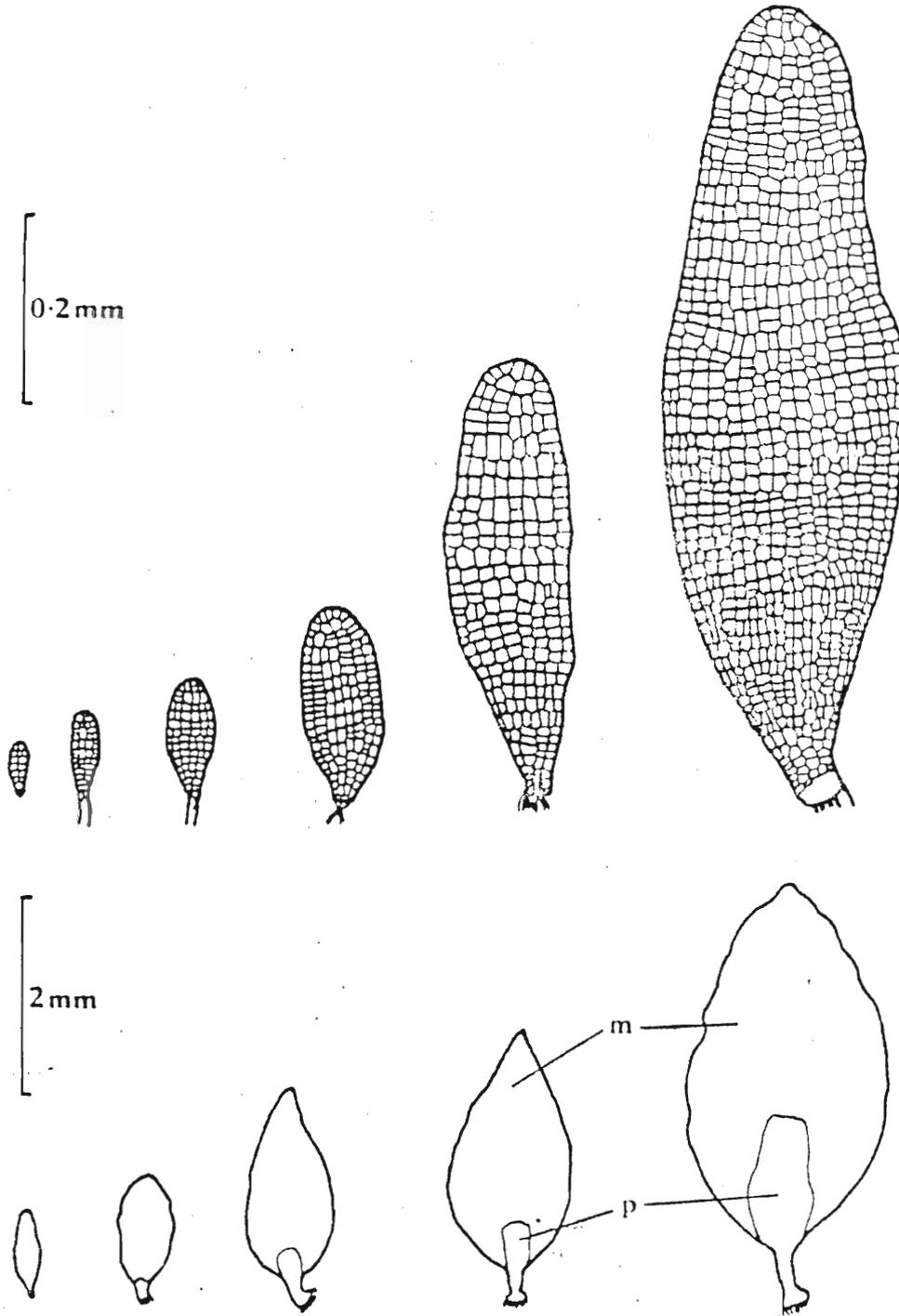


Figure 13 : KAIN, 1971.



The zoospores of *Laminaria* will grow into microscopic male (*m*) and female (*f*) gametophytes. The cells measure about 20 μm in diameter. Each antheridium releases a single biflagellated sperm, whereas each oogonium retains its single egg. The female gametophyte is shown with developing oogonia and developing sporophytes.

Figure 14 : Développement du sporophyte. La rangée du haut est de SAUVAGEAU (1918) :
m : monostromatique
p : polystromatique



Au moment de la formation des sporocystes, chaque cellule mériostodermique du futur sore s'allonge, se divise transversalement en une courte cellule basale représentant le pédicelle et une longue cellule claviforme, uninucléée, renfermant un nombre variable de chromatophores, qui représente une paraphyse (figure 15). De chaque pédicelle naît un sporocyste uniloculaire contenant à maturité les zoospores (32) qui seront libérées par déhiscence de l'apex du sporocyste. Le nombre de zoospores produit par une population de Laminaria hyperborea est énorme. Cette stratégie de reproduction est d'ailleurs très performante en hiver où la roche est la plus dénudée. Une fronde mature est couverte à 80 % de sores et la densité des sporanges peut atteindre 7300 par mm². KAIN (1975) estime la production à 3,3 millions de zoospores par mm² de substrat concerné.

La durée de la sporulation est estimée, en moyenne, à 46 jours. Elle peut atteindre 80 jours. PARKE a pu observer, pour certains plants, 2 périodes fertiles séparées par quelques semaines de stérilité. L'intervention de divers organismes, en particulier Membranipora membracea, diminue d'autant cette estimation, cet organisme colonisant la fronde. La nouvelle fronde est produite au printemps et peut assimiler pendant les périodes les plus lumineuses. Elle ne porte pas de sores. La saison fertile cesse à peu près au moment de la perte de la vieille fronde.

7. COMPOSITION CHIMIQUE

Il existe une différence appréciable de composition chimique entre le stipe et la lame. Celle du stipe est à peu près constante tout au long de l'année alors que celle de la fronde subit des variations saisonnières.

7.1. Teneur en eau

La teneur en eau en pourcentage de poids frais varie au cours des saisons pour la fronde (figure 16). Un maximum de 87 % en mai correspond à la fin de la croissance rapide. La fronde a alors une surface maximale et une quantité minimale de substances de réserve. Le minimum de 70 % en octobre correspond à la fin de la période d'assimilation estivale quand les réserves sont les plus importantes.

Figure 15 : Les sores chez *Laminaria hyperborea* :

A : fronde fertile

surface en pointillés : sore des 2 côtés de la lame,

B : section transversale d'un sore montrant les sporanges uniloculaires et les paraphyses.

(KAIN, 1971).

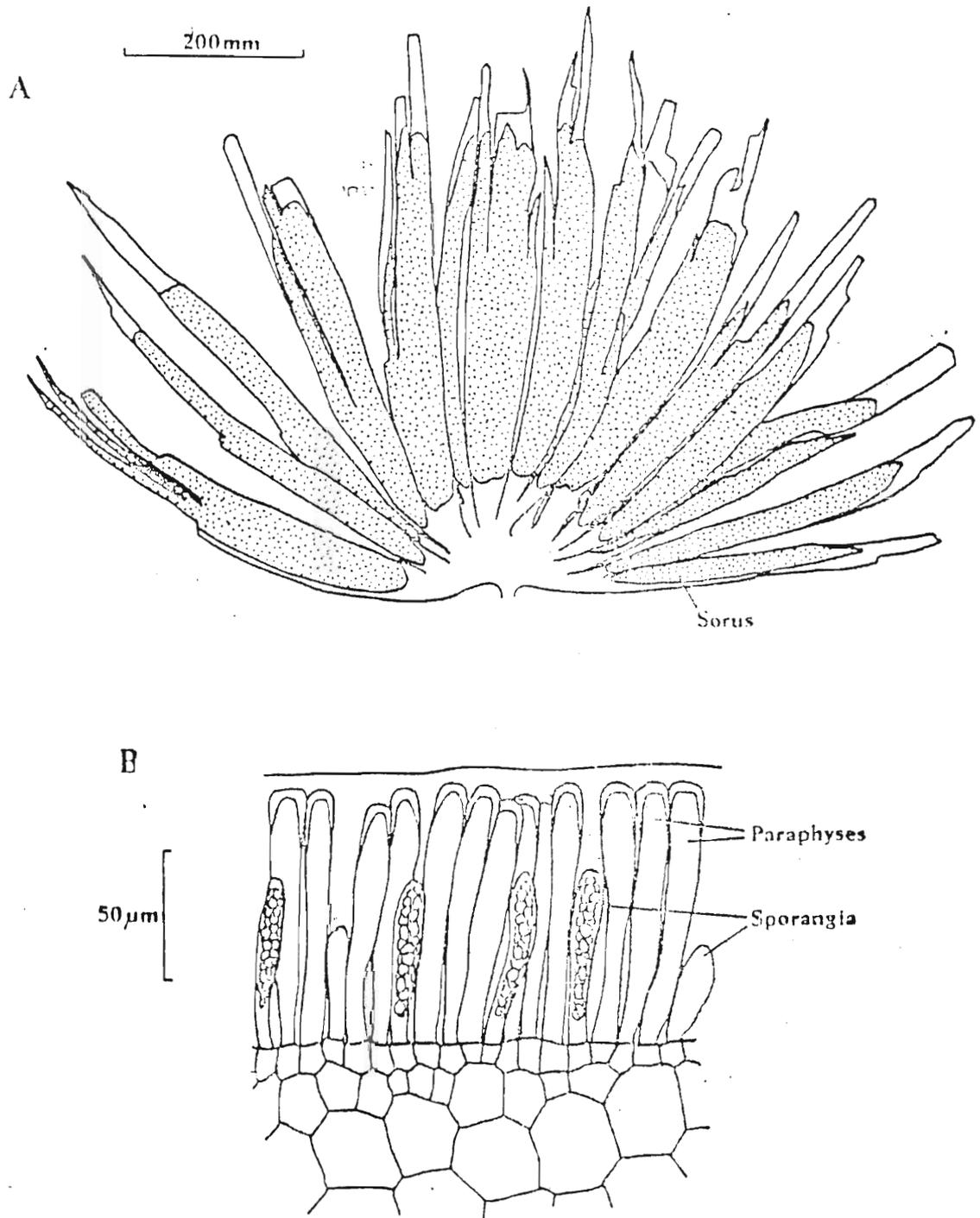
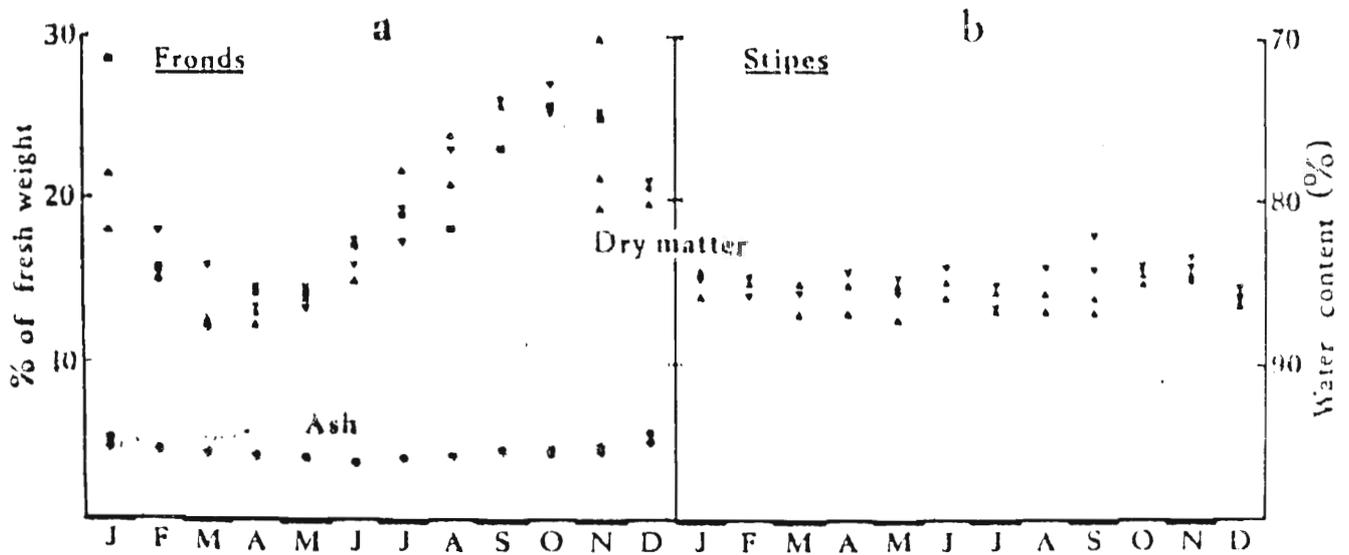


Figure 16 : Quantité d'eau en pourcentage du poids frais dans la fronde (a) et le stipe (b) de *Laminaria hyperborea* : cendres en pourcentage du poids frais dans la fronde

Données provenant de :

- ▲ BLACK (1948a)
- ▼ BLACK (1950a)
- BLACK et DEWAR (1949)
- JENSEN et HAUG (1956)

(KAIN, 1971).



Pour le stipe, la teneur avoisine 85 % du poids frais tout au long de l'année. Les stipes jeunes tendent à avoir une plus forte teneur en eau que les plus âgés.

7.2. Constituants inorganiques

7.2.1. **Carbone**

La quantité de cendres laissée après incinération (figure 17) varie dans la fronde entre 15 % en automne et 35 % au printemps.

Le transport à distance de métabolites marqués au ^{14}C chez Laminaria hyperborea est strictement basipète le long du thalle. Les 20 premiers centimètres de la base de la fronde accumulent 71 % du carbone transporté après une période de 96 heures d'assimilation avec $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Il n'y a pas de transport en octobre et en janvier. Pendant la période de croissance rapide, la vitesse de transport est de $0,5 \text{ mg de C/dm}^2/\text{h}$ (LÜNING et al, 1971). La mise en évidence du transport basipète (surtout sous forme de mannitol) a été faite par LÜNING et al (1971). Ce transport s'effectue de la vieille fronde vers la nouvelle à la vitesse de 8 cm/h.

7.2.2. **Eléments minéraux**

Les éléments minéraux chez Laminaria hyperborea subissent des variations saisonnières (1971). La concentration en un élément n'est pas toujours la même dans le stipe et la fronde et certains éléments ne se trouvent qu'à l'état de traces (tableau 4).

Iode et brome : LARSEN et HAUG (1961) remarquent que les tissus périphériques et ceux des vieux stipes sont les plus riches en iode. HAUG et JENSEN (1956) observent un minimum de 34 % du poids sec dans la fronde et de 48 % dans le stipe ainsi qu'un maximum de 77 % dans la fronde et 86 % dans le stipe. Ces teneurs sont indépendantes des périodes de croissance et de sénescence. Chez Laminaria hyperborea l'iode et le brome sont localisés dans les parois cellulaires, les lamelles moyennes et le milieu intercellulaire.

Cations K^+ , Na^+ , Mg^{++} , Ca^{++} : FLOCH et PENOT (1970) font apparaître une répartition préférentielle de ces cations en relation avec l'âge des tissus et leur position le long du thalle (tableau 5). Le K^+

Figure 17 : Cendres en pourcentage de matière sèche dans la lame et le stipe de Laminaria hyperborea.

Données provenant de :

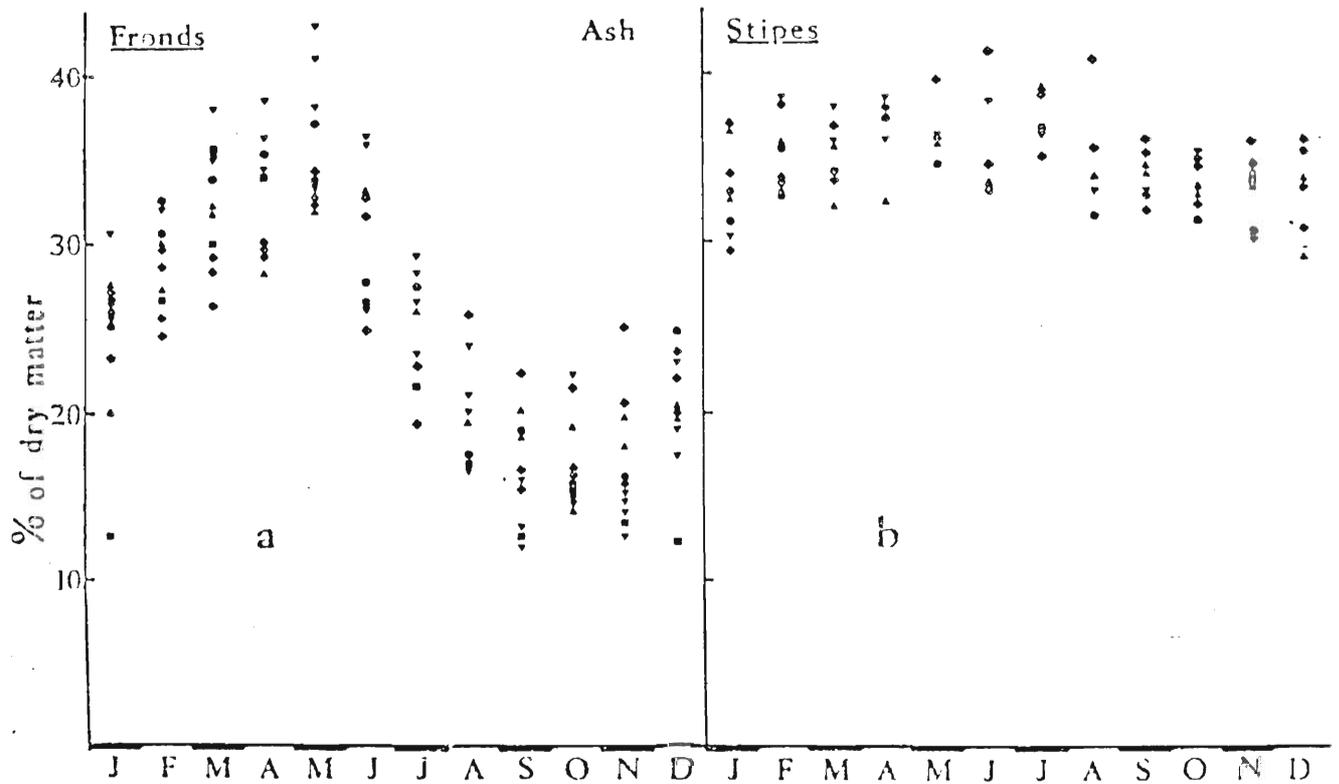
■ BLACK et DEWAR (1949)

▼ BLACK (1950a)

et de HAUG et JENSEN (1954) et JENSEN et HAUG (1956)

◆ Reine, ▲ Vardø ● Fapevrer

(in KAIN, 1971).



	Frond		Stipe	
	Autumn	Spring	Autumn	Spring
	I	0.3	0.6	0.6
K	-	8.4	-	11.1
Na	-	3.2	-	1.6
Ca	-	1.4	-	1.7
Mg	-	0.8	-	0.6
Fe	0.03	0.028	0.018	0.01
SO ₄	-	4.6	-	2.7
PO ₄	-	0.6	-	0.5
Cl	-	8.8	-	11.7
Br	-	0.1	-	0.1
Cu	0.001	0.002	0.002	-
Zn	0.012	0.02	0.012	-

Tableau 3 : Constituants inorganiques (en % de matière sèche) de *Laminaria hyperborea* (JENSEN, non publié, in KAIN, 1971).

	Ag	As	Ba	Co	Cr	Cu	Fe	Li	Mn	Mo
	Black and Mitchell (1952): Lunde (1970): Jensen (Table X)	0.5	63	52	0.39	1.3	15	223	5	23
				0.14		10	104		5	0.5
						15				
	Ni	Pb	Rb	Sb	Se	Sn	Sr	Tl	V	Zn
Black and Mitchell (1952): Lunde (1970): Jensen (Table X):	1.7	16	190	0.09	0.05	1.0	2600	16	1.1	110
										78
										160

Tableau 4 : Eléments trouvés à l'état de traces (en mg/kg de matière sèche) dans des frondes de *Laminaria hyperborea* (in KAIN, 1971).

Niveau des prélèvements	<i>Laminaria hyperborea</i>			
	K ⁺	Na ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Ca ⁺⁺
1	1,92	0,67	0,59	0,44
2	2,55	1,01	0,62	0,64
3	2,73 (*)	1,10 (*)	0,48 (*)	0,63 (*)
4	0,97 (*)	1,92 (*)	0,77 (*)	0,51 (*)
5	0,91	1,37	0,69	0,40 (*)
6	2,15	1,09	0,48	0,42
7	3,03	1,32	0,58	0,50

Tableau 5 : Teneurs en K⁺, Na⁺⁺, Mg⁺⁺ et Ca⁺⁺ à différents niveaux du thalle, exprimées en milliéquivalents par gramme de poids sec.

1. Haptères
2. Base du stipe
3. Milieu du stipe
4. Zone stipo-frontale
5. Base de la lame (à 10 cm de la zone stipo-frontale)
6. Milieu de la lame
7. Extrémité distale de la lame (FLOC'H et PENOT, 1970).

Moyennes de 12 dosages.

(*) Différences significatives au seuil de 95 %.

présente les teneurs les plus fortes et les variations les plus importantes le long du thalle. Il s'accumule dans le stipe et la partie distale de la lame. Le sodium a une teneur maximale dans la zone stipo-frontale, de même que le magnésium. Il n'est pas observé de gradient de répartition très net pour le calcium.

Phosphore : L'utilisation du ^{32}P comme traceur, chez Laminaria hyperborea (FLOC'H et PENOT, 1971) met en évidence une migration basipète des phosphates et souligne la relation entre leur répartition et l'âge des tissus. Les teneurs sont plus élevées dans le crampon et à la base de la lame (zone de multiplication et de croissance cellulaire). Une migration du ^{32}P depuis l'ancienne lame vers la nouvelle (FLOC'H et PENOT, 1972) est également observée.

7.3. Constituants organiques

7.3.1. **Composés carbonés**

Les principaux composés carbonés de la fronde et du stipe de Laminaria hyperborea sont, par ordre d'abondance : l'acide alginique, la laminarine, le mannitol, la cellulose et la fucoïdane.

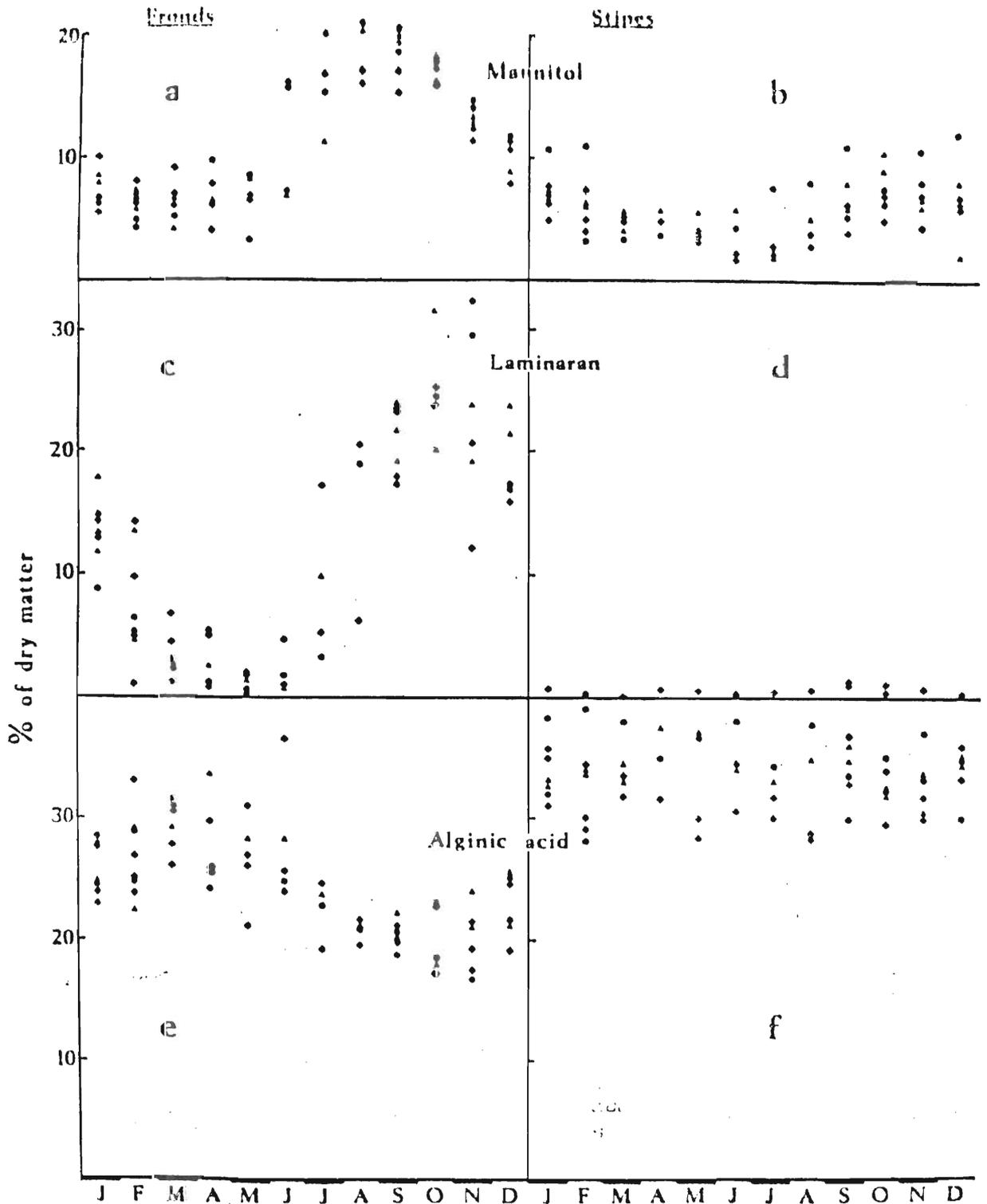
Mannitol et laminarine ; Produit du métabolisme, un polyholoside donne du glucose par hydrolyse (laminarine) et un polyalcool (mannitol).

Le mannitol est le premier produit de la photosynthèse à s'accumuler en quantité appréciable et constitue le principal composé carboné des tissus dont les cellules sont en division active.

Le laminarine de Laminaria hyperborea est insoluble dans l'eau chaude. Cette forme, qui contient à peu près 2 % de mannitol (PEAT ET al, 1958) est une substance de réserve commune chez les Phéophycées.

La quantité de laminarine et de mannitol en pourcentage de matière sèche augmente rapidement durant la période photosynthétique active, d'avril à septembre (figure 18). La laminarine passe de 0 % en juin à 18 % en juillet. Ces variations saisonnières sont les plus fortes dans la fronde, qui a un taux de croissance plus élevé que dans le stipe où la laminarine est à peine présente. La quantité de laminarine et de mannitol diminue avec la profondeur.

Figure 18 : Mannitol (a,b), Laminarine (c,d) et acide alginique (e,f)
 exprimés en pourcentage du poids sec de la fronde (a,c,e) et
 du stipe (b,d,f).
 Données de HAUG et JENSEN (1954) et JENSEN et HAUG (1956) :
 ◆ Reine ▲ Vardö ● Espevaer
 (in KAIN, 1971).



Fucoïdane : composé de fucoses sulphatés, sa présence permettrait la résistance à la dessiccation. Il y en a peu chez Laminaria hyperborea (48% de la matière sèche) et elle est plus abondante dans la fronde que dans le stipe. Elle semblerait constituer une autre substance de réserve.

Cellulose : Ce constituant des parois cellulaires est soumis à des variations saisonnières. Sa teneur dans la fronde va de 4 % de la matière sèche en octobre à 6 % en avril et dans le stipe, respectivement de 8 % à 10 %.

Acide alginique : Polysaccharide particulier aux Phéophycées, il est composé de séquences de 2 acides uroniques : le D-mannuronique et le L-guluronique en quantité variable. En effet, le rapport ac.mannuronique/ac.guluronique (M/G) varie selon l'espèce et même selon la partie de la plante analysée. Chez Laminaria hyperborea, le rapport M/G dans les frondes se situe entre 1 et 1,7, les valeurs les plus faibles concernant la période de février à avril-mai (CECA, 1982). Pour le stipe, M/G varie de 0,3 à 0,6. L'acide alginique est présent dans les espaces intercellulaires mais également en tant que principal constituant dans les parois cellulaires. La quantité d'acide alginique (en pourcentage de la matière sèche) augmente d'octobre (20 %) à avril (30 %) (figure 18 page 25) dans la fronde, mais reste constante dans le stipe (30 à 37 % de la matière sèche).

Conclusion

Pendant la période de photosynthèse active, d'avril à septembre, la laminarine et le mannitol augmentent de façon continue. Les proportions d'alginate, cellulose et protéines sont alors réduites par rapport au poids sec. Ainsi, à la fin de l'été, laminarine et mannitol sont-ils en quantité importante alors que les autres constituants ont des teneurs minimales (LEE, 1980). Pendant la formation des spores, les réserves en mannitol et laminarine s'épuisent alors que l'alginate, la cellulose et les protéines croissent. La dégradation du mannitol est intense dans les jeunes frondes (KREMER, 1981).

7.3.2. Protéines

Le taux de protéines (en pourcentage de poids sec) contenu dans la fronde varie de 5 % en août à 13 - 15 % en avril, et dans le stipe de 7 à 12 % respectivement. Chez Laminaria hyperborea, le taux d'azote total (en pourcentage du poids total de poudre lyophilisée) est de 17,4 (AUGIER et SANTIMONE, 1978). Plusieurs acides aminés ont été isolés, dont les principaux sont l'alanine, l'acide aspartique et l'acide glutamique.

7.3.3. Lipides

Le taux de lipides est assez faible chez les Laminaires. Pour Laminaria hyperborea, dans la fronde, il est compris entre 0,5 et 1,5 % de la matière sèche. Dans le stipe, ce taux ne dépasse pas 0,5 %.

7.3.4. Pigments

Les Phéophycées contiennent de la chlorophylle a et c, de la fucoxanthine, de la violaxanthine et du β carotène.

Les teneurs sont les suivantes, pour Laminaria hyperborea :

- chlorophylle : 2 320 mg/kg de matière sèche
- β -carotène : 85 mg/kg de matière sèche
- fucoxanthine : 469 mg/kg de matière sèche
- xanthophylle : 45 mg/kg de matière sèche

(SEYBOLD et EGLE, 1938).

7.3.5. Autres constituants organiques

Pour Laminaria hyperborea :

- vitamine A (provitamine du β carotène),
- vitamine B : niacine (10 mg/kg de matière sèche en octobre et 35 kg en avril),
- biotine : avec une variation saisonnière de 0,3 mg à 0,5 mg/kg de matière sèche,
- vitamine B₁₂ : 0,04 mg/kg de matière sèche,
- vitamine C : 700 à 3400 mg/kg de matière sèche. Le maximum est atteint en avril,
- vitamine E : (α -tocopherol de 10 à 30 mg/kg de matière sèche).

Le fucostérol, stéroïde typique des algues brunes, atteint chez Laminaria hyperborea 0,1 % du poids sec.

Des auxines ont également été détectées.

7.3.6. Substances antimicrobiennes

Certaines substances antimicrobiennes sont présentes chez Laminaria hyperborea (tableau 6 ; BIARD, 1980).

ECHANTILLON			TRAITEMENT			TEST		
DENOMINATION	ORIGINE	SAISON	SECHAGE	BROYAGE	SOLYANTS D'EXTRACTION	FORME TESTEE	DOSE	METHODE
<u>Laminaria hyperborea</u> (Scag.) Fensl.	Mer du Nord	printemps	0	+	0	suspension	9,8g/ml A.F.	godet (0,2)
	Allemagne				Ethanol	solution	5,0g/ml A.F.	godet (0,2)
	Angleterre	hiver	0	0	0	thalle frais		fragaent sur gélose

BACTERIES																			REMARQUES	AUTEURS			
GRAM +										GRAM -													
19	22	26	27	28	30	31	33	34	35	36	38	39	49	1	2	6	7	8	9	11	13	16	18
-	-				-					-						-						-	
+	+				+					+						+							
-		-			-					-						-					-		

Acide acry-
lique : 0(AF)

Tableau 6 : 0 : absence de traitement + : présence de traitement
 AF : algue fraîche AS : algue sèche
 () : volume de solution versée dans le godet, ou
 imprégnant le disque
 + : activité détectée - : activité non détectée
 (BIARD, 1980)

Liste et numération des espèces microbiennes citées :

Bactéries - Entérobactériacées (Escherichia coli, Proteus morganii,
Proteus vulgaris) - Micrococcacées (Staphylococcus aureus, Sarsia lutea)
 Lactobacillacées (Streptococcus pyogenes) - Bacillacées (Bacillus cereus,
Bacillus subtilis).

8. INFLUENCE DE DIFFERENTS FACTEURS

8.1. Facteurs physiques

8.1.1. **Substrat - Hydrodynamisme**

Laminaria hyperborea vit fixé sur les rochers dans des eaux d'agitation modérée mais s'adapte cependant bien aux zones exposées à de forts courants. Les haptères sont souvent attaqués par un petit mollusque Patina pellucida, ce qui rend la plante fragile lors des tempêtes.

8.1.2. **Immersion - Emersion - Profondeur**

Laminaria hyperborea est une algue de profondeur. Une basse mer d'amplitude inhabituelle a entraîné une mortalité en masse à Helgoland. Le taux de photosynthèse diminue de 50 % en exposition directe à la lumière (DREW, 1974). Avec la profondeur, la densité de la population et la taille des individus décroît, la croissance ralentit (LEE, 1980). L'étude de KAIN (1977), sur une forêt de Laminaria hyperborea, en fonction de la profondeur, a montré que le maximum de classes d'âge se trouve à - 9 m (figure 19). Plus la profondeur est grande, moins la longévité est grande. Toutes les populations montrent une infestation par Patina mais la proportion de plantes touchées décroît de 27 % (à - 4 m) à 2 % (à - 24 m). Cette profondeur semble être la limite d'installation de l'espèce.

8.1.3. **Température**

Les seules informations précises sur la tolérance à la température concernent les jeunes stades et ont été obtenues en laboratoire. D'après KAIN (1964) la température optimale, tant pour les gamétophytes que les sporophytes est comprise entre 10 et 17°C. Au-delà, la survie se réduit progressivement. Pour le sporophyte, les températures supérieures à 20°C seraient léthales (KAIN, 1969). Le sporophyte de Laminaria hyperborea a une croissance lente par rapport aux autres Laminaires avec un pic à 15°C (figure 20 ; BOLTON ET LÜNING, 1982). Les gamétophytes mâles et femelles survivent à 21°C sans aucun dommage mais meurent en 2 semaines à 22°C. En ce qui concerne la tolérance aux températures inférieures à 10°C la croissance des jeunes sporophytes est très ralentie, mais ils survivent à des températures basses (2°C, côte Ouest du Spitzberg).

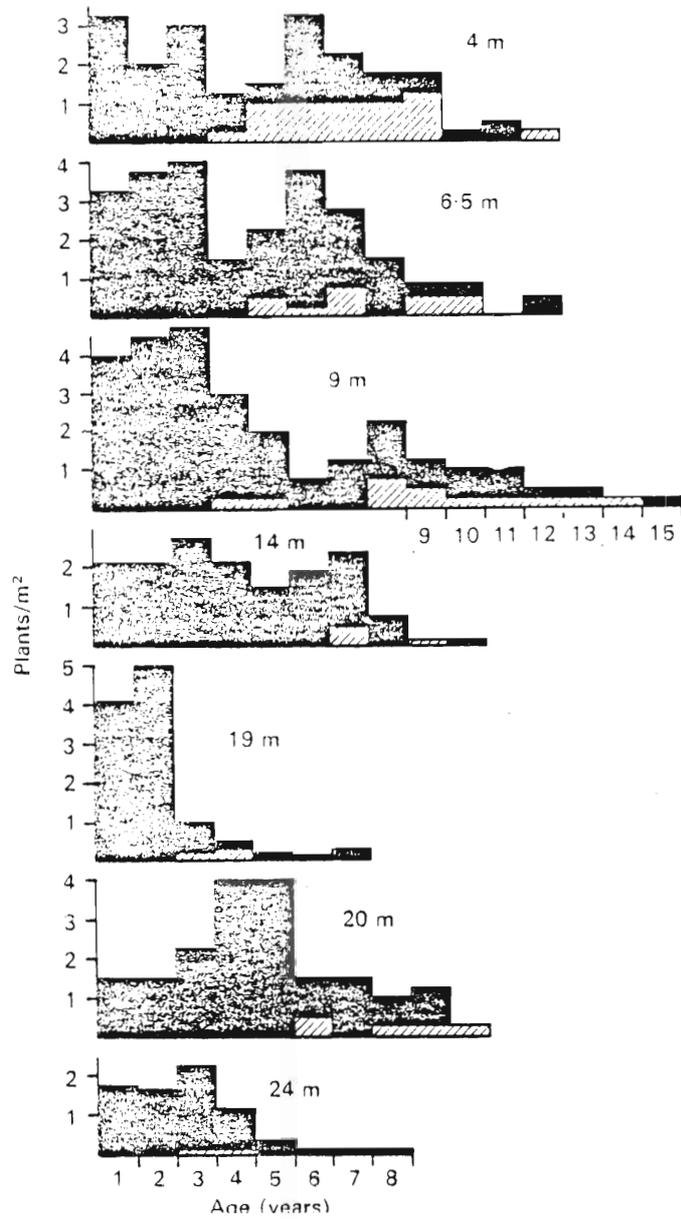


Figure 19 : Nombre d'individus/m² pour chaque groupe d'âge, à la profondeur indiquée au S.E. de Muldoanich.
Surface hachurée : nombre d'individus possédant des cavités causées par *Patina pellucida*.
(KAIN, 1977).

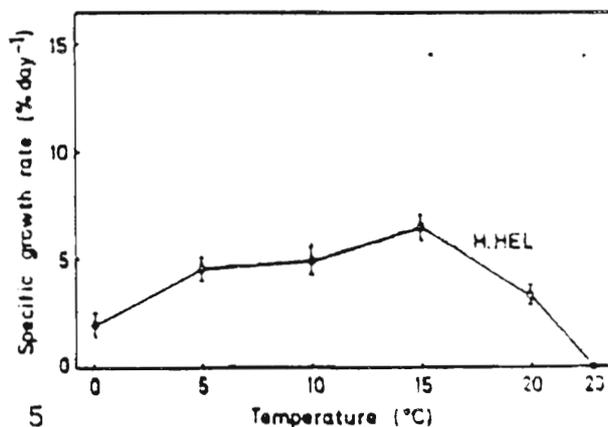


Figure 20 : Croissance du sporophyte en fonction de la température (les barres représentent 95 % de l'intervalle de confiance)
(BOLTON et LÜNING, 1982);

Pour l'instant, il est impossible de définir si la limite Nord de l'espèce est due aux basses températures hivernales ou à la faible luminosité pendant la période de sporulation hivernale.

8.1.4. Lumière

Un minimum de 20 lux/jour (ou $2 \mu\text{g cal/cm}^2$) est nécessaire au développement des gamétophytes qui sont saturés à $60 \mu\text{g cal/cm}^2$ à 10°C .

Les zoospores peuvent commencer à se développer dans l'obscurité. Il en est de même pour les gamétophytes. A 15°C , il faut $230 \mu\text{E.cm}^2$ pour que le gamétophyte femelle arrive à fertilité (LÜNING, 1980). Le développement morphologique et la physiologie des gamétophytes sont modifiées selon la température, l'intensité et la qualité de la lumière (figure 21). Un peuplement dense de Laminaria hyperborea peut intercepter 75 à 99 % de la lumière qui lui parvient. La photopériode influence l'activité de certains enzymes (LOBBAN, 1981).

8.2. Facteurs chimiques

8.2.1. Salinité

D'après MICHANEK et LEVRING (1953) la salinité limite est probablement située entre 25 et 30 ‰ ; l'absence de Laminaria hyperborea dans la Baltique serait due à la faible salinité de cette mer.

8.2.2. Polluants

Ils peuvent affecter l'algue à différents stades de sa vie. L'effet des métaux, herbicides et détergents sur les gamétophytes et sporophytes de Laminaria hyperborea a été étudié notamment par HOPKIN et KAIN (1978).

Métaux :

Le mercure, à la concentration de $0,01 \text{ mg/dm}^3$ diminue la survie des gamétophytes en germination. La croissance des sporophytes est inhibée et la respiration affectée pour des concentrations respectives de $0,05 \text{ mg/dm}^3$ et 5 mg/dm^3 (figure 22).

La germination des gamétophytes diminue à partir de la concentration de $0,1 \text{ mg}$ de cuivre/ dm^3 . A $0,01 \text{ mg/dm}^3$ de cuivre, la croissance des sporophytes est inhibée et la respiration ralentie à partir de 25 mg/dm^3 (figure 23).

Figure 21 : Schéma résumant le développement morphologique et exigences physiologiques pendant la gamétogénèse des Laminaires.

SR : libération des anthérozoïdes et substances attractives libérées dans l'eau.
(LÜNING, 1980).

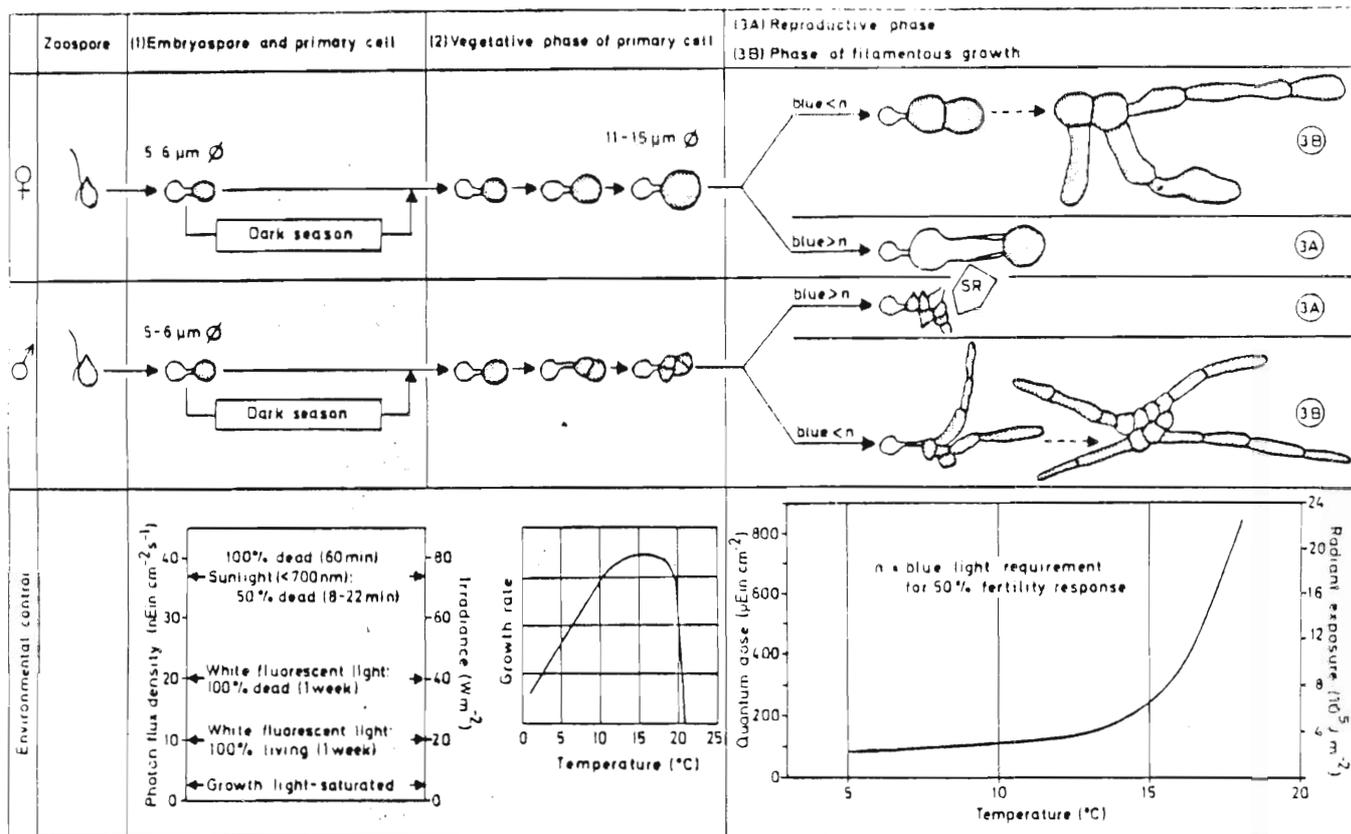


Figure 22 : Effets du mercure à différents stades :

A. densité de gamétophytes en germination ($/\text{mm}^2$) en fonction de la quantité de mercure (mg/dm^3)

B. constante de croissance de jeunes sporophytes (K_e)

C. taux de respiration de disques de tissus de la fronde quelque temps après addition du mercure (en % du taux initial de respiration).

■ 4 - 5 h ▲ 12 - 15 h
▼ 19 - 22 h ● 24 h

(HOPKIN et KAIN, 1978).

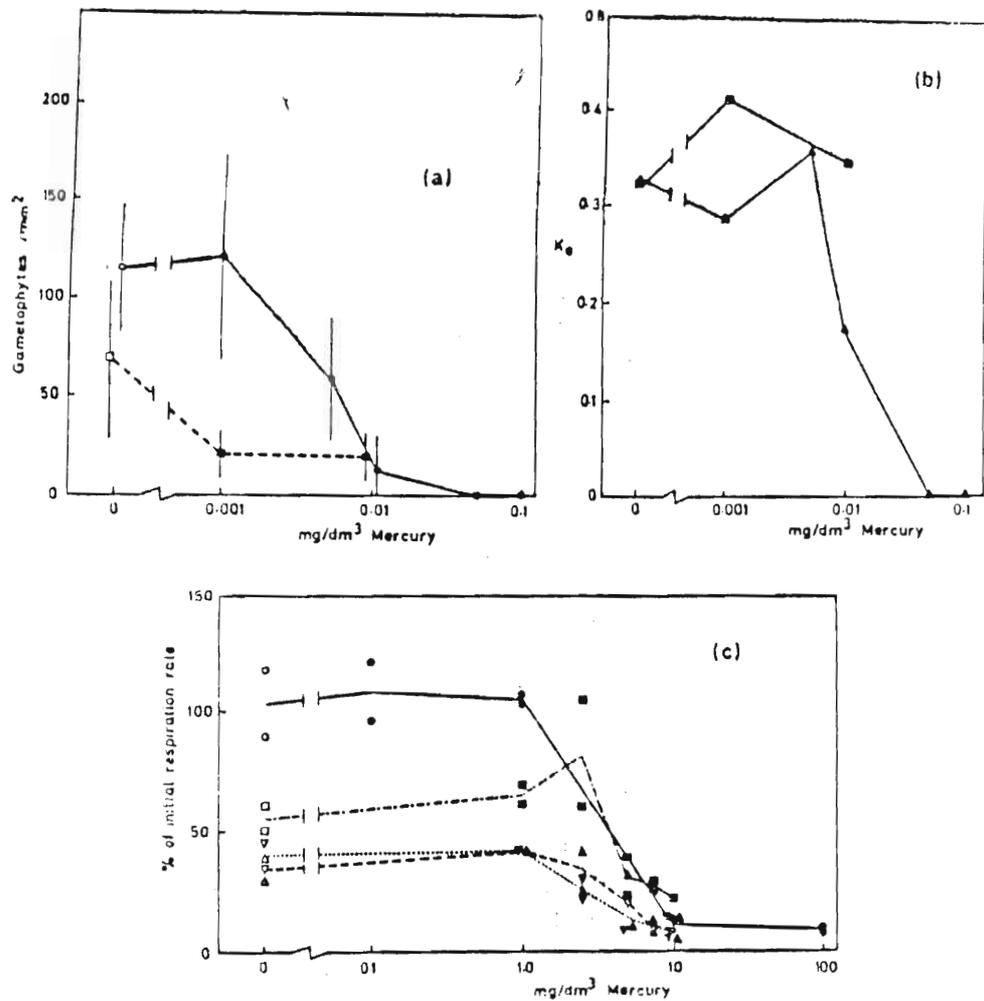


Figure 23 : Effet du cuivre à différents stades :

a. densité de gamétophytes en germination ($/\text{mm}^2$) en fonction de la quantité de cuivre (mg/dm^3)

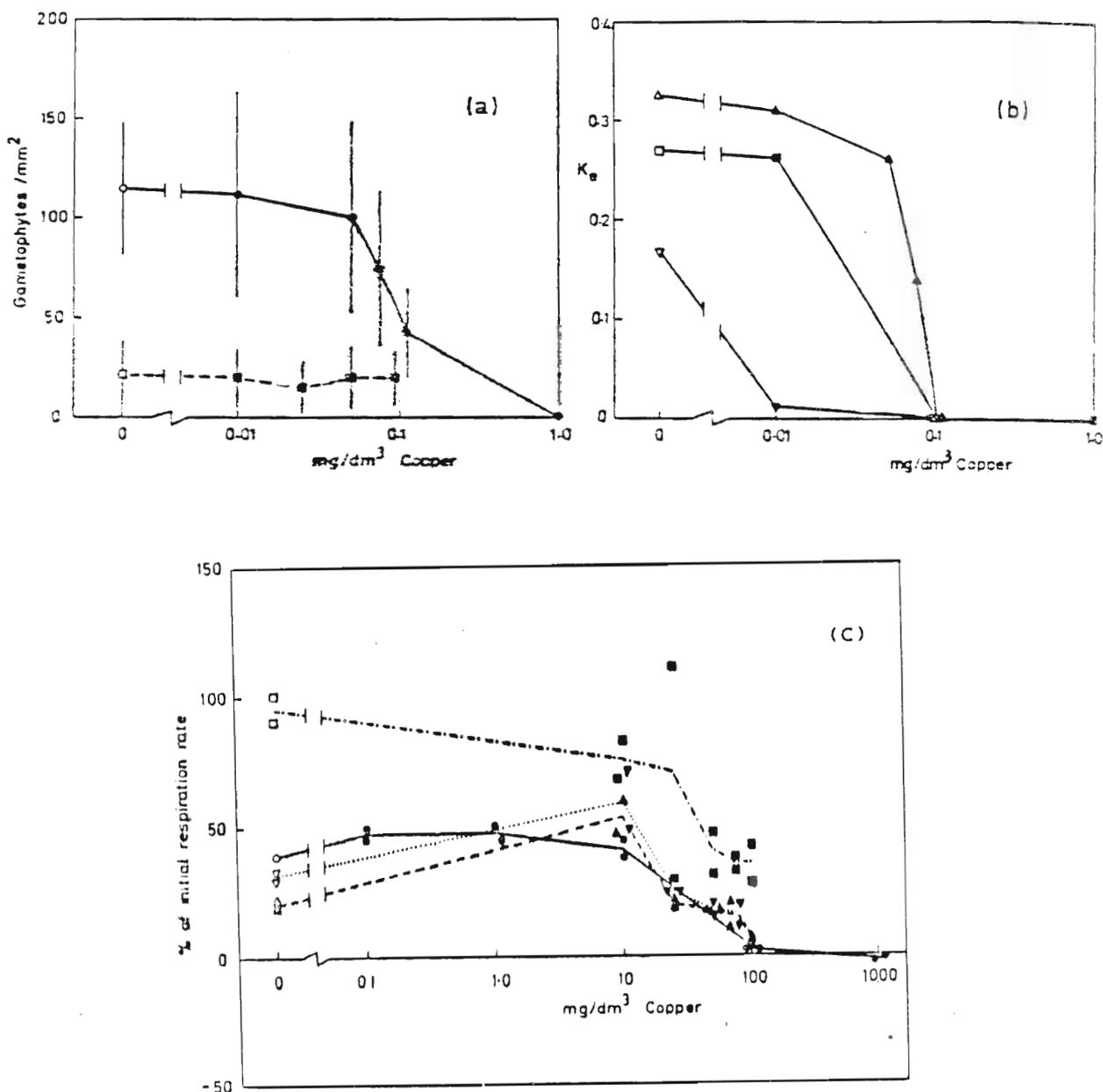
b. constante de croissance de jeunes sporophytes (K_s)

c. taux de respiration de disques de tissus de fronde (en % du taux initial de respiration) quelques temps après addition de cuivre) :

■ 5 - 6 h ▲ 12 - 15 h

▼ 18 - 21 h ● 24 h

(HOPKIN et KAIN, 1978).



Le zinc devient toxique pour la germination des gamétophytes à 5 mg/dm³, pour la croissance des sporophytes à 0,5 mg/dm³. A partir de 250 mg/dm³, la respiration diminue (figure 24).

La germination des gamétophytes n'est affectée qu'à partir de 10 mg de cadmium/dm³. A cette concentration, par contre, la croissance des sporophytes est arrêtée.

Herbicides : l'effet de l'atrazine (figure 25), du dalapon, du MCPA (figure 26) ont également été testés.

Détergents : parmi les détergents, les effets du détergent mixte A (figure 27) d'utilisation domestique et du détergent mixte B (figure 28) d'utilisation industrielle ont été particulièrement étudiés.

Conclusion

En culture, les zoospores et les stades gamétophytiques sont beaucoup plus tolérants que le stade sporophytique vis à vis du zinc, du cadmium, de l'atrazine, du MCPA, du phénol, du DOBS 055 et du cuivre. C'est l'inverse pour les détergents A et B. La réduction du taux de respiration nécessite de fortes concentrations par rapport à celles nécessaires à l'inhibition de la croissance des jeunes sporophytes (tableau 7). L'analyse de l'eau de mer (tableau 8) montre que les concentrations en métaux sont considérablement plus basses que les valeurs trouvées toxiques pour Laminaria hyperborea (tableau 9).

9. IMPORTANCE ECONOMIQUE

9.1. Densité et biomasse

Au plus haut niveau, le plus exposé à l'hydrodynamisme, prédominent les jeunes plants. Les populations à individus de grandes tailles se développent en "forêts" épaisses, en profondeur, à la faveur d'eaux plus calmes. Les populations de lisière, limitées par la profondeur et la lumière sont caractérisées par des individus nains.

C'est la profondeur qui affecte le plus la densité. ERNST (1966) a montré que la décroissance d'une population du Nord de la Bretagne, en fonction de ce facteur, était logarithmique. Les mesures de densité acquises par plongée demeurent rares, bien que reconnues comme les plus précises. KAIN (1971) donne, par exemple, pour des prélèvements entre 10 et 14 m, des densités au m² de 8 individus obtenues par benne et de 42 individus, par plongée.

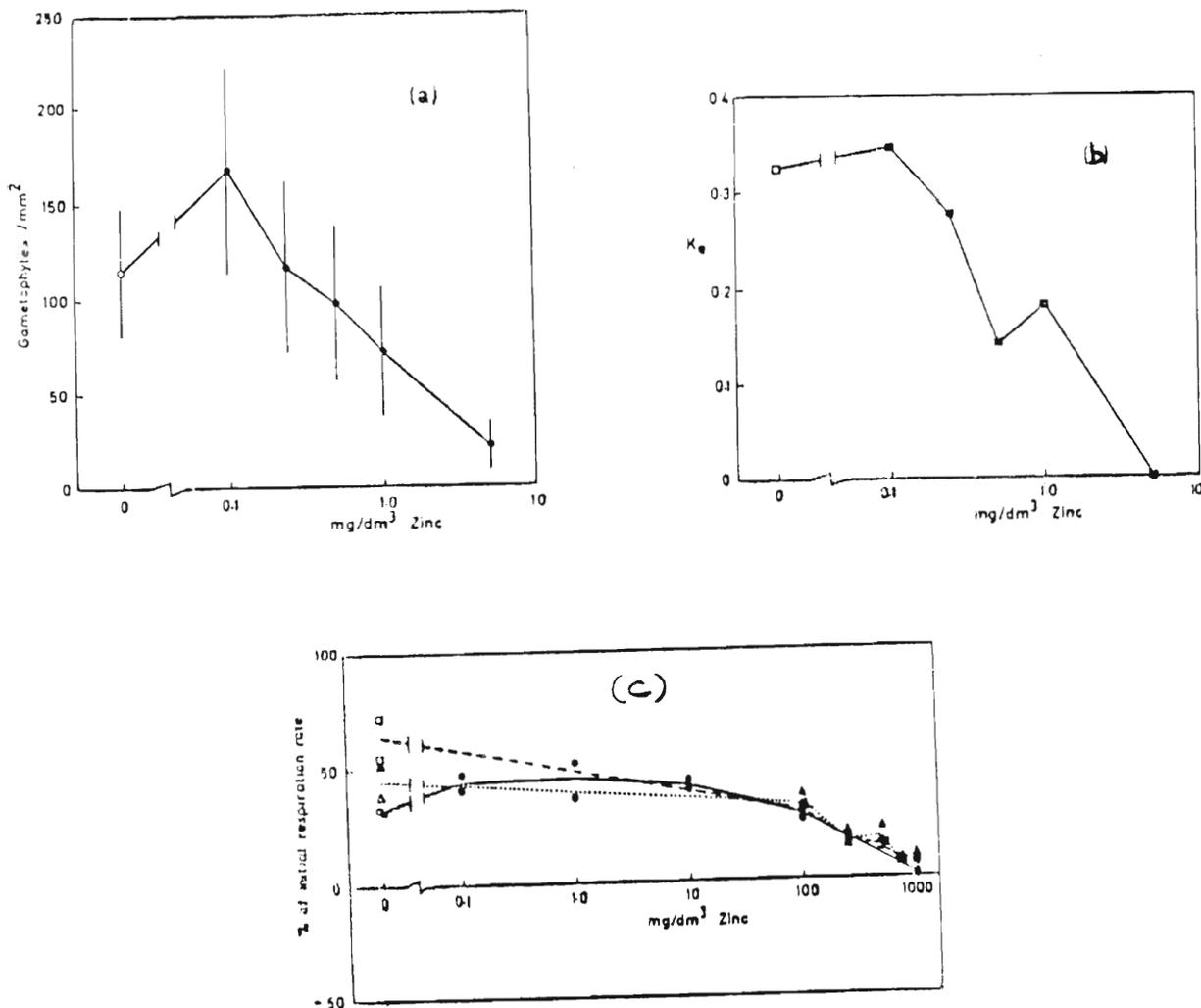


Figure 24 : Effets du zinc à différents stades :
 a. densité de gamétophytes en germination (/mm^2)
 b. constante de croissance des jeunes sporophytes (K_e)
 c. taux de respiration de disques de tissus de fronde (en % du taux de respiration initial) quelque temps après addition du zinc :
 ■ 15 - 17 h ▲ 24 h
 (HOPKIN et KAIN, 1978).

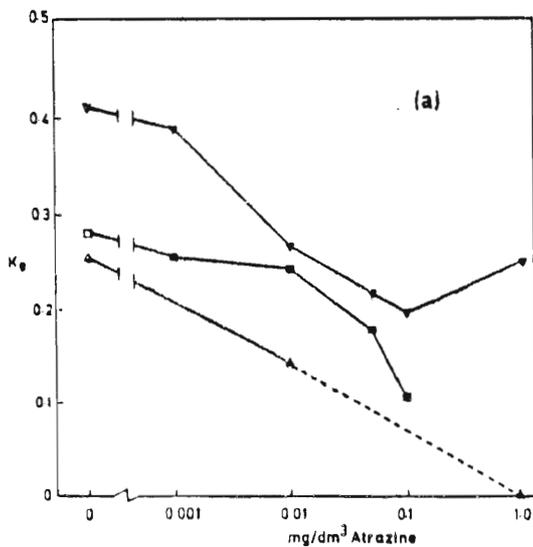


Figure 25 : Effet de l'atrazine sur la constante de croissance de jeunes sporophytes (3 expériences)
 (HOPKIN et KAIN, 1978).

Figure 26 : Effet du MCPA sur le taux de respiration :

● immédiatement après addition
 ■ 4 - 5 h après
 (HOPKIN et KAIN, 1978).

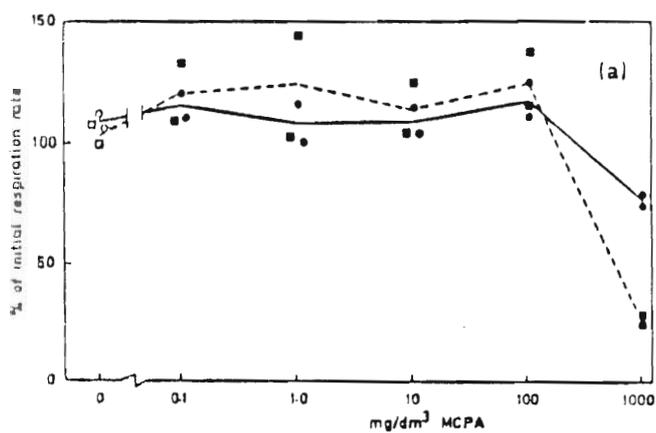
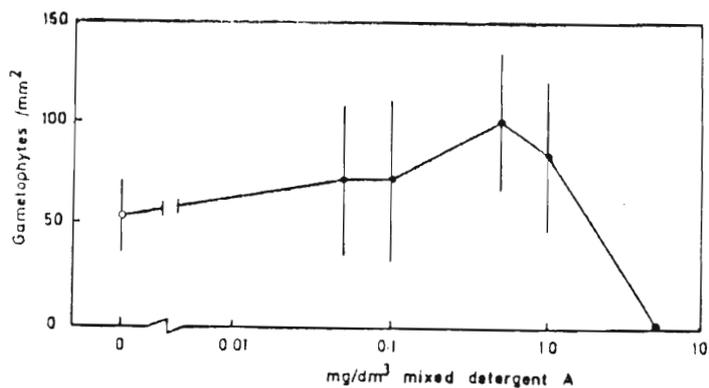


Figure 27 : Effet du détergent mixte A sur la densité de gamétophytes en germination. (HOPKIN et KAIN, 1978).



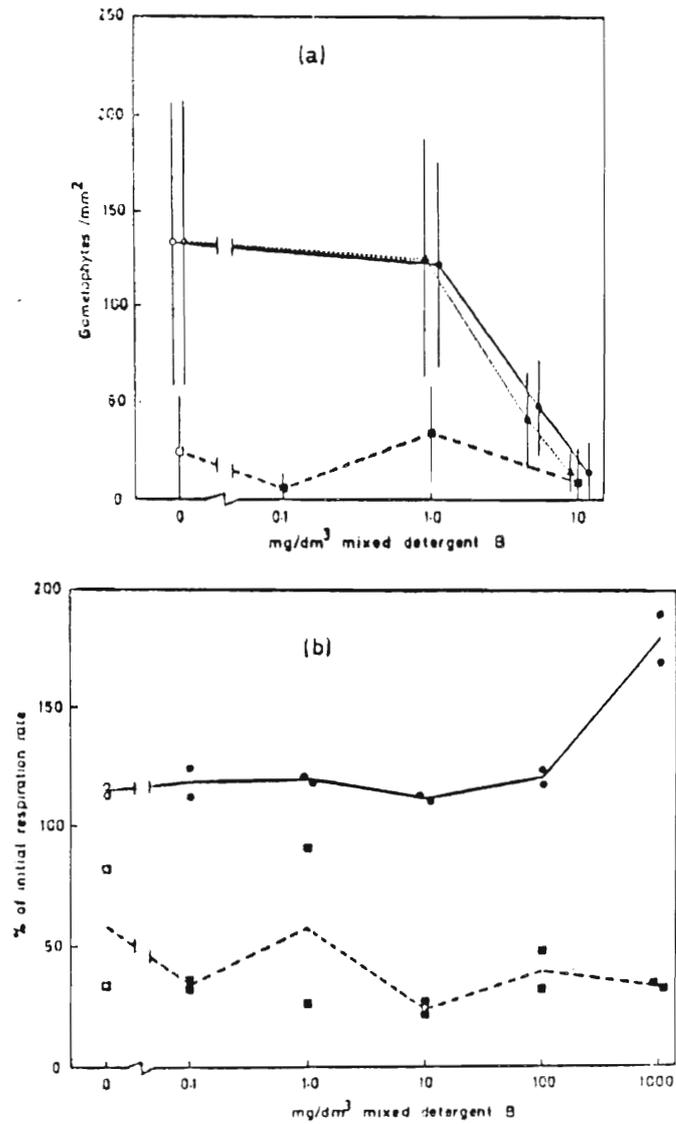


Figure 28 : Effet du détergent mixte B sur :
 a. la densité de gamétophytes en germination,
 b. le taux de respiration de tissus de fronde
 immédiatement après addition.
 (HOPKIN et KAIN, 1978).

Polluant	Gametophyte germination	Sporophyte culture (mg/dm ³)		Respirometry	Ocean seawater values (mg/dm ³)
	Inhibition of (mg/dm ³)	Lowest toxic	Lowest lethal	Lowest toxic (mg/dm ³)	(Riley & Chester, 1971)
Mercury	0.01	0.05	0.05	5.0	0.00005 ^a
Copper	0.1	0.01	0.1	25	0.003 ^a
Zinc	5.0	0.5	5.0	250	0.005
Cadmium	>10	0.1	10	—	0.00005
Atrazine	>1.0	0.01	1.0	>1000	—
Dalapon	>100	>100	>100	>1000	—
MCPA	>100	100	>100	1000	—
2,4-D	>100	>100	>100	>1000	—
Phenol	>100	75	75	100	—
Sodium pentachlorophenate	—	1.0	10	—	—
Mixed detergent A	5.0	>5.0	>5.0	—	—
Mixed detergent B	5.0	>10	>10	>1000	—
SLES	10	>10 ^b	>10	>1000	—
SDBS	0.5	1.0	>5	—	—
CFD	>10	>10	>10	1000	—
Pluronic	>100	>100	>100	>1000	—
DOBS 055	>10	1.0	10	—	—

^a Variable.

^b 10 mg/dm³ toxic to gametophytes.

Tableau 7 : Principaux résultats concernant divers différents polluants.
(HOPKIN et KAIN, 1978).

	Ocean seawater (Riley & Chester, 1971)	Eastern Irish sea (Preston et al., 1972)	Liverpool Bay (Abdullah et al., 1972)	Severn Estuary (Butterworth et al., 1972)
Mercury	0.00005	—	—	—
Copper	0.003	0.00066	0.00145	—
Zinc	0.005	0.0042	0.01186	0.052-0.012
Cadmium	0.00005	0.0004	0.00027	0.0058-0.0003

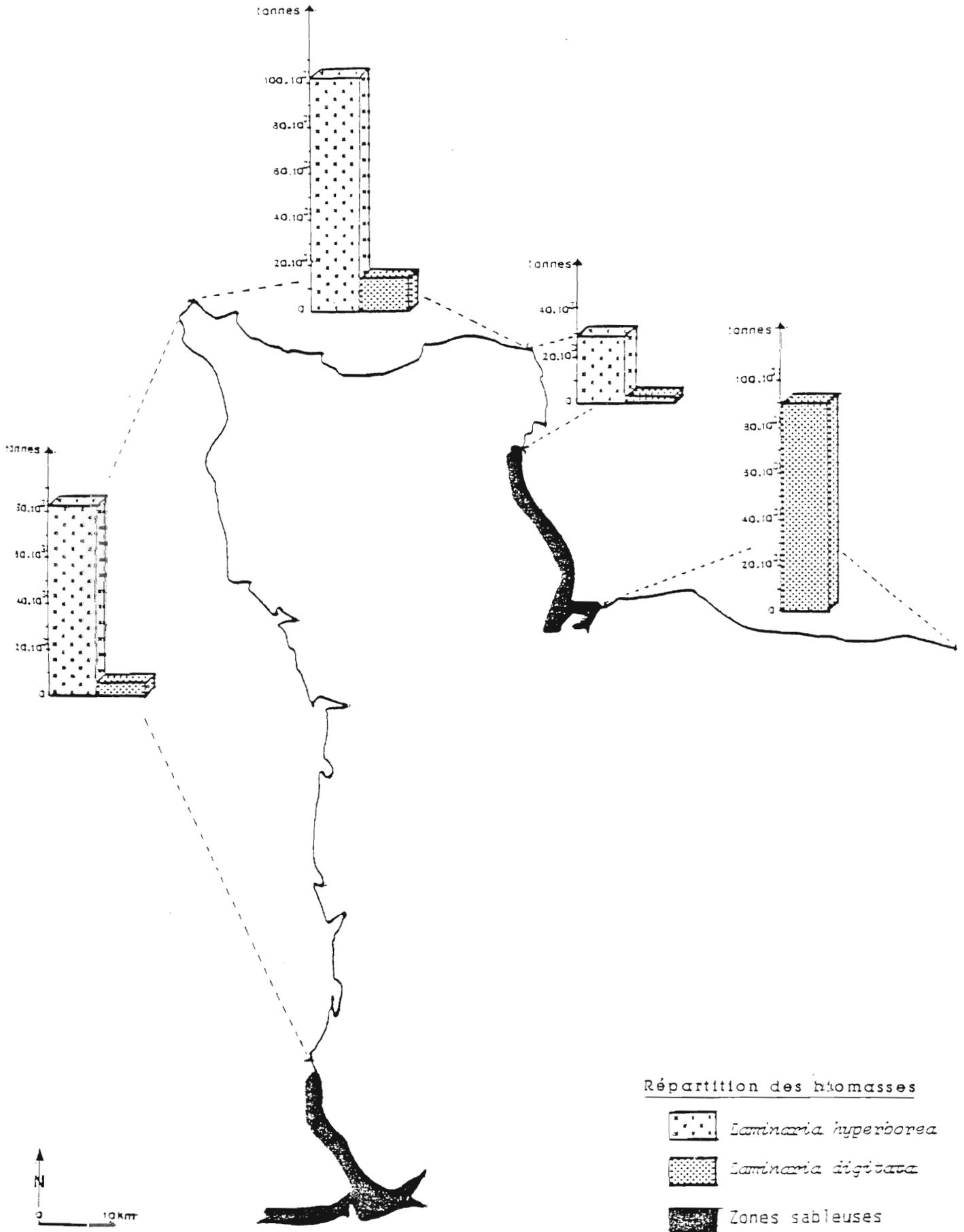
Tableau 8 : Concentration de l'eau de mer pour divers ions métalliques.
(HOPKIN et KAIN, 1978).

Metal	Ratio
Copper	3.3
Zinc	100
Mercury	200
Cadmium	2000

Tableau 9 : Concentrations toxiques pour une solution d'eau de mer.
(HOPKIN et KAIN, 1978).

CARTOGRAPHIE ET ETUDE DES POPULATIONS
DE LAMINAIRES DE BASSE NORMANDIE
(THOUIN, Université de CAEN, 1980-1983)

Figure 29



D'après THOUIN (1983), sur les côtes du Cotentin, les densités moyennes sont comprises entre 7 et 28 individus/m² et la biomasse moyenne entre 1,2 et 7,5 kg de poids sec/m².

D'après KAIN (1971) la production frondale annuelle est au moins égale à la biomasse estivale de fronde. A titre indicatif, nous donnons ici quelques mesures de biomasse (poids frais/m²) :

- Helgoland (LÜNING, 1969) : 11,1 kg (à - 2 m),
- Ecosse (JUPP, 1974) : 7,7 à 20 kg (à - 3m),
- Cotentin (THOUIN, 1983) : 1,2 à 7,5 kg.

L'estimation de la biomasse totale de Laminaria hyperborea sur les côtes du Cotentin est, d'après THOUIN (1983), de 214 000 tonnes. Laminaria hyperborea reste, de loin, l'espèce dominante sur nos côtes, par l'ampleur de ses formations et les biomasses représentées.

9.2. Récolte

9.2.1. Méthode d'exploitation

Les populations les plus intéressantes à exploiter sont installées par des fonds de - 10 m et nécessitent des outils de récoltes adaptés.

En Norvège et en Grande-Bretagne, par exemple, des dragues munies de lames coupantes ("trawl") permettent une récolte jusqu'à - 15 m.

En France, la CECA a procédé, en juillet 1984, aux essais d'une drague similaire. Le rendement a été de 3 tonnes/heure, résultat encore jugé insuffisant par cette entreprise qui souhaiterait arriver à 6 tonnes/heure. Un suivi sous-marin par vidéo et plongée de l'impact de cette drague sur des populations a montré dans un premier temps que 50 % des individus restaient en place, dont tous les juvéniles. Le renouvellement du stock semble ainsi préservé.

La récolte de Laminaria hyperborea demande la remontée complète de l'algue puisque la région du thalle contenant l'acide alginique de qualité est constituée par le stipe. Ceci entraîne une dénudation des surfaces exploitées qui, compte tenu de la durée nécessaire à la reconstitution des populations ne sont théoriquement à nouveau exploitables qu'après un délai de 6 ans. La drague française apparaît ainsi réunir les avantages d'une exploitation rationnelle et rentable tout en préservant la ressource. Un autre problème réside dans l'adaptation de ce système sur les navires goémoniers déjà existants.

9.2.2. Période d'exploitation

La période diffère selon la partie de l'algue destinée à être traitée. Pour la lame, la meilleure correspond au début de l'été, la biomasse étant alors la plus forte. Le stipe lui, peut être récolté pendant une période beaucoup plus longue, du printemps à la fin de l'été : la teneur en acide alginique est alors maximale.

9.2.3. Réglementation

La récolte de nuit est interdite pour les goémons de rive et de coupe et peut l'être pour les goémons-épaves.

L'arrachage est prohibé : seule la coupe au moyen d'instruments adaptés est autorisée. Elle se fait uniquement par bateaux armés pour la pêche, réservée aux inscrits maritimes. La Direction des Affaires Maritimes a autorité pour suspendre la récolte.

La réglementation porte sur la définition des personnes habilitées, les conditions de récolte et les dates d'ouverture et de fermeture de celle-ci.

9.2.4. Séchage - Conservation - Traitement en vert

Traditionnellement, après le ramassage, les algues étaient mises à sécher telles quelles sur les dunes. Un retournement régulier visait à accélérer ce séchage qui, dépendant étroitement de la durée d'ensoleillement, était de toute façon, trop long. Le séchage artificiel (étuves ...) quant à lui, s'est avéré trop coûteux et susceptible d'engendrer des pollutions ou de nuire à la viscosité de l'algue et donc de la qualité du produit final. Le traitement des algues "en vert", c'est-à-dire fraîches, par les industriels a entraîné la disparition de ces techniques artisanales. Désormais, une fois récoltées, les algues sont directement traitées en "vert" pour l'extraction de l'acide alginique et le stock restant conservé sous séchage dans une solution de formol.

9.3. Production

La Bretagne Nord fournit 95 % de la production française d'algues. Parmi celles-ci, Laminaria hyperborea, dont les stocks disponibles évalués à 150 000 tonnes sont les plus importants, n'est pas la plus exploitée, bien que l'acide alginique extrait de ses stipes constitue un excellent absorbant (CIAM, 1983).

Le Comité Interprofessionnel des Algues Marines de Brest publie chaque année la production (en tonnes) des espèces d'algues récoltées (cf. chapitre 9.3. Laminaria digitata, figure 32 et tableau 16) et leur prix (tableau 10).

	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
<u>Laminaria hyperborea</u>							-
- stipes verts d'épaves	105,00 F	115,00 F	120,00 F	129,00 F	126,99 F	133,00 F	142,00 F
- stipes et feuilles (pêchés)					147,00 F		

Tableau 10 : Prix en francs/tonne de 1978 à 1984.

9.4. Utilisation

9.4.1. **Alimentation humaine**

Très peu consommée, sa lame fut cependant, dans le passé, un moyen de lutte contre la famine.

9.4.2. **Alimentation animale**

Le stipe de Laminaria hyperborea peut être utilisé, après traitement, réduit en farine, comme additif à la nourriture des poulets ou du bétail.

9.4.3. **Engrais**

Depuis des siècles, Laminaria hyperborea a été ramassée et utilisée comme engrais, avec d'autres algues brunes, par les agriculteurs.

9.4.4. **Acide alginique**

Laminaria hyperborea livre un acide alginique fortement coloré nécessitant, au détriment de la qualité, un traitement chimique supplémentaire. L'acide alginique issu de Laminaria hyperborea est utilisé, entre autres, pour la composition des empreintes dentaires.

9.4.5. Laminarine

Son usage en médecine comme anticoagulant s'avère plus efficace que celui de l'héparine.

9.4.6. Stipe

Il est utilisé en gynécologie pour dilater le col de l'utérus par réhydratation et également en chirurgie comme fistule.

BIBLIOGRAPHIE

- EDWARD A., 1980, Ecological studies of the kelp, Laminaria hyperborea, and its associated fauna in south west Ireland. Ophelia 19(1) : pp. 47-60.
- HARKIN E., 1980, Fluctuations in epiphyte biomass following Laminaria hyperborea carry removal. Xth International Seaweed Symposium : pp. 303-308. Ed. Tore Lewring.
- HOPKIN R., KAIN J.M., 1978, The effects of some pollutants on the survival, growth and respiration of Laminaria hyperborea. Estuarine and Coastal Mar. Sc. 7 : pp. 531-553.
- JUPP B.P., DREW E.A., 1974, Studies on the growth of Laminaria hyperborea (Gunn.) Fosl. I. Biomass and productivity. J. exp. mar. biol. ecol. 15 : pp. 185-196.
- KAIN J.M., 1963, Aspects of the biology of Laminaria hyperborea. 2. Ages, weight and length. J. mar. biol. assoc. U.K. 43 (1) : pp. 129-151.
- KAIN J.M., 1964, Aspects of the biology of Laminaria hyperborea. 3. Survival and growth of gametophytes. J. mar. biol. ass. U.K. 44 : pp. 415-433.
- KAIN J.M., ed. 1964, A study on the ecology of Laminaria hyperborea (Gunn.) Fosl. IV^e International Seaweeds Symposium Biarritz 1961. Pergamon Press : pp. 207-214.
- KAIN J.M., 1965, Aspects of the biology of Laminaria hyperborea. 4. Growth of early sporophytes. J. mar. biol. assoc. U.K. 45 : pp. 129-143.
- KAIN J.M., 1967, Populations of Laminaria hyperborea at various latitudes. Helgol. Wissensch. Meeresunt 15 : pp. 489-499.
- KAIN J.M., 1969, The biology of Laminaria hyperborea. 5. Comparison with early stages of competition. J. mar. biol. assoc. U.K. 49 (2) : pp. 455-473.
- KAIN J.M., 1971, Synopsis of biological data on Laminaria hyperborea. FAO Fish. Synop. 87 : pag. var.
- KAIN J.M., 1975, The biology of Laminaria hyperborea. 7. Reproduction of the sporophyte. J. mar. biol. assoc. U.K. 55 : pp. 567-582.
- KAIN J.M., 1976, The biology of Laminaria hyperborea. 9. Growth pattern of fronds. J. mar. biol. assoc. U.K. 56 : pp. 603-628.
- KAIN J.M., 1977, The biology of Laminaria hyperborea. 10. The effect on depth on some populations. J. mar. biol. assoc. U.K. 57 : pp. 687-607.
- LARSEN B., HAUG A., 1959-1961, The distribution of Iodine and other constituents in stipe of Laminaria hyperborea (Gunn.) Foslie. Bot. Mar. 1 (1/2) : pp. 251-252.
- LOBBAN C.S. et al, 1981, Photoeriod affects enzyme activities in the kelp, Laminaria hyperborea. Z. Pflanzenphysiologie 105 (1) : pp. 81-83.

- LÜNING K., 1969, Growth of amputated and dark exposed individuals of the brown algae Laminaria hyperborea. Mar. biol. 2 (3) : pp. 218-223.
- LÜNING K., 1971, Seasonal growth of Laminaria hyperborea under recorded underwater light condition near Helgoland. IV European Marine Biology Symposium. Cambridge Univ. Press : pp. 347-361.
- LÜNING K., 1970, Cultivation of Laminaria hyperborea in situ and in continuous darkness under laboratory conditions. Helgol. Wissensch Meeresunt. 20 : pp. 79-88.

FUCUS SERRATUS (Linné)

SOMMAIRE - FUCUS SERRATUS

1. NOMENCLATURE	1
2. POSITION SYSTEMATIQUE	1
3. DISTRIBUTION.....	1
3.1. Répartition systématique	1
3.2. Répartition géographique	2
3.3. Espèces accompagnatrices	2
4. DESCRIPTION	3
4.1. Morphologie et développement du thalle	3
4.2. Anatomie du thalle	4
4.3. Durée de vie	4
5. CROISSANCE	7
5.1. Modalités	7
5.2. Biométrie	7
5.3. Gibberelline	7
6. REPRODUCTION	9
6.1. Généralités	9
6.2. Oogones et anthéridies	13
6.3. Libération des gamètes et fécondation	14
6.4. Cycle de vie	19
6.5. Germination	19
7. COMPOSITION CHIMIQUE	19
7.1. Composition moyenne	19
7.2. Composition chimique des parois isolées et des tissus exocellulaires	22
7.3. Acide alginique	23
7.4. Fucanes	23
7.5. Lipides	25
7.6. Extrait sec et rendement	26
7.7. Substances antimicrobiennes et antinéoplasiques	27
8. INFLUENCE DE DIFFERENTS FACTEURS	27
8.1. Facteurs physiques	27
8.2. Facteurs chimiques	34
8.3. Autres facteurs	38

9. IMPORTANCE ECONOMIQUE	39
9.1. Utilisation dans différents domaines	39
9.2. Production	40

BIBLIOGRAPHIE

1. NOMENCLATURE

Le nom de Fucus serratus Linné provient du grec Phukos = algue, et du latin serratus comme une scie (NEWTON, 1931).

Noms vernaculaires en France : goémon, varech.

Cependant, il faut préciser que la dénomination de goémon vient du vieux breton "gwémon" et qu'en fait, elle ne recouvre qu'un composé de diverses algues, telles que Fucus, Laminaria, Saccorhiza, Ascophyllum.

2. POSITION SYSTEMATIQUE

Fucus serratus Linné appartient :

- au Phylum des **Chromophytes**, caractérisé par l'abondance des caroténoïdes intraplastidiaux et par des cellules flagellées hétérocontées,
- à l'embranchement des **Phéophycophytes**,
- à la classe des **Phéophycées** (ou algues brunes),
- à la sous-classe des **Cyclosporées**, au cycle monogénétique diploïde
- à l'Ordre des **Fucales**, dans lequel les gamétophytes sont diploïdes ; la méiose intervenant lors de la gamétogénèse,
- à la Famille des **Fucacées**, qui renferme les genres Fucus, Ascophyllum et Pelvetia.

3. DISTRIBUTION

3.1. Répartition géographique

"Dans la zone de balancement des marées, Fucus serratus forme une ceinture très nette limitée en haut par celle de Fucus vesiculosus et Ascophyllum nodosum, et en bas par les Himanthalia et Laminaires" (HAMEL, 1931-1939).

Il peut s'étendre jusqu'au niveau supérieur des basses mers de vives eaux et donc supporter de grandes différences écologiques.

3.2. Répartition géographique

Fucus serratus Linné se rencontre de la Scandinavie au Nord du Portugal (PAZO et NIELL, 1977) et est très commun sur les côtes occidentales de Dunkerque à Arcachon (HAMEL, 1931-1939). Il se retrouve également à l'Ouest de l'Amérique du Nord et en Océanie (CHAPMAN, 1970) (figure 1).

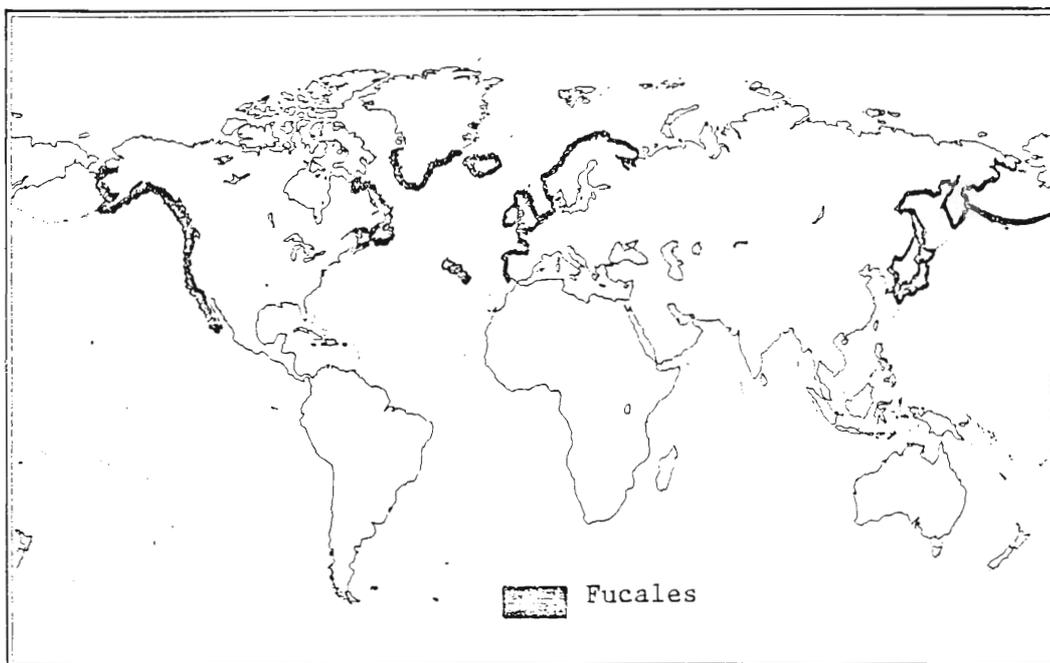


Figure 1 : Distributin géographique de quelques Fuciales d'intérêt économique (VALET, 1976).

3.3. Espèces accompagnatrices

Fucus serratus sert assez fréquemment de support à certains animaux tels que Bryozoaires, Hydrozoaires, Annélides, Eponges (Porifera) et Tuniciers (Urochordata).

La distribution des Eponges Scypha ciliatum (Fabr.), Scypha compressa (Fabr.) et des Tuniciers Didemnum maculosum (Milne Edwards) et Polychinum aurantium (Milne Edwards) a été examinée dans une communauté de Fucus serratus par BOADEN et al (1976).

O'CONNOR et al (1979) ont identifié, dans la communauté épifaunale de Fucus serratus, 5 espèces de Bryozoaires :

- Membranipora membranacea (L.),
- Flustriellidra hispida (Fabricius),
- Alcyonidium hirsutum (Fleming),
- Electra pilosa (L.),
- Celleporella hyalina.

Sur les 19 formes sessiles présentes sur les Fucus serratus du détroit de Menai en Galles du Nord, seules les 5 espèces les plus abondantes ont été étudiées en détail par WOOD, SEED (1980). Ce sont les bryozoaires Flustriellidra hispida, Electra pilosa, Alcyonidium hirsutum, et les Hydroïdes Dynamena pumila et Campanularia flexuosa. Ces formes sessiles semblent incapables de résister à la dessiccation accrue des niveaux supérieurs intertidaux. Parmi les Annélides polychètes, les larves de Spirorbis borealis et Spirorbis spirorbis se rencontrent fréquemment sur les frondes de Fucus serratus et Fucus vesiculosus (WILLIAMS, 1964 ; WISELY, 1959 et KNIGHT-JONES et al, 1971).

Une substance chimique émise par l'algue semble être responsable de cette fixation dont le mécanisme reste encore inconnu.

En lumière réduite, et par comparaison avec d'autres supports tels que le granit et l'ardoise, les Fucus deviennent moins favorables à la fixation des larves de Spirorbis spirorbis (KNIGHT-JONES et al, 1971).

Dans des conditions naturelles, les larves de Spirorbis borealis semblent se fixer préférentiellement sur des rainures concaves, plutôt que sur les surfaces planes de la fronde de Fucus serratus ; une densité de 12 à 33 individus par cm² a été observée dans la nature à Menai Straits, North Wales (WISELY, 1959).

4. DESCRIPTION (HAMEL, 1931-1939 ; FELDMANN, 1954)

4.1. Morphologie et développement du thalle

Fucus serratus Linné est facilement reconnaissable par son thalle aux bords nettement dentés, dépourvu de vésicules, de teinte brun-orangé.

Sa longueur varie de 30 à 180 cm (HAMEL, 1931-1939 ; NEWTON, 1931).

Il est fixé au substrat par un petit disque se prolongeant d'un stipe court, aplati qui se ramifie rapidement pour supporter une fronde pleine, ramifiée dichotomiquement et pourvue d'une nervure médiane large et peu saillante où se répartissent de part et d'autre des cryptes pilifères (HAMEL, 1931-1939). KNIGHT et PARKE (1950) mettent en relation (figure 2) le nombre de dichotomies avec la longueur du thalle de Fucus serratus dans différentes stations. Les dichotomies sont généralement inégales (figures 3,4 et 5 ; KNIGHT et PARKE, 1950).

"Sur les rochers assez exposés, Fucus serratus persiste alors que la plupart des autres Fucacées ont disparu, et se présente alors sous une forme très étroite, ayant moins d'un centimètre de largeur (forme angustifrons). Dans les endroits très calmes, au contraire, les frondes deviennent très larges et peuvent atteindre 5 cm de largeur (Fucus latifrons)" (HAMEL, 1931-1939).

4.2. Anatomie du thalle

Une coupe transversale du thalle de Fucacées montre une "écorce" composée de quelques assises de cellules remplies de petits chromatophores discoïdes, et une "moëlle", occupant la majeure partie du thalle, formée de cellules médullaires incolores, arrondies, lâchement réunies ; entre-elles, s'insinuent des rhizoïdes descendants où "hyphes" à cellules plus étroites, à membrane épaisse, émis par les cellules corticales.

Les hyphes abondent dans les nervures et dans les parties basales où elles forment la majeure partie des disques fixateurs (HAMEL, 1931-1939).

4.3. Durée de vie

Fucus serratus pourrait avoir une durée de vie allant de 3 à 5 ans.

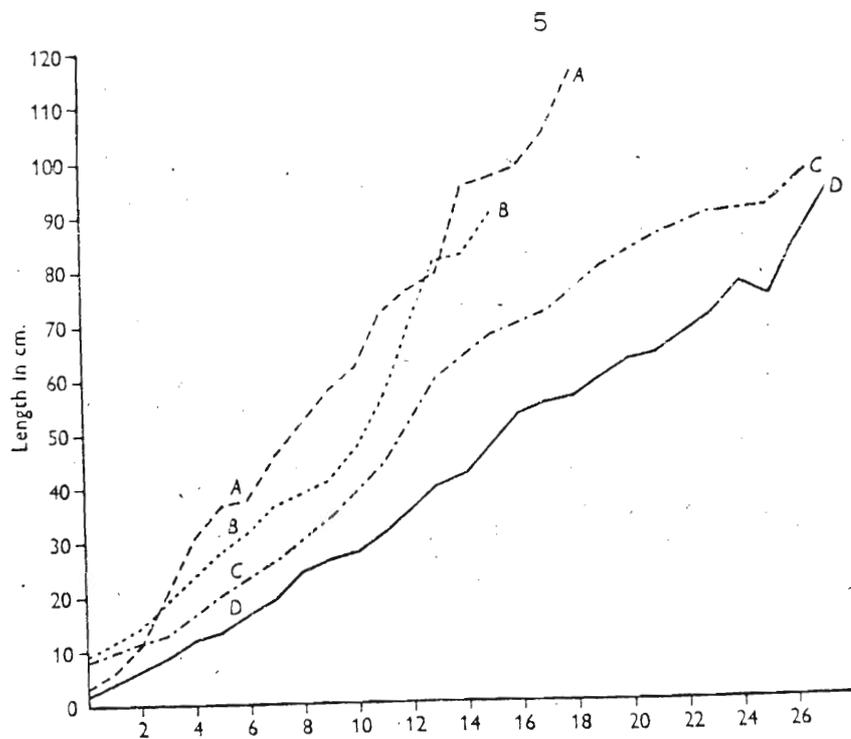


Figure 2 : Relations entre la longueur du thalle et le nombre de dichotomies chez Fucus serratus dans différentes stations :

A : "Serratus Rock", côte Ouest de l'île de Luing, Argyll.
 B : "Ascophyllum Rock", côte Ouest de l'île de Luing, Argyll.
 C : Port Erin, île de Man.
 D : Church Reef, Wembury, Devon.

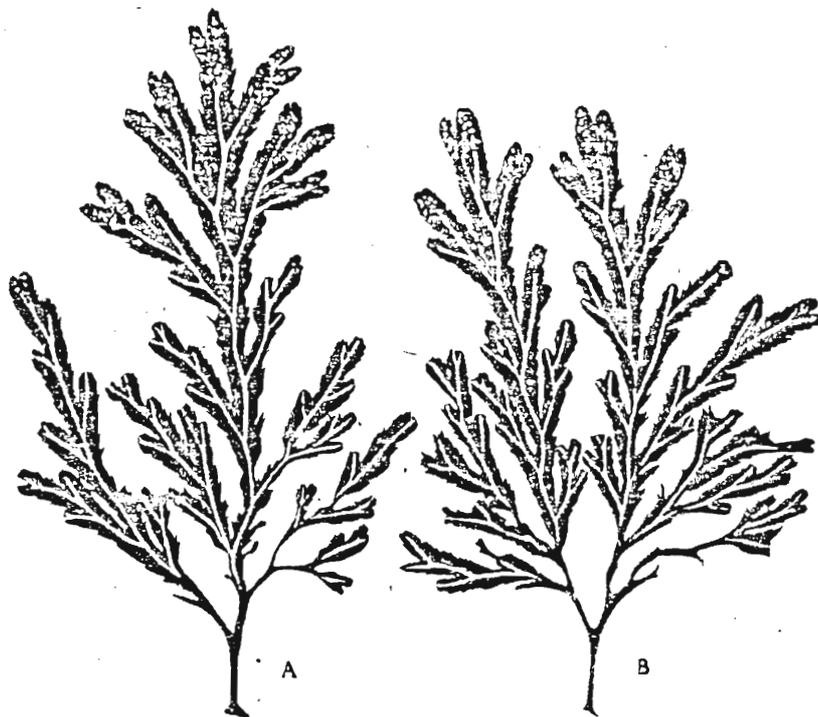


Figure 3 : Plants de Fucus serratus de la côte de Manx montrant la forme normale (A) et la double forme (B) x 0,23.

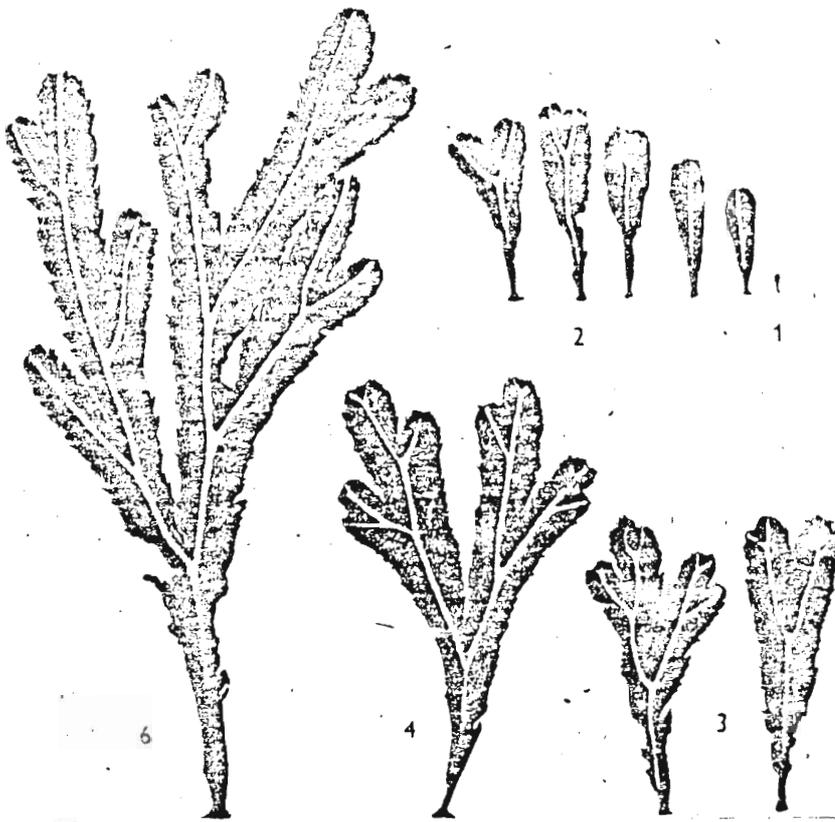


Figure 4 : Germinations de *Fucus serratus* âgées de 1 à 6 mois (x 0,27).
(KNIGHT et PARKE, 1950).

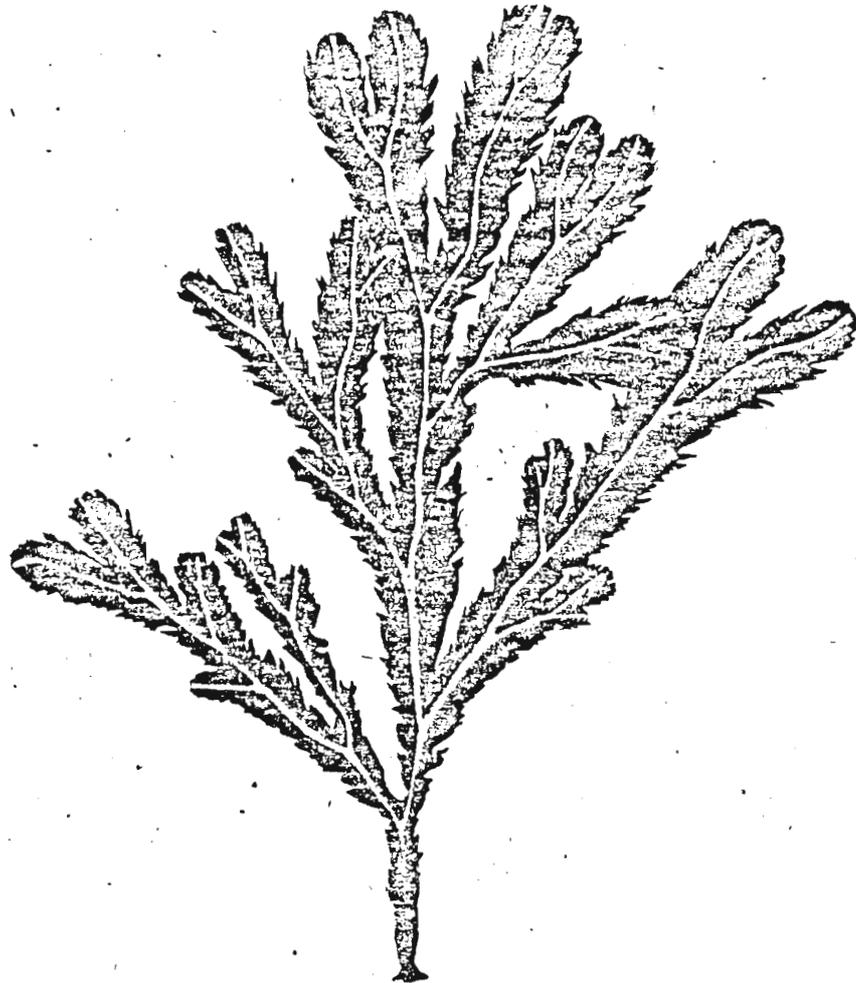


Figure 5 : Individus stérile d'un an de la côte d'Argyll (x 0,25)
(KNIGHT et PARKE, 1950).

5. CROISSANCE

5.1. Modalités

Chez les Fucacées, le thalle ramifié dans un plan croît par l'intermédiaire d'une cellule initiale unique à six faces, située au fond d'une dépression remplie de mucilage (figure 6). Elle se divise transversalement et latéralement : les divisions des quatre faces latérales engendrent le tissu cortical, et les cloisonnements de sa face inférieure le tissu médullaire (figure 7).

Une cellule marginale peut former des ramifications en fonctionnant alors comme une initiale.

Outre cette croissance terminale, un accroissement en épaisseur s'effectue par l'intermédiaire de cellules corticales.

5.2. Biométrie

La croissance a été estimée par mesures de longueur, comptage des ramifications ou estimation de la superficie de l'espèce, qui décroît après la période de reproduction pour ensuite augmenter jusqu'à la prochaine période de reproduction (MENDOZA, 1979). Le taux de croissance et le nombre de dichotomies pour une même longueur de thalle varient considérablement d'une station à l'autre (figure 2) : à Argyll par exemple, la vitesse de croissance moyenne atteignait 0,85 cm/semaine, tandis qu'à Devon elle n'était que de 0,49 cm/semaine (KNIGHT et PARKE, 1950).

5.3. Gibberelline

Dans de nombreuses espèces d'algues, dont le Fucus serratus, une hormone de croissance, la gibbérelline, a été identifiée. Son activité, soumise à des variations saisonnières (WILDGOOSE et al, 1978) est maximale en octobre et minimale en avril (figure 8).

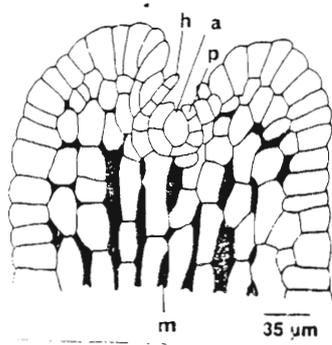


Figure 6 : Sommet d'une partie de thalle mature juvénile de Fucus, montrant la dépression apicale (a), les restes des poils terminaux (h), le proméristème (p) et la médulla (m). (d'après OLTMANNNS, 1989).

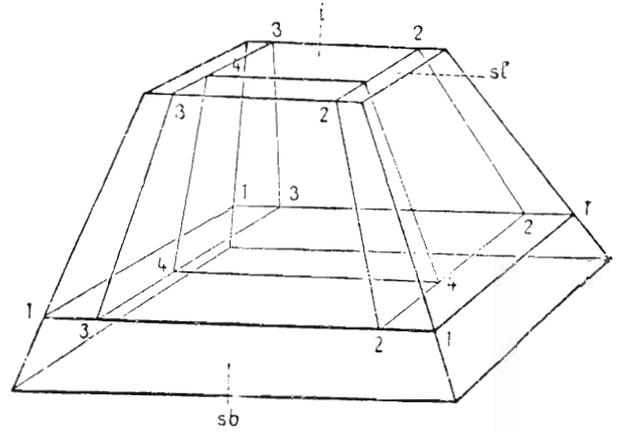


Figure 7 : Schéma de la cellule initiale pyramidale du Fucus. Les chiffres indiquent les cloisonnements successifs: i : cellule initiale
sb : segment basal,
sl : segment latéral.
(d'après OLTMANNNS).

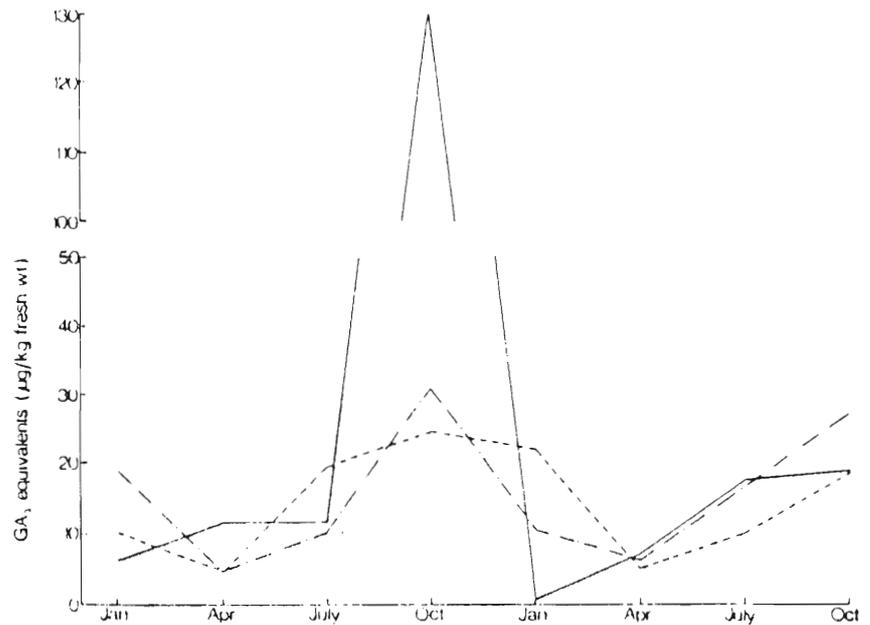


Figure 8 : Variations saisonnières de l'activité de la gibbérelline chez Ascophyllum nodosum (.....)
Fucus serratus (-----)
Fucus vesiculosus (_____)

(d'après WILDGOOSE et al, 1978).

6. REPRODUCTION

6.1. Généralités

La reproduction asexuée n'existe pas chez les Fucales qui se reproduisent uniquement à l'aide d'organes sexuels ou gamétocystes (oogones et anthéridies) logés dans de petites cavités creusées dans le thalle, sous l'épiderme, plus ou moins sphériques, appelées "conceptacles" et communiquant avec l'extérieur par une ostiole (figures 9 et 10) (HAMEL, 1931-1939). Ces conceptacles sont regroupés à l'extrémité de la fronde pour former des réceptacles pouvant s'étaler sur 10 cm de longueur (HAMEL, 1931-1939). 4678 réceptacles ont été dénombrés sur un pied de Fucus serratus par KNIGHT et PARKE (1950).

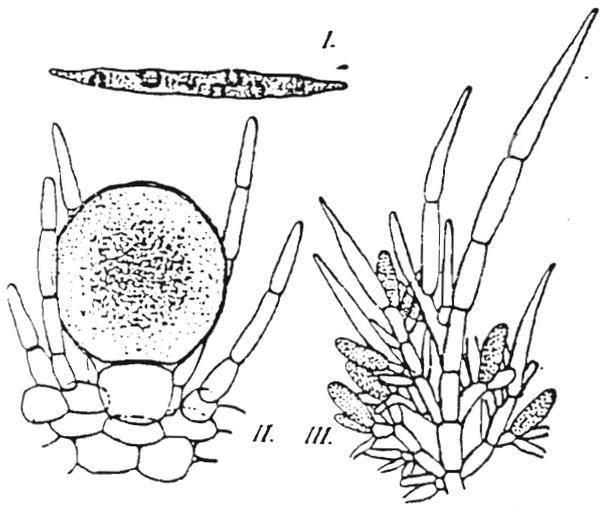


Figure 9 : Fucus serratus (L.) :

I, coupe dans un réceptacle femelle montrant la disposition des conceptacles (X2) ; II, jeune oogone au milieu des poils (X165) ; III, touffe de poils portant des anthéridies (X165).

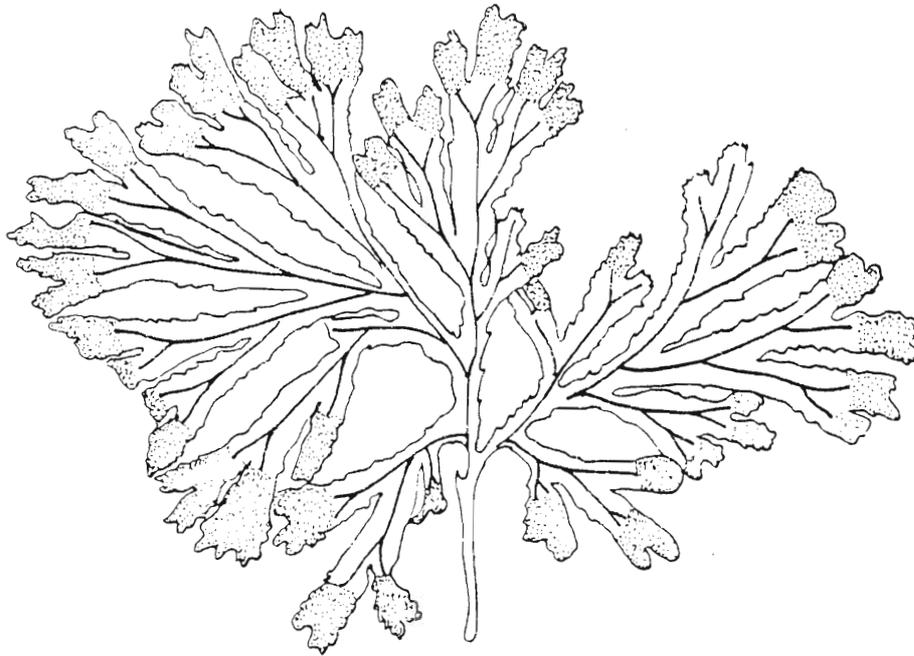
(d'après THURET et BORNET, in HAMEL, 1939).

Fucus serratus est une espèce dioïque. Ses conceptacles renferment donc, selon les individus, des organes mâles (anthéridies) ou des organes femelles (oogones), fertiles surtout durant la période d'août à janvier. La nervure centrale n'est alors plus visible (figures 10 et 11).

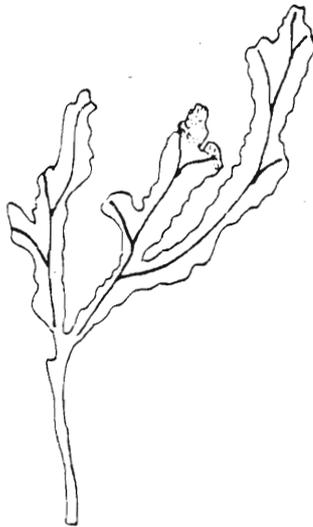
Contrairement aux autres Phéophycées n'appartenant pas aux Cyclosporées, les Fucus ne présentent pas d'alternance de générations. Ce sont des gamétophytes diploïdes où la méiose s'effectue lors de la gaméto-



Figure 10 : 1. Fucus serratus, grandeur nature
 2. Coupe transversale dans un réceptacle montrant
 2 conceptacles
 3. Spores
 4. Grappe d'antheridies
 5. Une antheridie contenant des zoospores dont
 certaines se sont libérées.
 (HAMEL, 1931-1939).



(a)



(b)

Figure 11 : Plants de Fucus serratus montrant :
a : la vaste étendue des réceptacles terminaux
b : ce qui reste de l'appareil végétatif après
la défoliation des réceptacles et du tissu
végétatif adjacent
(KNIGHT et PARKE, 1950).

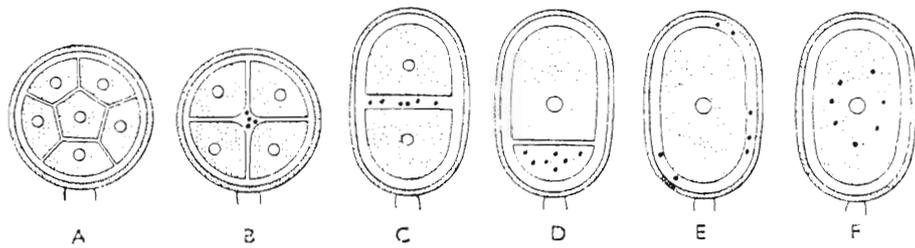


Figure 12 : Schéma de la formation des oosphères et de l'élimination des noyaux surnuméraires chez les Fucales :

- A : Fucus
 B : Ascophyllum
 C : Pelvetia
 D : Hesperophycus
 E : Cystoseira
 F : Sargassum

Les noyaux fonctionnels sont figurés en blanc, les noyaux éliminés, en voie de dégénérescence, en noir.
 (in FELDMANN, 1978).

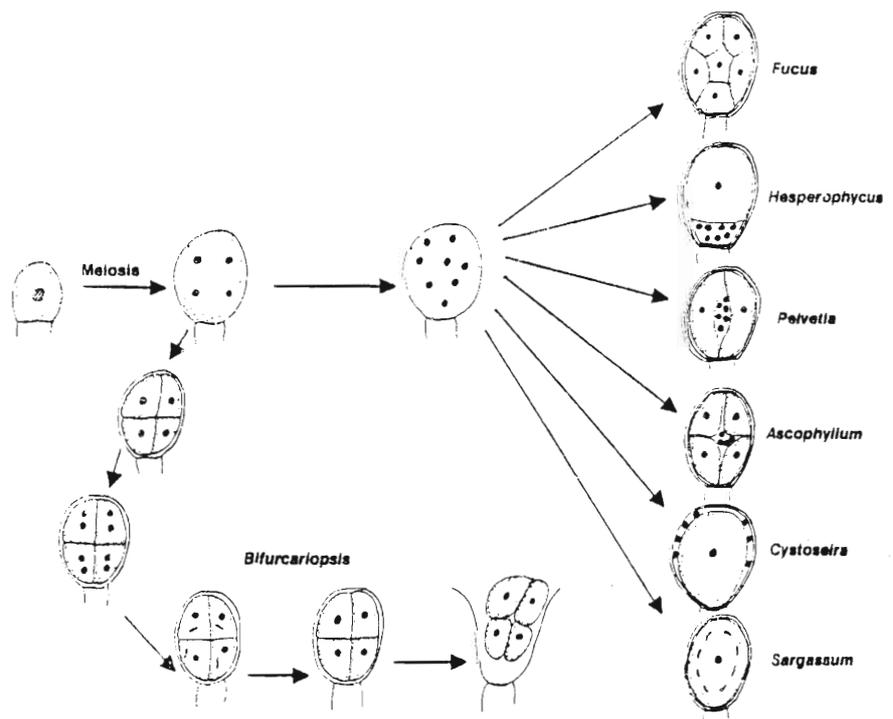


Figure 13 : Schéma des différents types de développement de la structure reproductrice femelle chez les Fucales.

(d'après SMITH, 1955 ; JENSEN, 1974) - Extrait de LEE, 1980.

génèse (oosphères et anthérozoïdes). Le zygote reproduit directement un nouveau gamétophyte diploïde.

Le cycle de Fucus serratus est donc monogénétique diplophasique.

6.2. Oogones et anthéridies

Le gamétophyte femelle porte des oogones globuleux situés chacun à l'extrémité d'un court pédicelle unicellulaire (figure 12A, 9I).

"Les oogones naissent aux dépens des cellules pariétales du conceptacle, sous forme d'une protubérance ovoïde qui grossit, se divise bientôt en 2 cellules par une cloison transversale ; la supérieure représente l'oogone et l'inférieure joue le rôle de pédicelle" (HAMEL, 1931-1939).

La paroi de l'oogone est composée de 3 couches : la plus externe est l'exochiton, les plus internes sont le mésochiton et l'endochiton, suivant la nomenclature proposée par FARMER et WILLIAMS (1897). Chaque oogone renferme un noyau diploïde à 64 chromosomes qui, à la suite de 3 mitoses successives, dont une réductionnelle, donne 8 noyaux haploïdes se transformant chacun en une oosphère fonctionnelle (figures 12A et 13).

Les anthéridies des gamétophytes mâles sont plus petits, globuleux, entourés de plusieurs enveloppes et insérés sur des poils ramifiés du conceptacle (figure 9III). A la suite de 6 mitoses successives dont la première est réductrice, le noyau diploïde de chaque anthéridie donne naissance à 64 anthérozoïdes (figure 10).

BERKALOFF et ROUSSEAU (1979) ont décrit les principaux aspects de la maturation anthéridiale de Fucus serratus Linné, depuis la cellule parentale uninucléée jusqu'à la libération des anthérozoïdes matures.

Dans les oogones et anthéridies de Fucus parvenus à maturation, sont rencontrés de l'intérieur vers l'extérieur de la cellule :

- une couche fibrillaire constituée d'un mélange de fucanes et alginates,
 - une zone amorphe de fucanes,
 - une couche fibrillaire, riche en alginates
- (d'après Mc CULLY, 1968 ; VREELAND, 1981).

6.3. Libération des gamètes et fécondation

Oogones et anthéridies s'échappent des conceptacles par l'ostiole. Les parois se déchirent, libérant ainsi des oosphères sphériques dépourvues de tout appareil locomoteur, et des anthérozoïdes piriformes, pourvus de 2 cils inégaux insérés latéralement, le flagelle postérieur étant très long. L'extrémité antérieure des anthérozoïdes est prolongée par une structure plane : le proboscis (MANTON et CLARKE, 1951) (figure 14).

Chez les Fucus les anthérozoïdes sont attirés vers l'oosphère par chimiotachisme (figure 15). Un conjugué octatrième appelé fucoserraté a été isolé des oeufs de Fucus serratus (MÜLLER et JAENICKE, 1973 ; JAENICKE et SEFERIADIS, 1975) mais il n'est pas spécifique de l'espèce.

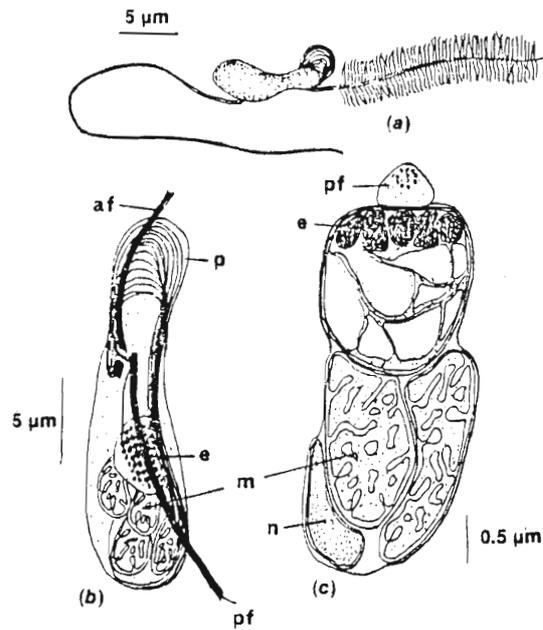
Pour BOLWELL et al (1979) la fertilisation est due à des associations de fucosyl et mannosyl à la surface des oeufs et des récepteurs carbohydraté spécifiques à la surface des anthérozoïdes.

En effet, la fécondation est inhibée lorsque les oosphères sont prétraitées avec de l' -fucosidase ou -mannosidase, et lorsque l'on utilise des polysaccharides composés de fucosyl ou de résidus mannosyl (fucoïdane, ascophyllane) qui s'attachent aux anthérozoïdes.

Une barrière biochimique au croisement de Fucus sp. peut être ainsi édiflée. La plus faible concentration provoquant une attraction significative des anthérozoïdes est de 10^{-6} M de fucoserraten (MÜLLER et SEFERIADIS, 1977). La surface des oeufs (ou oosphères) non fécondés est rendue rugueuse par la présence de nombreuses vésicules cytoplasmiques situées sous la membrane plastique (CALLOW, EVANS et al, 1978) (figures 15, 16, 17A).

Après la pénétration d'un anthérozoïde dans l'oosphère la paroi cellulaire formée peut-être visualisée par fluorescence (figure 17B). La sécrétion de cette paroi précède de 10 à 20 minutes la fusion cellulaire. La paroi est lisse (figure 17B). La paroi cellulaire du zygote de Fucus serratus, édiflée dans les 2 heures qui suivent la fécondation, est composée de 3 couches :

- une couche interne fibrillaire de fucane sulfaté,
- une couche plus externe fibrillaire d'acide alginique et de cellulose,
- une couche externe amorphe de fucane sulfaté et d'acide alginique.



Spermatozoid of *Fucus*. (a) Whole spermatozoid. (b) Semidiagrammatic drawing showing anterior flagellum (af), eyespot (e), mitochondria (m), proboscis (p), and the posterior flagellum (pf). (c) Section through a spermatozoid illustrating the close adpression of the posterior flagellum (pf) to the eyespot area (e) of the reduced chloroplast. (m) mitochondrion; (n) nucleus. (After Manton and Clarke, 1956.)

Figure 14 : (in LEE, 1980).

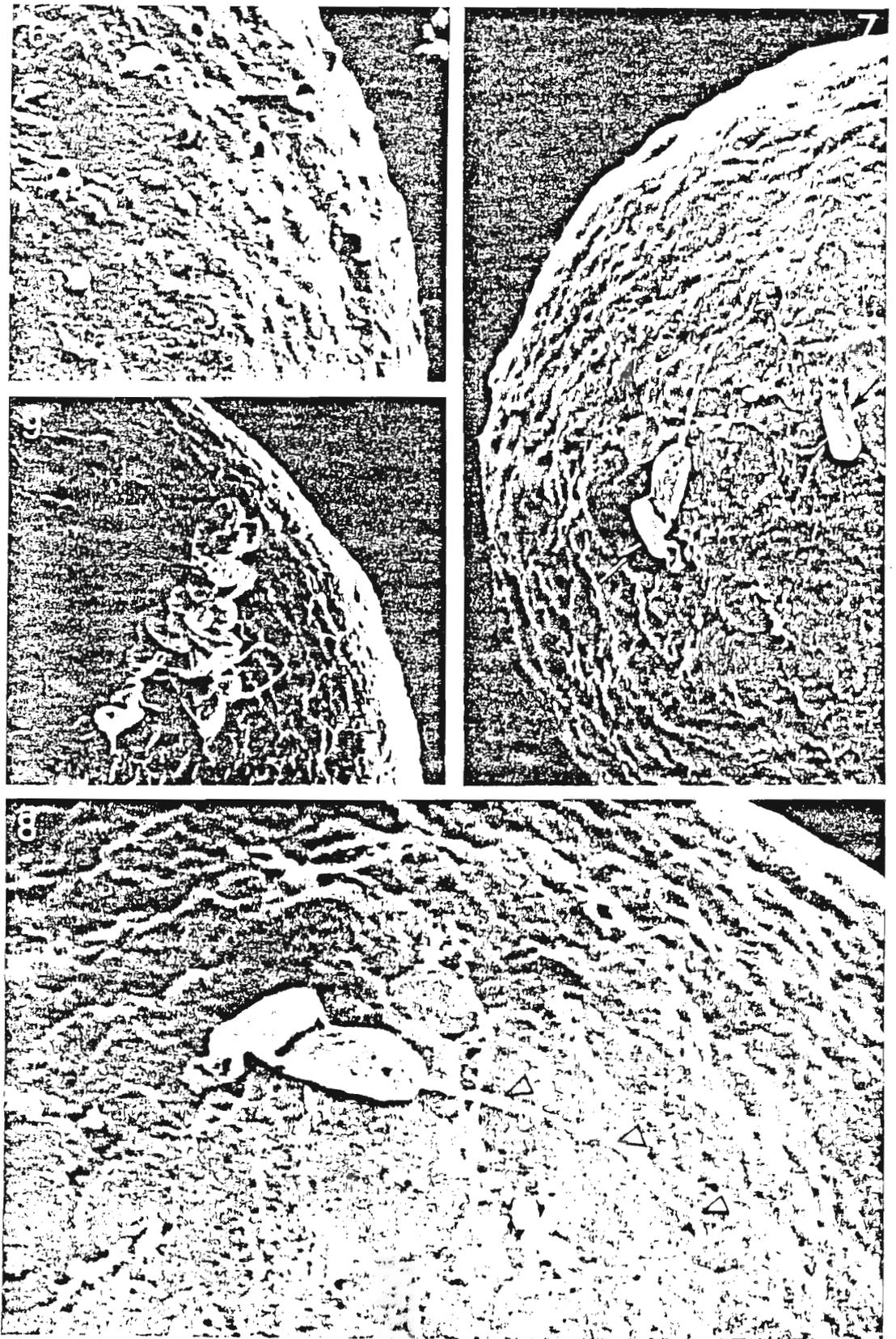


Figure 15 : Anthérozoides attirés et agglutinés à la surface d'un oeuf encore non fécondé.
(in M.E. CALLOW et al, 1978).

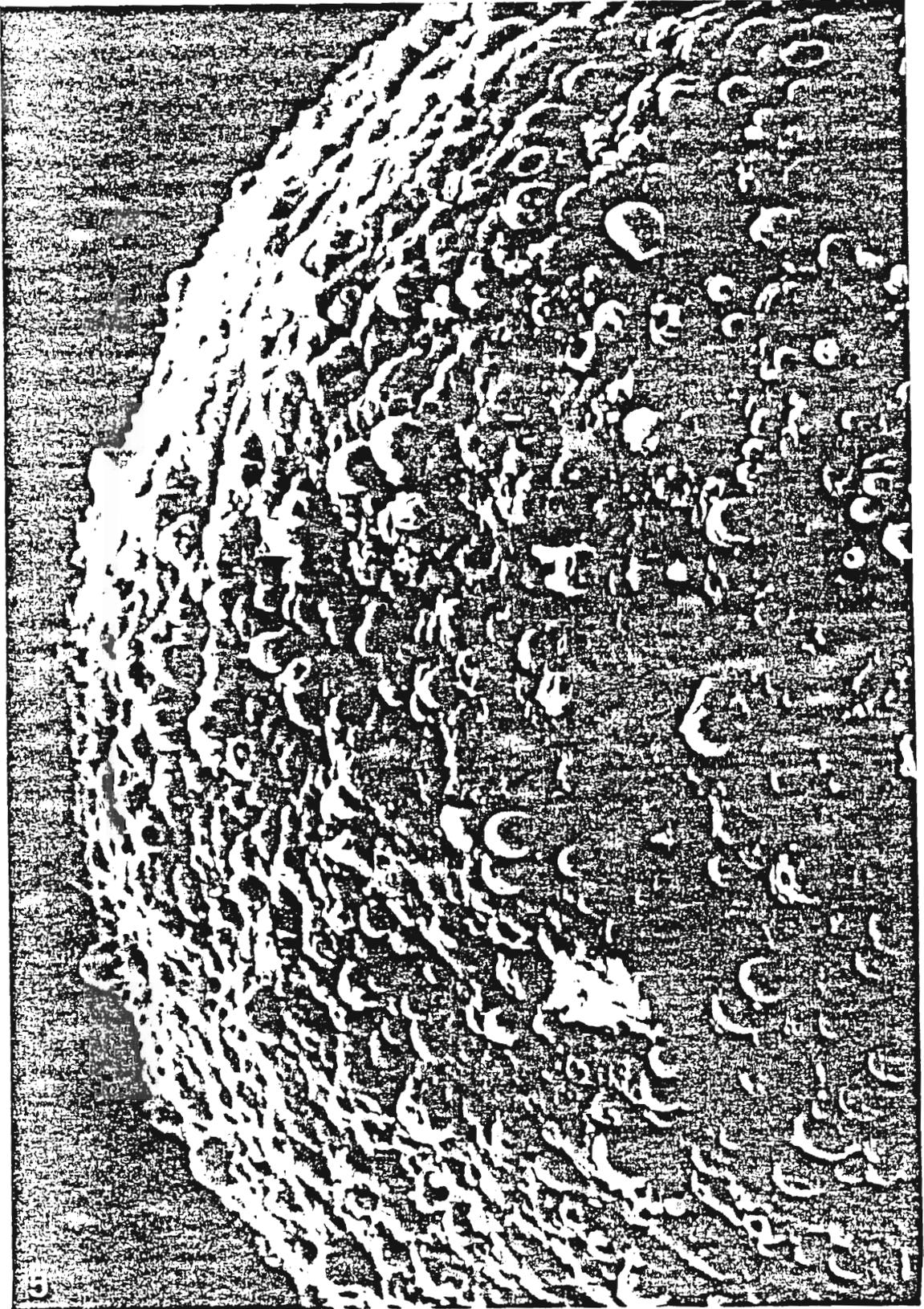
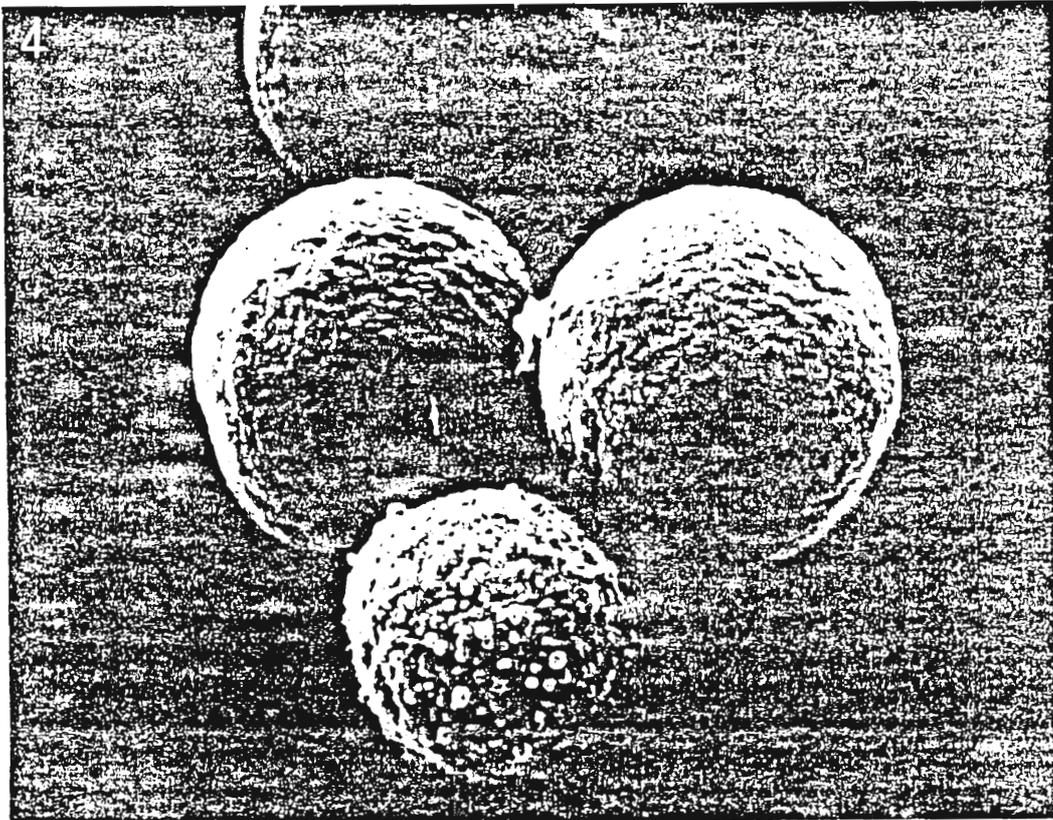
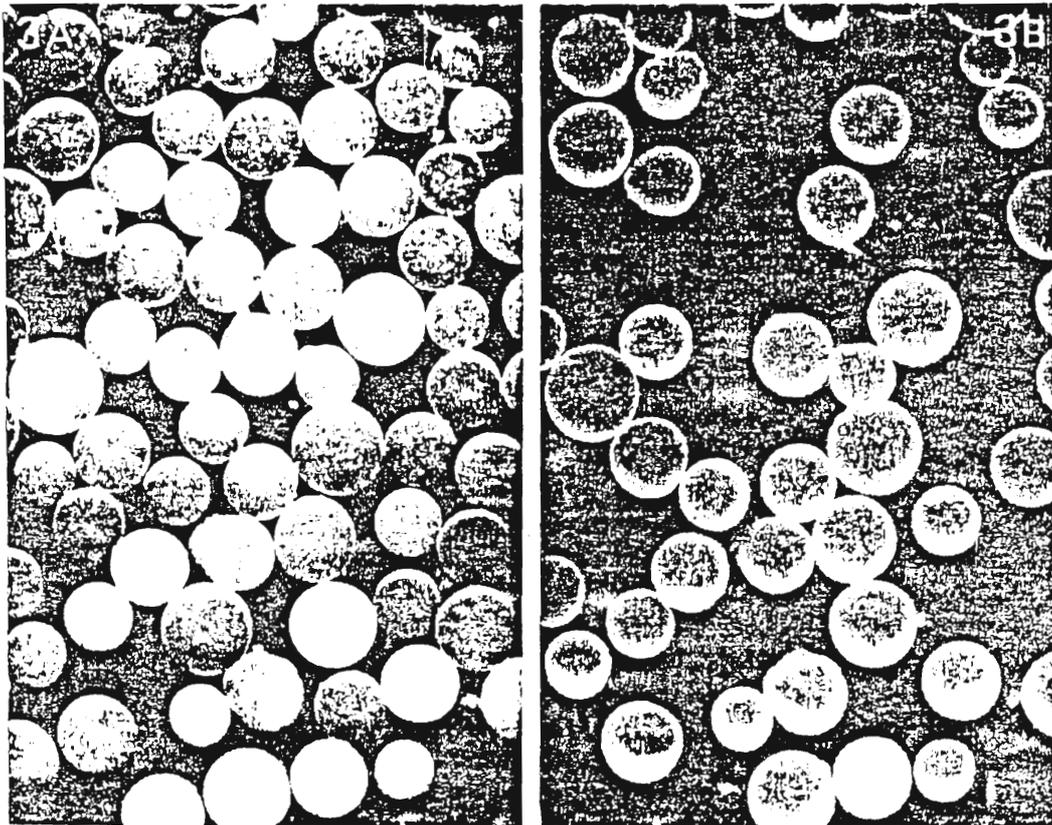


Figure 16 : Surface rugueuse d'un oeuf non fécondé.
(in M.E. CALLOW et al, 1978).



A



B

Figure 17 : A. oeufs non fécondés à paroi rugueuse
B. oeufs fécondés à paroi lisse.
(in M.E. CALLOW et al, 1978).

Les deux couches contenant le fucane sulfaté sont préférentiellement épaissies au pôle des rhizoïdes (CALLOW et al, 1978).

Ce zygote se développera en un nouvel individu diploïde. LEY et QUATRANO (1973) ont montré que les parois isolées d'embryons de Fucus contiennent 60 % d'alginate.

La reproduction semble correspondre à un cycle saisonnier comportant différentes phases : initiation, maturation des réceptacles et libération des gamètes (KNIGHT et PARKE, 1950). MENDOZA (1979) a étudié une population de Fucus serratus à Roscoff. La fertilité est légèrement plus forte en hiver qu'au printemps. Il n'en est pas de même pour d'autres sites. La fertilité semble donc être influencée par les conditions particulières propres aux différents secteurs d'étude.

6.4. Cycle de vie

Le cycle de vie de Fucus serratus est monogénétique et diplophasique (figure 18).

6.5. Germination

Aussitôt après la fécondation, l'oeuf s'entoure d'une membrane et commence à se diviser. Il se différencie, dès les premières divisions, un rhizoïde qui se ramifie très vite. Un corps cellulaire claviforme se forme avec, dans une petite invagination sommitale, la cellule initiale unique qui va se diviser sur 3 faces. Puis l'invagination se creuse, s'emplit de mucilage et l'initiale à 3 côtés se transforme en une initiale à 4 côtés.

7. COMPOSITION CHIMIQUE

7.1. Composition moyenne

SAURY (1982) a établi (tableau 1) la composition moyenne de Fucus et précise que la teneur en éléments évolue avec le degré de maturité des algues et la saison. Exprimée en pourcentage de matière sèche de Fucus serratus la teneur en fucose varie entre 4 et 7 % (BLACK, 1954) et les sulfates ($-SO_3^-$) dosés par de LESTANG et QUILLET (1972) de 3,8 % à 6,3 %.

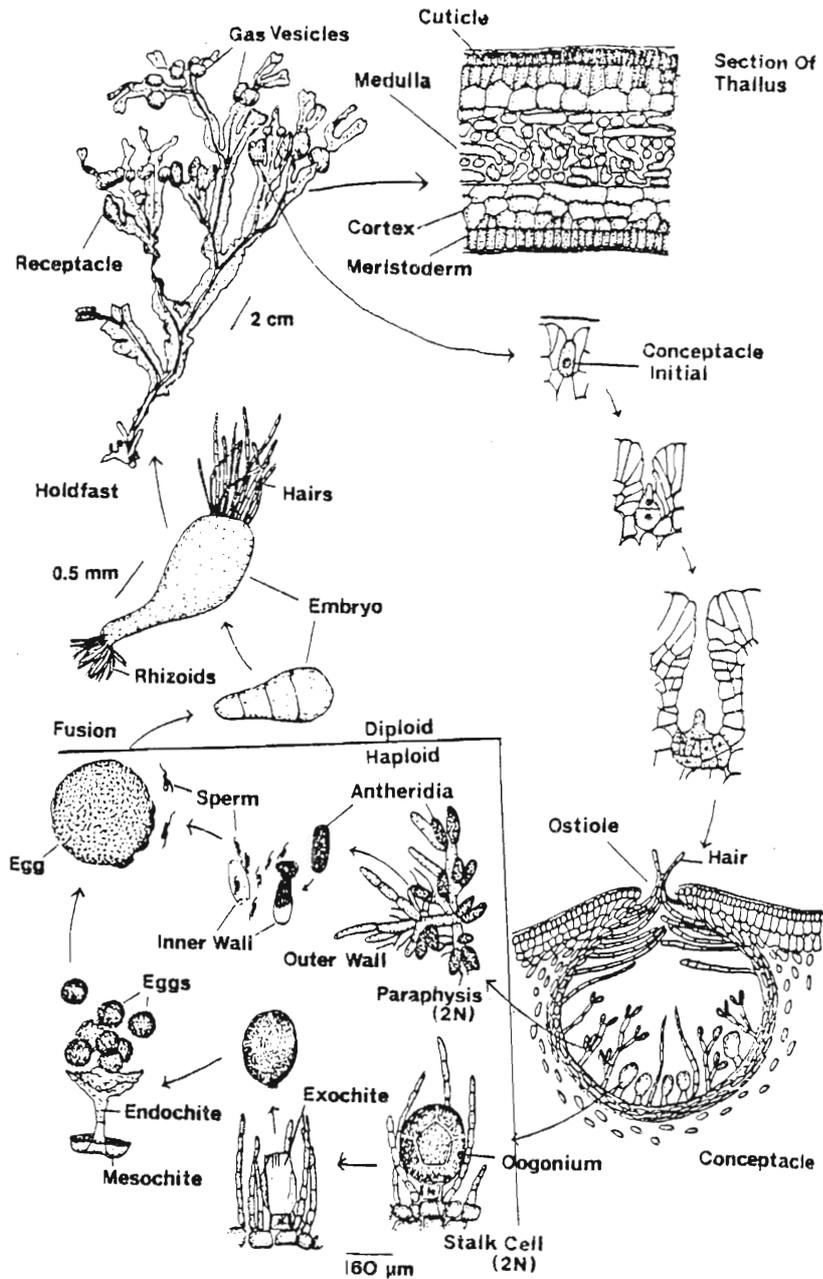


Figure 18 : Cycle de vie de *Fucus* sp. (*Fucus vesiculosus* et *Fucus serratus*) (adapté d'après NIENBURG, 1931 ; OLTMANN, 1889 ; THURET, 1854 ; TAYLOR, 1957) (Extrait de LEE, 1980).

Analyses de types moyens sur matières sèches			
	Fucus en %	Laminaire en %	Ascophyllum en %
1) Matières organiques			
Acide alginique	18 à 22	25 à 30	20 à 25
Matières cellulosiques	6 à 8	8 à 10	7 à 9
Matières protéiques brutes	7 à 10	10 à 13	7 à 9
Matières grasses	3 à 11	2 à 3	3,5 à 4
Fucoïdine	16 à 20	4 à 7	12 à 14
Laminarine	3 à 7	0 à 18	3 à 7
Mannitol	5 à 10	7 à 16	6 à 12
2) Matières minérales			
Calcium	1 à 1,5	2,2 à 3	1,5 à 2
Sodium	4 à 5	4 à 6	4 à 6
Potassium	5 à 8	7 à 9	5 à 5
Soufre	1 à 2	0,9 à 1,5	1 à 2
Chlore	3 à 7	3 à 9	3 à 7
Magnésium	0,5 à 1	0,5 à 1	0,5 à 9
Manganèse	0,010 à 0,015	0,015 à 0,030	0,010 à 0,015
Phosphore	0,1 à 2	0,3 à 0,8	0,05 à 0,10
Iode	0,025 à 0,035	0,3 à 0,4	0,08 à 0,10
3) Oligo-éléments			
Strontium	500 à 1 500 ppm	700 à 3 000 ppm	700 à 2 000 ppm
Zinc	60 à 80 ppm	70 à 120 ppm	60 à 100 ppm
Cuivre	13 à 15 ppm	10 à 15 ppm	2 à 4 ppm
Fer	400 à 600 ppm	500 à 800 ppm	500 à 700 ppm
Présence de : cobalt, nickel, molybdène, plomb, étain, vanadium, brome, argent, chrome, baryum, bismuth, antimoine, bore, lithium, etc.			
Vitamines hydro- et liposolubles en quantités importantes			
Vitamine A : de croissance - B ₁ : antinévritique			
B ₂ : d'utilisation nutritive - B ₃ : utilisation cellulaire - B ₁₂ : anti-anémique, tonocardiaque			
C : antiscorbutique - D : antirachitique			
D ₂ : calciférol - E : de reproduction			
F : du métabolisme des lipides - K : de coagulation			
PP : antipellagreuse			
Acides aminés mis en évidence dans les protéines de ces trois types d'algues et leur pourcentage par rapport à ces protéines.			
Acide glutamique 10 - 12 — Arginine, 9 - 10			
Cystine traces — Leucine 3 - 5			
Lysine 4 - 7 — Méthionine 0,3 - 0,5			
Isoleucine 2 - 3 — Histidine 1 - 2			
Tyrosine 0,8 - 1 — Valine 1,5 - 3			
Thréonine traces — Thryptophane présence			
Phénylalanine présence			
Auxines et gibberélines			
Hormones végétales naturelles de croissance			

Tableau 1 : Analyse comparative de Fucus avec Laminaria et Ascophyllum (SAURY, 1982).

Quant aux acides uroniques, leurs teneurs varient entre 20 et 29 % (LARSEN, 1978) et 15 à 26 % (PELLEGRINI, 1970).

7.2. Composition chimique des parois isolées et des tissus exocellulaires

Une étude, réalisée par KLOAREG (1984) met en évidence OSO^-_3 , Ca^{++} , du fucose, des acides uroniques et des protéines aussi bien dans des parois isolées que dans des tissus exocellulaires (tableau 2). Le principal composant des parois isolées est l'acide alginique qui représente chez Fucus serratus plus de 40 % de la masse sèche de la paroi.

Teneur en % de la masse sèche	Parois isolées	Tissus exocellulaires
OSO^-_3	3,7	6,5
Ca^{++}	7,2	-
fucose	6,0	8,6
acides uroniques	46,4	35,5
protéines	6,7	14,3

Tableau 2 : Composition chimique des parois isolées et tissus exocellulaires de Fucus serratus (KLOAREG, 1984).

7.3. Acide alginique

L'algine, principal composé matriciel des algues brunes, est un polyuronide, soluble dans les solutions faiblement alcalines (Na_2CO_3 à 3 %) est constitué par un mélange de 2 acides uroniques, l'acide β -1,4-D-mannuronique et l'acide α -1,4-L-guluronique, en proportions variables (figure 19).

Le rapport molaire de l'acide mannuronique sur l'acide guluronique (M/G) varie selon l'espèce, l'organe ou le tissu considéré (HAUG et al, 1969). Des valeurs de 0,7 en mars-mai et 1,4 en septembre ont été signalées en 1982 par la CECA mais dans l'ensemble, le rapport est de 1.

7.4. Fucanes

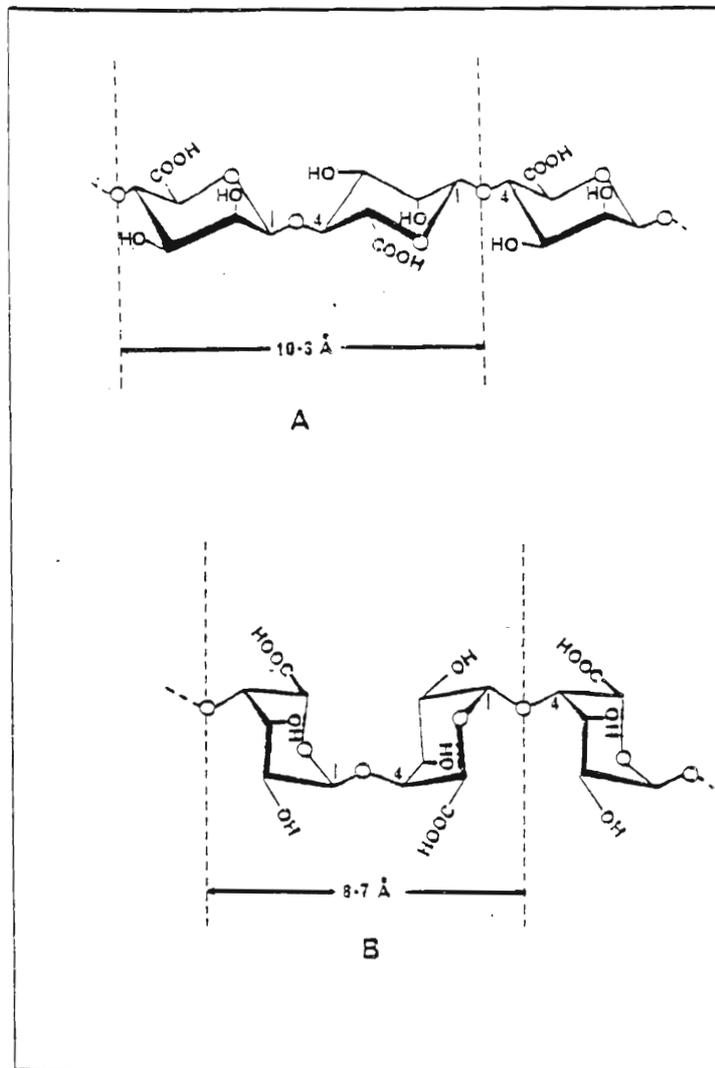
Ils sont connus depuis les travaux de KYLIN (1913) qui leur donna le nom de fucoïdine.

Les fucanes des algues brunes se répartissent en 3 fractions principales :

- les fucoïdanes,
- les ascophyllanes,
- les glucurono fucogalactanes.

Leurs proportions relatives varient avec l'espèce, la nature végétative, reproductrice, etc, des tissus étudiés. De nombreux auteurs ont signalé la présence de fucoïdanes et d'ascophyllanes (par exemple : BERNARDI et SPRINGER, 1962).

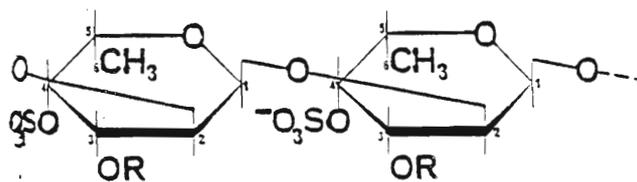
Le terme de fucoïdane est aujourd'hui réservé aux fucanes dont la composition s'approche d'un homofucane sulfaté, ce qui suppose des teneurs en sulfate de l'ordre de 35 %/ .. et en fucose de 45 %/ .. de la masse de la molécule. Dans la pratique, ce type d'extraits renferme toujours des petites quantités de restes uronosylés (< 5 %) mais l'essentiel de la molécule est construit à partir du motif : α - 1,2-L-fucose-4-sulfuryle (figure 20 ; KLOAREG, 1984).



: a- acide polymannuronique. b- acide polyguluronique.

Figure 19 : Constituants de l'acide alginique.

R: SO_3^- , H, OSE NEUTRE, OU URONIQUE.



: Structure primaire des fucoidanes

Figure 20 : Structure primaire des fucoidanes (KLOAREG, 1984).

La composition chimique des fucoïdanes de Fucus serratus, préparés par le CPC (N-cetylpyridinium chloride) à pH 1,5, a été analysée par KLOAREG (1984) : ils renferment en moyenne 25 % d'eau, 31,9 % de sulfate ($-\text{OSO}_3^-$), 34,7 % de fucose et sont dépourvus d'azote. Ils constituent un matériel de base pour la production de fucose qui atteint 9 à 11 % de la matière sèche chez Fucus sp., avec un maximum en automne (HOPPE, 1979).

De nombreux auteurs ont décrit son isolation, sa purification et sa structure (Mc NEELY et al, 1959 ; O'COLLA, 1962 ; PERCIVAL et al, 1967 ; LEWRING et al, 1969 ; NISIZAWA et al, 1975).

Les interventions possibles de fucoïdanes dans l'adaptation écologique ont été étudiée par de LESTANG et QUILLET (1974).

Ils peuvent être utilisés comme anticoagulants et leur action antithrombotique serait plus forte que celle de l'héparine (BERNARDI et SPRINGER, 1962 ; KLOAREG, 1984).

7.5. Lipides

Fucus serratus contient des phospho-, glyco- et sulfolipides dont la composition et la teneur en lipides polaires varient au cours du cycle annuel (QUANG, LAUR, 1975).

Dans un même thalle, les zones gamétogènes sont relativement pauvres en lipides polaires par rapport aux zones végétatives (tableau 3).

	$\text{LP}_T / 100 \text{ g de LT}$	$\text{PL}_T / 100 \text{ g de } \text{LP}_T$	$\text{GL}_T / 100 \text{ g de } \text{LP}_T$	$\text{SL}_T / 100 \text{ g de } \text{LP}_T$
Zone gamétogène	22 - 24	4 - 6	1 - 3	7 - 8
Zone végétative	28 - 30	28 - 32	14 - 18	15 - 16

Tableau 3 : Teneurs en lipides polaires et répartition dans les zones végétatives et gamétogènes de Fucus serratus (QUANG et LAUR, 1975).

LP_T : Lipides polaires totaux
 PL_T : Phospholipides totaux
 GL_T : Glycolipides totaux
 SL_T : Sulfolipides totaux

Chez Fucus serratus, les teneurs en phospholipides sont plus importantes que celles en sulfolipides. Les glycolipides restent quantitativement les plus faibles.

Les principaux phospholipides identifiés dans des thalles de Fucus serratus sont les suivants :

- phosphatidyléthanolamine,
- phosphatidylglycérol,
- phosphatidylinositol,
- cardioline,
- phosphatidylcholine,
- phosphatidylserine.

Les enzymes intervenant dans la synthèse des phospholipides ont un turn-over plutôt lent. L'incorporation de radioactivité dans la phosphatidylglycérol est stimulée de façon significative par la lumière (SMITH, DOUCE, HARWOOD, 1982).

Parmi les glycolipides, les mono et digalactosyldiglycérides ont été identifiés.

Les taux de MGDG (monogalactosyldiglycérides) paraissent constants durant l'année, tandis que les valeurs de DGDG (digalactosyldiglycérides) augmentent faiblement de janvier à novembre, mais surtout de mars à juillet au niveau des zones végétatives (QUANG, LAUR, 1975).

Quant aux sulfolipides, ils sont au nombre de 3 à 5 chez Fucus serratus et varient sensiblement au cours de l'année.

7.6. Extrait sec et rendement

Deux maxima sont identifiés en avril et septembre et deux minima en mai-juin et décembre-février.

Quant au rendement, l'optimum de 25 % d'alginate de sodium par algue sèche se situe en novembre-février, et le minimum de 15 % en juillet-août. Cette étude a été réalisée, par la CECA (1982) sur un cycle annuel, les algues étant récoltées à Penmarc'h (Finistère Sud), Plougerneau (Finistère Nord) et à Porz Hyr (Côtes du Nord).

Des valeurs extrêmes d'extraits secs et de rendements ont été notées par BLACK (1945) durant des périodes différentes.

Les maxima correspondent aux mois de mai et septembre pour l'extrait sec, et février et avril pour le rendement ; les minima à juillet et janvier pour l'extrait sec et juin et décembre pour le rendement.

7.7. Substances antimicrobiennes et antinéoplasiques

L'activité antimicrobienne est une propriété commune aux algues marines ; de nombreuses substances appartenant à des groupes chimiques variés, ont été extraites, caractérisées et testées sur des bactéries et des champignons (BIARD, 1980 ; tableau 4). Comparativement à ces travaux, les produits anti-cancéreux des algues ont été très peu étudiés. La mise en évidence d'une cytotoxicité sur des cellules en culture ne signifie pas pour autant que l'on détienne une molécule intéressante et il faut étudier sa spécificité in vivo vis à vis de tumeurs en évolution.

La recherche de substances antimicrobiennes et antinéoplasiques dans les algues benthiques de nos côtes a pour objectif, après isolement et identification de ces dernières, d'en évaluer bien sûr l'intérêt thérapeutique.

8. INFLUENCE DE DIFFERENTS FACTEURS

8.1. Facteurs physiques

8.1.1. Immersion - Emersion

Les mesures du taux de croissance de Fucus serratus ont été réalisées dans la nature, sur l'île de Cumbrae en Ecosse, et en régime de marée simulée en laboratoire (SCHONBECK et NORTON, 1979).

Avec une immersion de 11 heures toutes les 12 heures, la croissance de Fucus serratus est plus rapide tandis qu'elle diminue avec des temps d'immersion plus courts.

La croissance de Fucus serratus est donc d'autant plus rapide que sa durée d'immersion est longue. Pendant la période d'émersion, Fucus serratus peut perdre 60 % d'eau (DRING et BROWN, 1982).

ECHANTILLON			TRAITEMENT			TEST		
DENOMINATION	ORIGINE	SAISON	SECHAGE	BROYAGE	SOLVANTS D'EXTRACTION	FORME TESTEE	DOSE	METHODE
<u>Fucus</u>	Angleterre	printemps	0	+	ether	solution	2,0g/ml A.S.	disque (0,1)
<u>serratus</u>	Baltique Allemagne		48h à 0°C - 30' à 70°C	+	eau	solution	1,0g/ml A.S.	godet (0,1)
	Baltique Allemagne		0	+	aethanol	solution neutralisée	1,0g/ml A.F.	godet
	Mer du Nord Allemagne	printemps	0	+	0 ethanol	suspension solution	0,8g/ml A.F. 5,0g/ml A.F.	godet (0,2) godet (0,2)
	Baltique Allemagne		0	+	aethanol neutralisée	solution	1,0g/ml A.F.	godet (0,1)
	Mer du Nord Allemagne							
	Angleterre	4	0	0	0	thalle frais gélose	fragment sur	

BACTERIES													CHAMPIGNONS			REMARQUES	AUTEURS			
GRAM +						GRAM -						46	60	65						
19	22	26	30	31	34	36	38	39	1	2	6	7	9	11	13					
-									-	+	-	-								CHESTER, 1956
+									+		+									Activité sensible à la chaleur, indépendante de l'iode et du brome ROOS, 1957
+	-			+	+	+	+	+			-					-	-	+	-	Acetone : idem SOCKER, 1966
-	+			-							-					-				GLOMBITZA, 1969
+	+			+							+					+				

Tableau 4 : o : absence de traitement + : activité détectée
 - : activité non détectée A.F.: algue fraîche
 A.S.: algue sèche () : volume de solution versée dans le godet, ou imprégnant le disque

Bactéries GRAM + :

micrococacées (19. Staphylococcus aureus - 22. Sarcina lutea)
 Lactobacillacées (26. Streptococcus pyogenes)
 Bacillacées (30. Bacillus cereus - 31. Bacillus globifer -
 34. Bacillus mycoides - 36. Bacillus subtilis)
 Mycobactériacées (38. Mycobacterium phlei - 39. Mycobacterium smegmatis)

Bactéries GRAM - :

Oseydilibadacées (1. Pseudomonas aeruginosa - 2. Pseudomonas fluorescens)
 Entérobactériacées (6. Escherichia coli - 7. Aerobacter aerogenes - 9. Serratia marcescens -
 11. Proteus morgani -
 13. Proteus vulgaris)

Champignons Eumycètes :

Ascomycètes (46. Saccharomces cerevisiae)
 Denteromycètes (60. Kloekera brevis - 65. Penicillium notatum)

8.1.2. Photopériode

STRÖMGREN (1978) a étudié l'influence de la photopériode sur la croissance en longueur de 5 espèces de Fucales intertidales, sous une intensité lumineuse de 12,5 à 10 Wm^{-2} et une température de 12 à 14°C. Lorsque la photopériode cesse, le pH ou la pression osmotique dans les cellules peut varier et entraîner ainsi une modification structurale temporaire de l'apex en rapport avec une diminution de la longueur du thalle.

Seize heures de lumière sont nécessaires à la croissance de Fucus serratus mais des nécroses apicales sont observées sur des thalles soumis à 20 ou 24 heures d'éclairement journalier (BIRD et al, 1979 ; figure 21).

Lorsque la saturation en durée d'éclairement n'est pas obtenue, la croissance est proportionnelle à cette durée d'éclairement (STRÖMGREN, 1978). Sous nos latitudes ($\sim 45^\circ\text{N}$), la croissance est surtout limitée par la photopériode.

8.1.3. Intensité lumineuse

La croissance en longueur de Fucus serratus a été mesurée à l'obscurité et en lumière continue artificielle sous des intensités variant de 1,7 à 130 Wm^{-2} en laboratoire (STRÖMGREN, 1977a).

Sous une intensité inférieure à 12,5 Wm^{-2} une relation linéaire entre le taux de croissance et l'éclairement a été mise en évidence. L'éclairement saturant est obtenue avec 30 à 50 Wm^{-2} , soit 150 $\mu\text{E.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ou 7500 lux.

Un préconditionnement de Fucus serratus à 12,5 Wm^{-2} suivi d'une exposition à plus de 35 Wm^{-2} pendant 21 heures, provoque une réduction du taux de croissance de ces algues.

Les points de compensation de Fucus serratus ont été obtenus à 1,5 Wm^{-2} en hiver et au printemps, et à 3,5 Wm^{-2} en automne (KING et SCHRAMM, 1976).

Une intensité lumineuse de 500 $\mu\text{E.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ correspond à la saturation de la photosynthèse (LÜNING, 1979).

BIRD et al (1979) signalent que la croissance de Fucus serratus est maximale en présence d'environ 100 $\mu\text{E.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, et qu'elle est inhibée pour 265 $\mu\text{E.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, les thalles étant situés dans un milieu à 15°C et recevant quotidiennement 16 heures de lumière (figure 22).

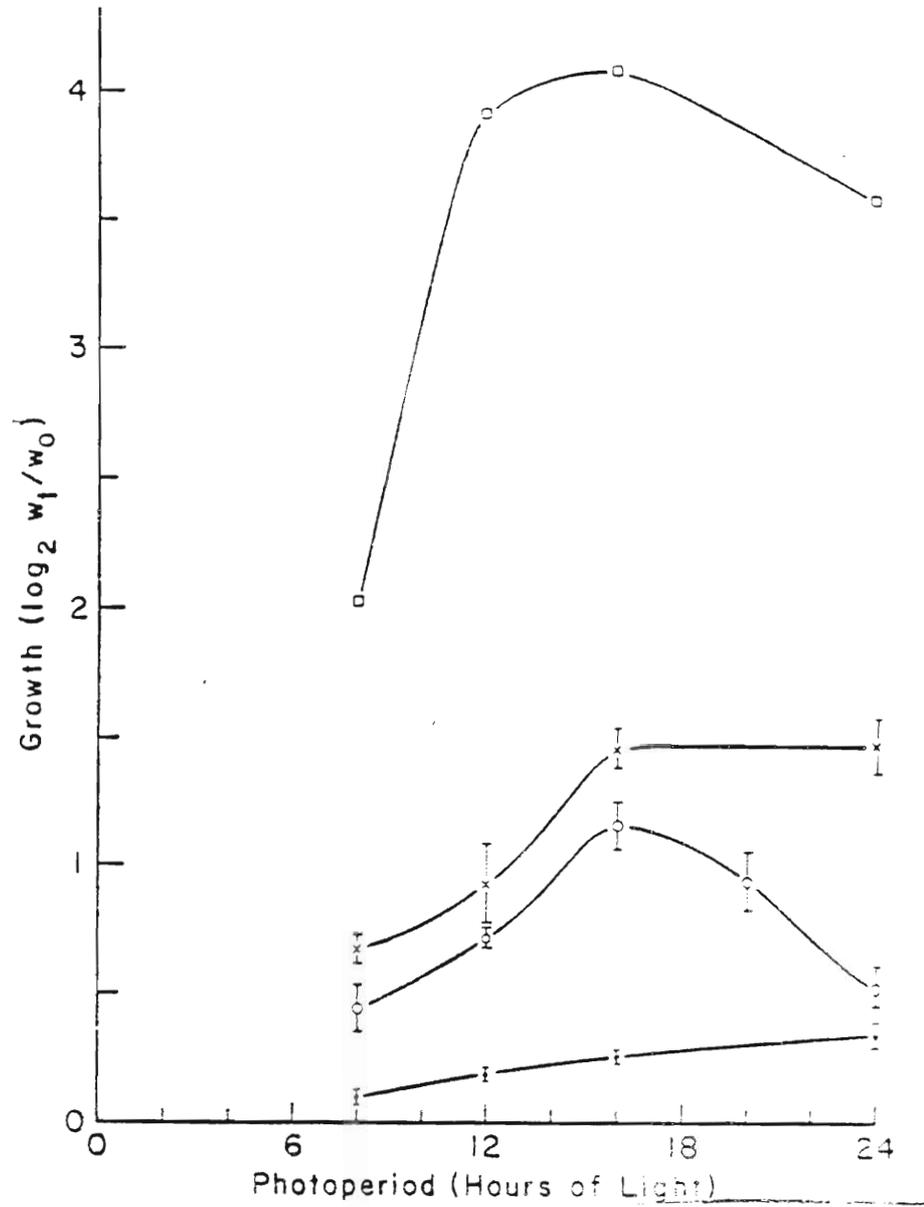


Figure 21 : Croissance en fonction de la durée d'éclairement

- Furcellaria lumbricalis
 - Fucus serratus
 - ×—× Chondrus crispus
 - Gracilaria tikvahiae
- (in BIRD et al, 1979).

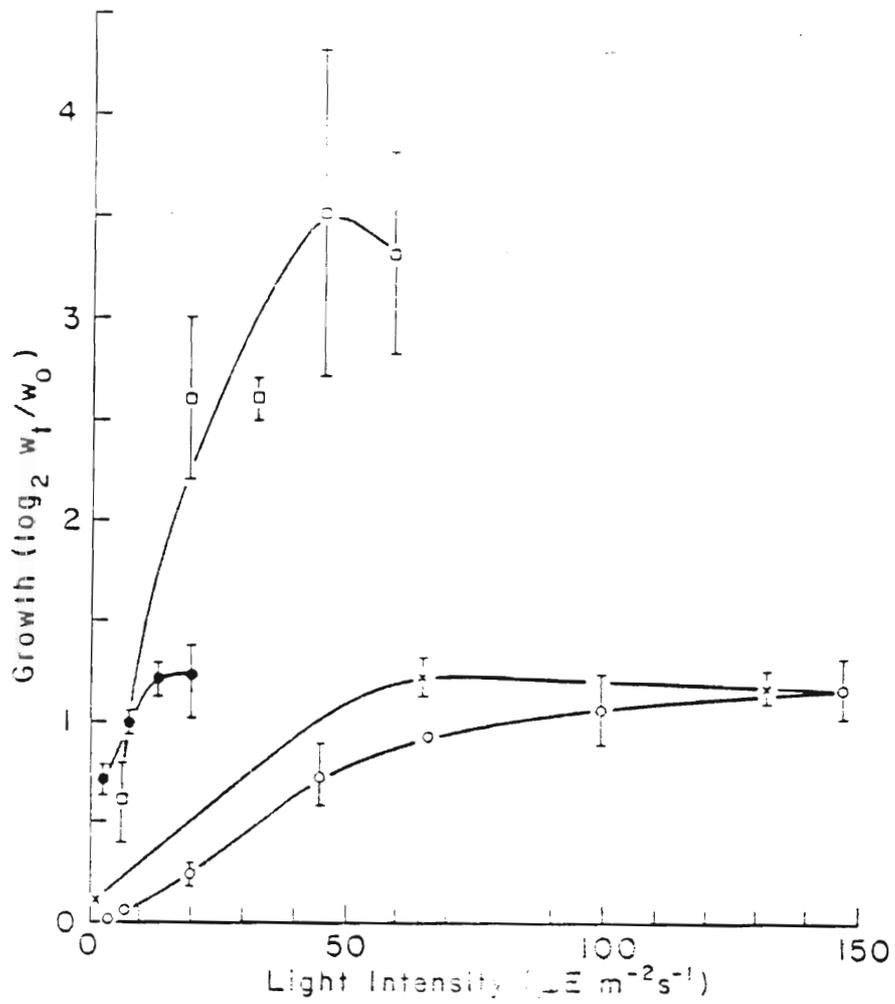


Figure 22 : Croissance en fonction de l'intensité lumineuse

- Furcellaria lumbricalis
 - Fucus serratus
 - x—x Chondrus crispus
 - Gracilaria tikvahiae
- (in BIRD et al, 1979).

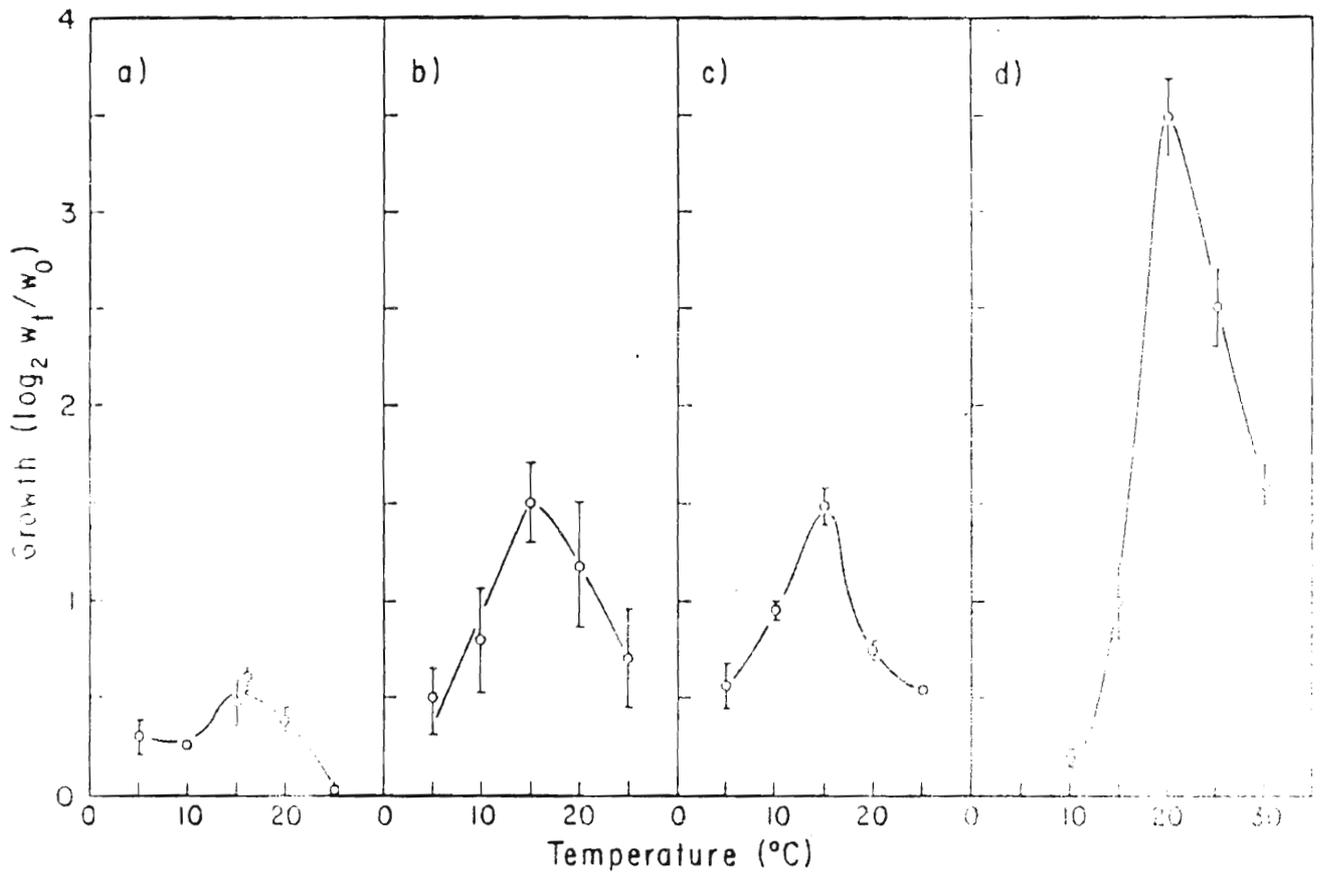


Figure 23 : Croissance en fonction de la température

- a) *Furcellaria lumbricalis*
- b) *Fucus serratus*
- c) *Chondrus crispus*
- d) *Gracilaria tikvahiae*

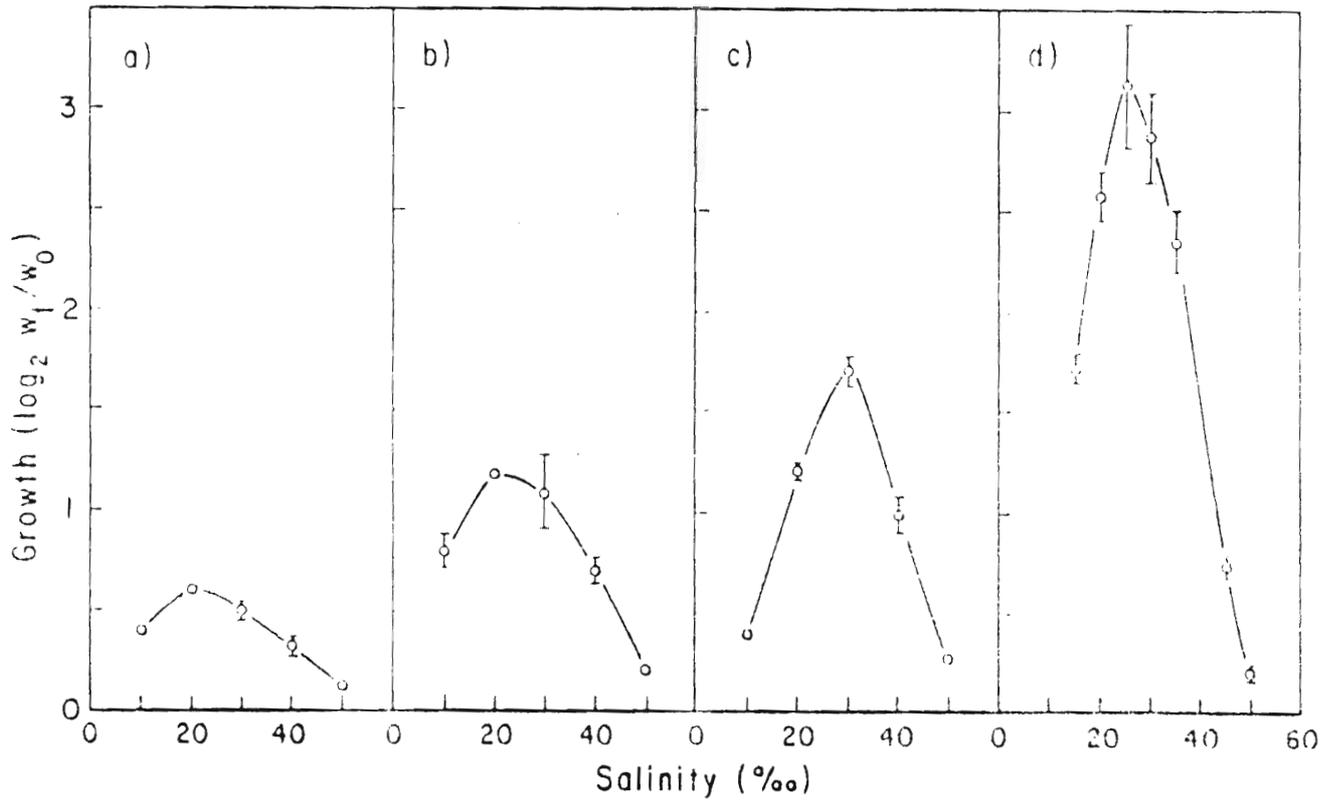


Figure 24 : Croissance en fonction de la salinité

- a) *Furcellaria lumbricalis*
 - b) *Fucus serratus*
 - c) *Chondrus crispus*
 - d) *Gracilaria tikvahiae*
- (in BIRD et al, 1979).

8.1.4. Température

L'action de la température (de 2,5°C à 35°C) sur la croissance de fucales intertidales a été étudiée par STRÖMGREN (1977b).

Une élévation de température augmente immédiatement le taux de croissance. Durant les premières heures, celle-ci est linéaire puis diminue rapidement, particulièrement aux fortes températures.

L'optimum se situe à 17,5°C alors que des températures comprises entre 30 et 35°C s'avèrent léthales.

Les réactions photosynthétiques sont indépendantes de la température. Celle-ci peut cependant influencer les réactions enzymatiques impliquées dans la production de photosynthétats.

A 20°C et 25°C, BIRD et al (1979) observent des nécroses des segments apicaux (figure 23).

8.1.5. Hydrodynamisme

L'exposition prolongée aux forts courants de marée réduit la taille et le nombre des algues au niveau inférieur intertidal (WOOD, SEED, 1980).

Pour Fucus serratus, deux formes sont déterminées suivant le mode : "angustifrons" en mode battu, "latifrons" en mode calme.

8.1.6. Substrat

L'influence de 4 types de substrat : verre, bois, nylon, pierre d'origines différentes, sur la morphologie des rhizoïdes de germinations de Fucus a été observée au microscope électronique (HARDY et MCSS, 1979). Pour adhérer au substrat, le zygote produit un matériel extracellulaire, sorte de mucilage adhésif.

8.2. Facteurs chimiques

8.2.1. Salinité

La croissance est optimale pour Fucus serratus et comprise entre 20 ‰ et 30 ‰ (BIRD et al, 1979). Fucus serratus est commun dans les estuaires (BURROWS, 1964).

8.2.2. Hydrocarbures

Les hydrocarbures ne pénètrent pas les algues aussi rapidement que les plantes terrestres car le mucilage couvrant les thalles de certaines algues brunes forme une protection.

Un échantillon de Fucus serratus trempé pendant 1 minute dans une huile de moteur, puis rincé pendant 30 minutes, retrouve la perméabilité de la membrane cellulaire au bout d'une heure seulement.

Des zygotes et des plantules de Fucus serratus ont été cultivés pendant deux semaines en présence d'extraits de pétroles bruts d'Ekofish et de Statfjord (Mer du Nord), de solutions de Corexit 9527 (dispersant pétrolier) (THELIN, 1981 ; figure 25). La résistance de Fucus serratus augmente avec l'âge et celle des zygotes varie en fonction de la concentration. Si la croissance est activée par une faible concentration en polluants, ralentie par une forte concentration, par contre les concentrations intermédiaires sont sans effet sur la taille des plantes. Les polluants n'ont d'influence ni sur la morphologie du thalle de Fucus serratus, ni sur la forme et le nombre de rhizoïdes.

8.2.3. Métaux:

8.2.3.1. Plomb, cadmium, mercure

La croissance en longueur de Fucales a été mesurée en présence de différentes concentrations de plomb, cadmium et mercure (période de 10 jours en lumière continue et immersion permanente). Les concentrations en Pb, Cd et Hg ont été respectivement de 45-2600 µg/l, 1,5-1040 µg/l et 0,9-1250 µg/l (figure 26). Une diminution significative de la croissance de Fucus serratus est observée après 7 à 8 jours de traitement à 810 µg de Pb/l, après 5 jours 450 µg de Cd/l, et à la fin du 1er jour avec 5 µg de Hg/l (figure 26). Une forte concentration de Hg (1250 µg/l) provoque l'arrêt de croissance de Fucus serratus en 24 heures. Le mercure est de loin le plus toxique de ces 3 métaux. Dans les conditions naturelles, l'océan présente des concentrations moyennes en pb de 0,05 µg/l, en Cd de 0,07 µg/l et en Hg de 0,03 µg/l (STRÖMGREN, 1980b). Ces métaux pourraient interférer avec le processus de croissance, peut-être en affectant l'activité photosynthétique.

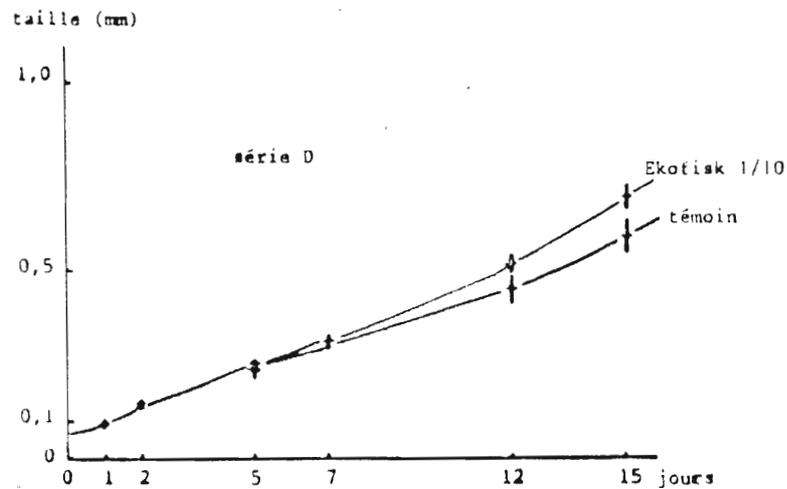
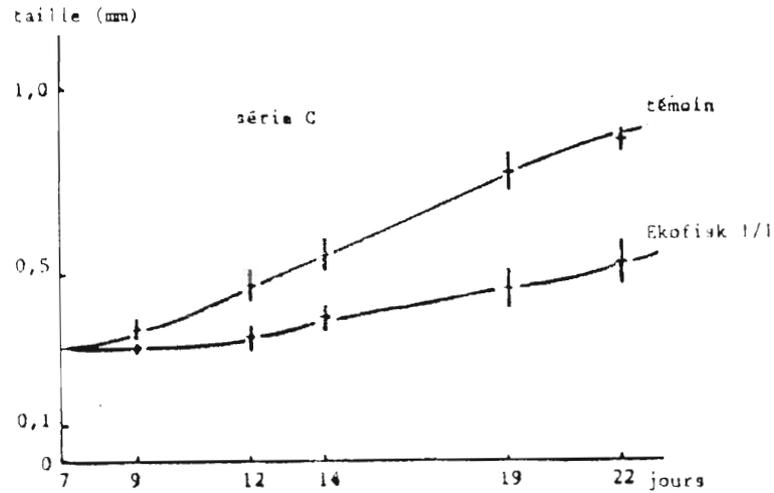
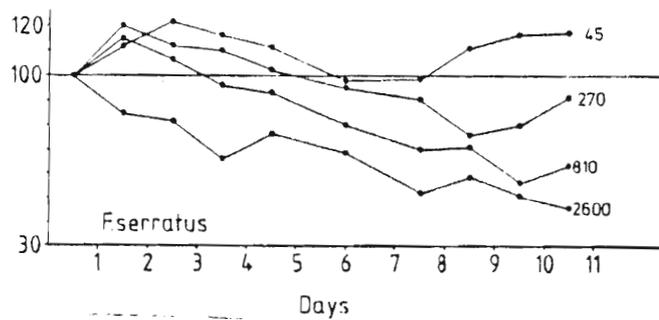


Figure 25 : Exemples de courbes de croissance. Pour chaque observation la taille moyenne et l'intervalle de confiance (95 %) sont indiqués.

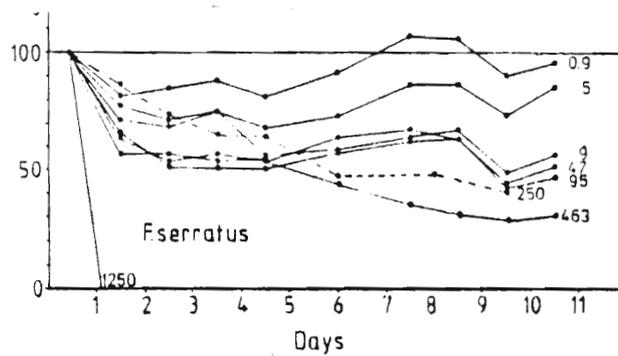
Série C : plantules de 7 jours traitées avec des extraits non dilués. La croissance est significativement plus rapide dans le milieu témoin que dans l'extrait d'Ekofisk 1/1.

Série D : zygotes traités avec des extraits dilués. La croissance est significativement plus lente dans le milieu témoin que dans l'extrait d'Ekofisk 1/10.

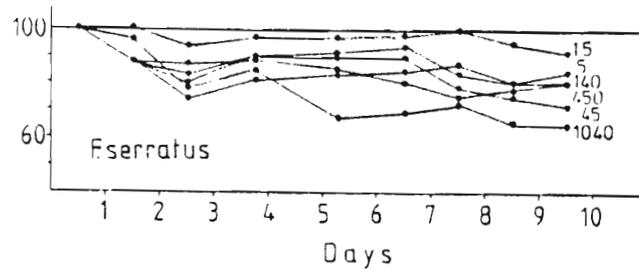
(in THALIN, 1981).



A



B



C

Figure 26 : Taux de croissance apicale en % du taux de croissance du témoin :

A. avec du plomb : mesures en décembre (en $\mu\text{g/l}$)

B. avec du cadmium : mesures en février-mars (en $\mu\text{g/l}$)

C. avec du mercure : mesures en janvier (en $\mu\text{g/l}$)

mesures en avril

(in STRÖMGREN, 1980b).

8.2.3.2. Zinc

Le taux de croissance de Fucus serratus a été mesuré pendant 10 jours à des concentrations comprises entre 0,025 et 14 mg/l (STRÖMGREN, 1979). Dès les deuxième et troisième jours, une diminution significative du taux de croissance est observée pour 1,4 mg de Zn/l. A 14 mgZn/l, le taux de croissance est réduit de 60 à 80 %. En général, après cette forte chute le taux de croissance se stabilise.

8.2.3.3. Cuivre

L'effet du cuivre dissout sur la croissance en longueur de Fucus serratus a été étudié par STRÖMGREN (1980a). Une concentration en cuivre de 60 à 80 µg/l diminue la croissance de 50 %. Une relation linéaire est établie entre le pourcentage de réduction du taux de croissance (z), le temps d'exposition au cuivre (x) et sa concentration (y) : $z = k.x.y$ (k : constante spécifique mesurant la capacité de résistance à l'exposition au cuivre. Le k de Fucus serratus est inférieur à celui d'autres Fucacées telles que Ascophyllum nodosum, Fucus vesiculosus).

8.3. Autres facteurs

Les effets du mucilage de diatomées sur la croissance de spores et germinations d'algues brunes ont été étudiées par HUANG et BONEY (1983). Ce mucilage favorise la production de rhizoïdes et augmente le pourcentage de germinations. Ces résultats montrent que le mucilage des diatomées contient des composants contrôlant à la fois le mécanisme de la fixation et la croissance.

D'autres facteurs tels que la compétition, l'endophytisme et l'épiphytisme peuvent influencer la croissance et le développement de l'individu ou de la population.

La densité varie en fonction de la saison. Au printemps le nombre de jeunes individus est beaucoup plus élevé qu'en hiver et témoigne d'un fort recrutement à cette période (MENDOZA, 1979).

9. IMPORTANCE ECONOMIQUE

9.1. Utilisation dans différents domaines

9.1.1. Agriculture

Depuis des temps immémoriaux, les agriculteurs du littoral ont utilisé le goémon, ensemble de plusieurs algues brunes, comme engrais naturel (BONOTTO, 1979). Le goémon-épave (Fucus, Ascophyllum, Laminaria) est ramassé, par la population locale, à marée basse, puis enfoui dans le sol une fois par an, généralement en quantité importante. Une fermentation préalable est parfois usitée avant le fumage des terres. Moins riche en acide phosphorique et plus riche en potasse, il est plus avantageux que le fumier de ferme, notamment sur les sols pauvres en potasse et pour les cultures telles celles du trèfle ou de la pomme de terre. Sa richesse en sels minéraux en fait un engrais de première qualité. Certaines algues ont une action antibiotique sur les moisissures parasites. Le goémon séché peut aussi être employé comme litière et participer à l'alimentation animale. Fucus serratus, Fucus vesiculosus, Ascophyllum nodosum et les Laminaires sont régulièrement incorporés au fourrage soit à l'état frais, soit à l'état sec après lavage et compression. A l'issue d'une période d'adaptation relativement courte, les animaux d'élevage (chevaux, porcs, moutons, vaches laitières) accepteraient bien les algues qui améliorent leur état général.

9.1.2. Industrie

Les algues brunes ont eu un rôle de premier plan dès le XVII^e siècle dans l'industrie de la soude, de la potasse et celle, un peu plus tard, de l'iode. Cette extraction de la potasse et de l'iode, à partir des algues fut pratiquement abandonné avec la découverte du salpêtre au Chili.

A partir d'algues brunes (Fucus, Ascophyllum et surtout Laminaires), est extrait l'acide alginique (figure 20 page 24) qui trouve de nombreuses utilisations dans l'industrie textile, métallurgique, papetière et la constitution de colles, produits d'entretien, caoutchouc, vernis, bitumes, goudrons et agglomérés.

9.1.3. Alimentation humaine

Les algues les plus consommées actuellement à des fins alimentaires sont les Laminaires, les Porphyra, et quelques Fucus. Elles peuvent être ingérées cuites (à l'étuvée, frites, en soupes, sous forme de pain, en assaisonnement, dans le thé ...) ou crues (salades, boissons). Leur richesse en sels minéraux, protéines et vitamines n'est plus à démontrer.

9.1.4. Médecine

Fucus serratus est utilisé en allopathie. Ses principes actifs connus sont les oligo-éléments, les sels minéraux et l'iode. Plusieurs actions physiologiques sont répertoriées. L'iode confère à l'algue des vertus amaigrissantes ; l'alginate de calcium se montre hémostatique. Fucus serratus est également employé, dans différents traitements, comme stimulant de la circulation sanguine et détoxiquant, contre la constipation et l'obésité.

Il est utilisé, en phytothérapie, en cataplasmes sur les amas graisseux ou cellulitiques et sur les goîtres, ainsi qu'en thalassothérapie (immersion simple en eau de mer chaude).

9.2. Production

Tonnage de Fucus serratus, récoltés par an, en poids frais :

- 1975 :	1 033 tonnes	
- 1976 :	635 tonnes	
- 1977 :	3 030 tonnes	
- 1978 :	3 045 tonnes	(Chiffres du Comité Interprofessionnel
- 1979 :	2 105 tonnes	des Algues Marines, Brest)
- 1980 :	1 227 tonnes	
- 1981 :	811 tonnes	
- 1982 :	1 202 tonnes	

D'après ce même organisme, la tonne de Fucus serratus frais atteignait en 1982, 115,00 F et en 1984, 126,00 F.

L'industrie SOBALG à Landerneau a exploité :

- 12 000 tonnes en 1982

- 8 000 tonnes en 1983

- 500 tonnes en 1984

de Fucus serratus et d'Ascophyllum (poids frais)

et 796 tonnes de Fucus serratus sec en 1983. La CECA (Carentan) a atteint 1763,23 tonnes de Fucus serratus frais pour la même année.

D'après CABOCHE (1978) le tonnage de Fucus serratus (poids sec) intervenant dans la fabrication d'alginates a atteint 181 tonnes en 1975 et 532 tonnes en 1977.

BIBLIOGRAPHIE

- BERKALOFF C., ROUSSEAU B., 1979, Ultrastructure of male gametogenesis in Fucus serratus (Phaeophyceae). J. Phycol. 15 : pp. 163-173.
- BIRD N.L., CHEN C.M., Mc LAGHLAN J., 1979, Effects of temperature, light and salinity on growth in culture of Chondrus crispus, Furcellaria lumbricalis, Gracilaria tikvahiae (gigartinales, rhodophyta) and Fucus serratus (fucales, phaeophyta). Bot. mar. 22 (8) : pp. 521-527.
- BCADEN P.J.S., O'CONNOR R.J., SEED R., 1976, The fauna of a Fucus serratus L. community : ecological isolation in sponges and tunicates.
- BOLWELL G.P., CALLOW J.A., CALLOW M.E., EVANS L.V., 1979, Fertilization in brown algae. II. Evidence for lectin-sensitive complementary receptors involved in gamete recognition in Fucus serratus. J. Cell. Sci. 36 : pp. 19-30.
- CALLOW M.E., EVANS L.V., BOLWELL G.P., CALLOW J.A., 1978, Fertilization in brown algae. I. sem and other observations on Fucus serratus. J. Cell. Sci. 32 : pp. 45-54.
- CALLOW M.E., COUGHLAN S.J., EVANS L.V., 1978, The role of golgibodies in polysaccharide sulfation in Fucus zygotes. J. Cell. Sci. 32 : pp. 337-356.
- FARMER J.B., WILLIAMS J., 1897, On fertilization and segmentation of the spore of Fucus. Proc. of the Roy. Soc. 60, London.
- HARDY F.G., MOSS B.L., 1979, The effects of the substratum on the morphology of the rhizoides of Fucus germlings. Estuarine Coastal Mar. Sci. 9 (5) : pp. 577-584.
- JAENICKE L., SEPERIADIS K., 1975, Die stereochemie von Fucoserrateu, dem amatenlockstoff der braunalge Fucus serratus L. Chem. Ber 108 : pp. 225-232.
- KNIGHT M. et PARKE M., 1950, A biological study of Fucus vesiculosus L. et Fucus serratus L. : pp. 439-516.
- LEY A.C., QUATRANT R.S., 1973, Isolation et characterization of cell-walls from developing Fucus embryos. Biol. Bull. : pp. 145-446.
- Mc CULLY M.E., 1968, Histological studies on the genus Fucus : II. Histology of the reproductive tissues. Protoplasma 66 : pp. 205-230.
- MANTON I., CLARKE B., 1951, An electron microscopical study of the spermatozoide of Fucus serratus. Ann. Bot. 15 : pp. 461-471.
- MENDOZA A.J., 1979, Rapport de D.E.A.. Caractéristique d'une population de Fucus serratus. U.B.O. : 65 p.
- MÜLLER D.G., JAENICKE L., 1973, Fucoserraten, the female sex attractant of Fucus serratus L. (Phaeophyta). F.E.B.S. Lett. 30 : pp. 127-139.

- MÜLLER D.G. et SEFERIADIS K., 1977, Specificity of sexual chemotaxies in Fucus vesiculosus (Phaeophyceae). Z. Pflanzenphysiol. Bd. 84 (5) : pp. 85-94.
- O'CONNOR R.J., SEED R., BOADEN P.J.S., 1979, Effects of environment and plant characteristics on the distribution of bryozoa in a Fucus serratus L. community. J. exp. mar. Biol. Ecol. 38 : pp. 151-178.
- PAZO J.P., NIELL F.X., 1977, Distribution and characteristics of Fucus serratus in the rias Boijas of Galicia (North Western Spain). Inv. Pesq., 41 (2) : pp. 455-472.
- QUANG P.L., LAUR M.H., 1975, Variations de la composition et de la teneur en lipides polaires des 3 fucacées communes des côtes bretonnes Pelvetia canaliculata (L.) Decn. et Thur., Fucus vesiculosus L., Fucus serratus L. au cours de leur cycle annuel. Botanica marina 18 (2) : pp. 105-113.
- REDDIN A., PRENDEVILLE G.N., 1981, Effect of oils on cell membrane permeability in Fucus serratus and Laminaria digitata. Marine Pollution Bulletin 12 (10) : pp. 339-342.
- SMITH K.L., DOUCE R., HARWOOD J.L., 1982, Phospholipid metabolism in the brown alga Fucus serratus. Phytochemistry 21 (3) : pp. 569-573.
- THELIN I., 1981, Effets, en culture, de deux pétroles bruts et d'un dispersant pétrolier sur les zygotes et les plantules de Fucus serratus L. (Fucales - Phéophycées). Botanica marina 24 : pp. 515-519.
- WILLIAMS G.B., 1964, The effect of extracts of Fucus serratus in promoting the settlement of larvae of Spirorbis borealis (Polychaeta). J. mar. biol. Ass. U.K. 44 : pp. 397-414.
- WOOD V., SEED R., 1980, The effects of shore level on the epifaunal communities associated with Fucus serratus L. in the Menai Strait, North Wales. Cahiers de Biologie marine 21 : pp. 135-154.

A S C O P H Y L L U M N O D O S U M (Linné) Le Jolis

SOMMAIRE - ASCOPHYLLUM NODOSUM

1. NOMENCLATURE	1
1.1. Nom scientifique	1
1.2. Synonymes	1
1.3. Noms vernaculaires	1
2. POSITION SYSTEMATIQUE	2
3. DISTRIBUTION	2
3.1. Localisation verticale	2
3.2. Répartition géographique	2
3.3. Espèces accompagnatrices	4
4. DESCRIPTION	6
4.1. Morphologie	6
4.2. Développement	9
4.3. Anatomie	18
5. CROISSANCE	20
5.1. Modalités	20
5.2. Mesures	21
5.3. Substances de croissance	21
5.4. Transport à longue distance	22
5.5. Essais de culture	22
6. PHOTOSYNTHESE	22
7. REPRODUCTION	23
7.1. Modalités	23
7.2. Organes de reproduction	23
7.3. Période de reproduction	24
7.4. Fécondation et développement du zygote	24
8. COMPOSITION CHIMIQUE	24
8.1. Composition moyenne	24
8.2. Extrait sec	24
8.3. Constituants inorganiques	26
8.4. Constituants organiques	29
8.5. Composition chimique des parois isolées et des tissus exocellulaires	36
8.6. Substances antimicrobiennes et antinéoplasiques	37

9. INFLUENCE DE DIFFERENTS FACTEURS	37
9.1. Facteurs physiques	37
9.2. Facteurs chimiques	40
9.3. Autres facteurs	47
9.4. Conclusion	48
10. IMPORTANCE ECONOMIQUE	48
10.1. Utilisation	48
10.2. Récolte et production	51
BIBLIOGRAPHIE	52

1. NOMENCLATURE

1.1. Nom scientifique

Ascophyllum (Stackhouse) provient du grec "askos" qui signifie peau de vin et "phullom", feuille (NEWTON, 1931).

A l'origine, appelée Fucus nodosus (L) (1753) l'espèce fut transférée au genre Ascophyllum par STACKHOUSE (PAPENFUSS, 1950) et prit le nom d'Ascophyllum laevigatum. Enfin, c'est en 1863 que la combinaison Ascophyllum nodosum fut établie par LE JOLIS.

D'où finalement la dénomination Ascophyllum nodosum (Linné) Le Jolis.

1.2. Synonymes

De nombreux synonymes sont apparus (de TONI, 1895 ; GIB, 1957). Les plus importants sont les suivants :

- Fucus nodosus L.
- Ascophylla laevigata Stackh
- Ozothallia nodosa Decaisne et Thuret
- Physocauton nodosum Kütz
- Halidrys nodosa Lyngb
- Fucodium nodosum J. Ag
- Halicoccus nodosus Aresch

1.3. Noms vernaculaires (BAARDSETH, 1970)

Ascophyllum est connu sous plusieurs noms populaires :

Norvège : Hesttang (Horse-tang), grisatang (pig-tang), blaeretang, Knopptang and boletang

Grande-Bretagne : knobbed ou knotted wrack, yellow tang, sea whistles, rockweed

Islande : klothang

Danemark : buletang

Suède : knöltang

Canada : rockweed, goémon de roche, bottle kelp

France : goémon, varech (comme pour Fucus vesiculosus)

Pays-Bas : knotswier

Allemagne : knotentang

2. POSITION SYSTEMATIQUE

Ascophyllum nodosum (Linnaeus) Le Jolis appartient au :

Phyllum des Chromophytes caractérisé par l'abondance de caroténoïdes intraplastidiaux et par des cellules flagellées hétérocontées.

Embranchement des Phéophycophytes.

Classe des Phéophycées ou algues brunes.

Sous-classe des Cyclosporées (cycle monogénétique diploïde).

Ordre des Fucales, dans lequel les gamétophytes sont diploïdes, la méiose intervenant lors de la gamétogénèse.

Famille des Fucacées qui regroupe les genres Ascophyllum, Fucus, Pelvetia.

3. DISTRIBUTION

3.1. Localisation verticale

Ascophyllum nodosum vit au même niveau que Fucus vesiculosus (figure 1) qu'il remplace dans les endroits calmes où les conditions écologiques qu'il affectionne sont réalisées (îles Saint-Marcouf, Chausey ...). Son aire de répartition est plus large que celle de Fucus vesiculosus et il peut empiéter sur les territoires de deux Fucus voisins, Fucus spiralis et Fucus serratus (HAMEL, 1931-1939). L'espèce est capable de pénétrer assez loin dans les estuaires (Penzé, dans le Finistère Nord ...).

3.2. Répartition géographique (figure 2)

La distribution géographique d'Ascophyllum n'est pas connue de façon exhaustive et exacte. Présent sur les côtes Nord-Atlantique, aussi bien américaines qu'européennes, et en quelques stations de la Mer Arctique

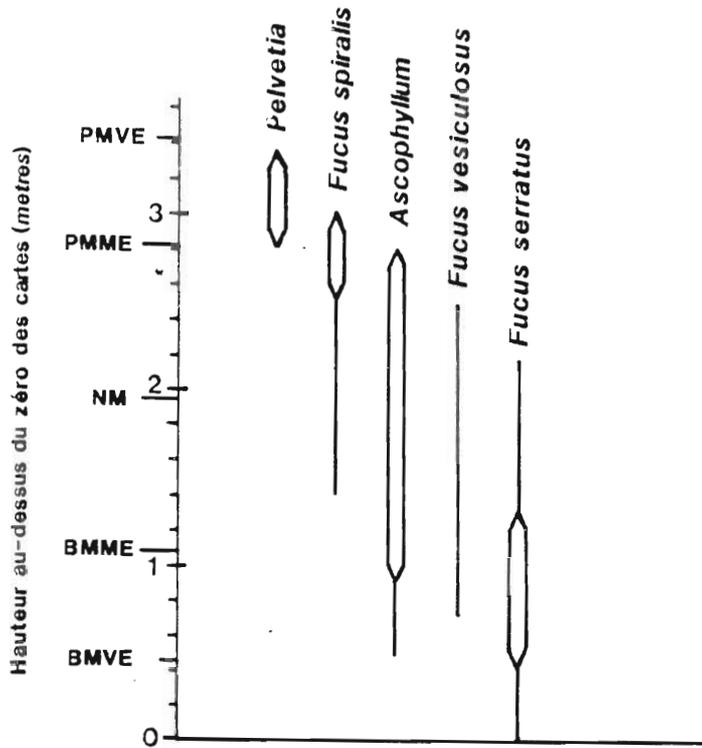


Figure 1 : Distribution verticale de cinq fucales intertidales communes sur l'île de Cumbrae : les niveaux de PMVE, PMME, NM, BMME et BMVE indiqués représentent des valeurs moyennes calculées pour une période allant de janvier 1965 à décembre 1975. (d'après SCHÖNBECK et NORTON, 1978).

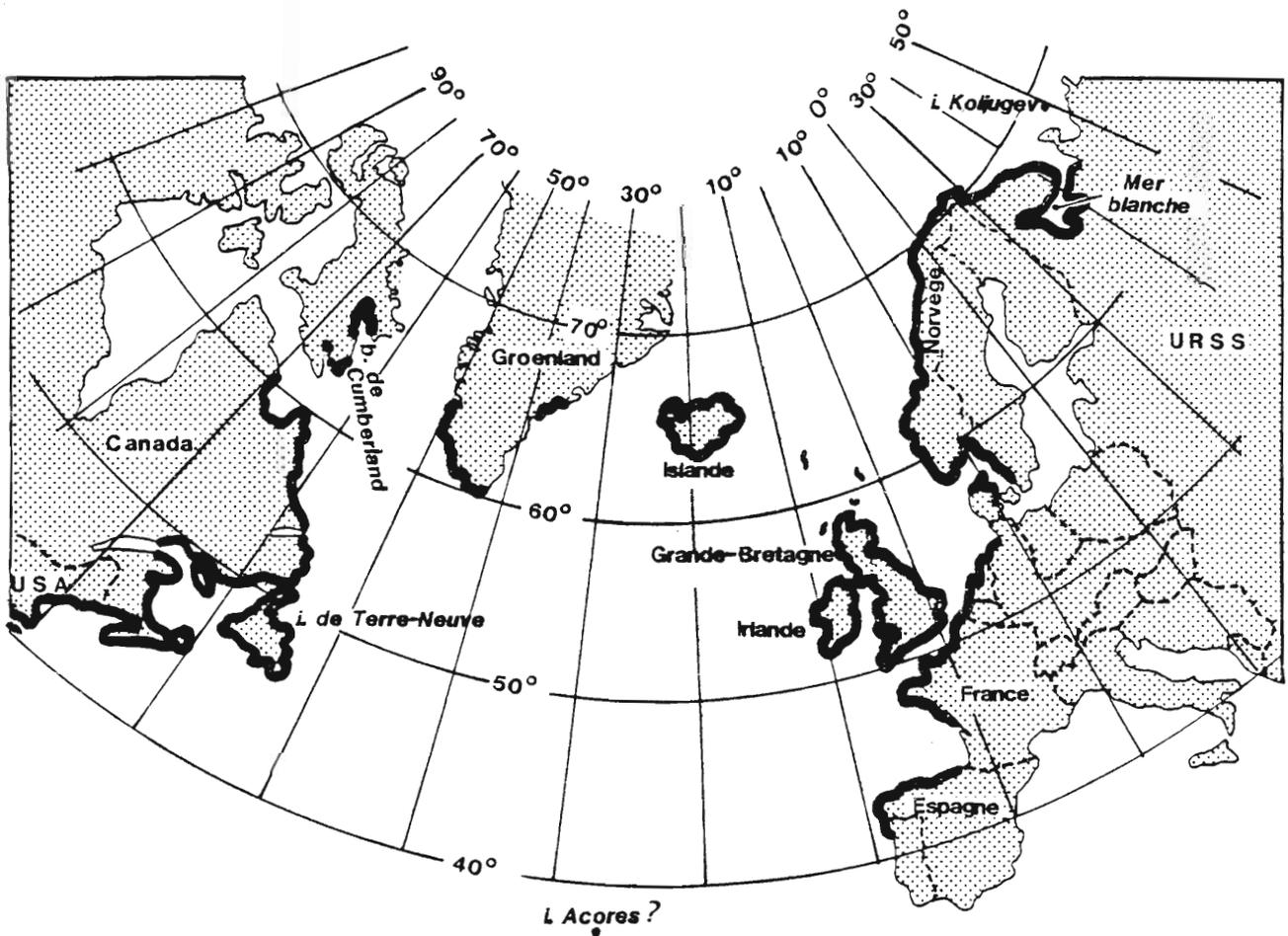


Figure 2 : Distribution géographique d'*Ascophyllum nodosum* (traits gras). (BAARDSETH, 1970).

il est abondant en France, des îles Saint-Marcouf à l'île d'Oléron, et peut être trouvé en épave sur toutes les autres côtes françaises occidentales. Il se rencontre également en place en quelques points isolés comme à Wimereux (pointe de la Crèche, Le Blond ; cap Gris-Nez, Debray). Il existe aussi le long des côtes de la péninsule ibérique mais ne descend pas jusqu'au Maroc (HAMEL, 1931-1939).

3.3. Espèces accompagnatrices

3.3.1. Environnement

Dans la zone de développement d'Ascophyllum nodosum se rencontrent de nombreuses autres espèces dont les principales sont les suivantes :

Flore : Cladophora rupestris (L) Kütz
Chondrus crispus (L) Stackh
Girgartina stellata (Stackh.) Batt.
Hildenbrandia prototypus Nardo
Lithothamnion lenormandii (Aresch.) Fosl.
Ceramium rubrum (Huds.) J. Ag
Catanela repens (Light f.) Batt. (Europe centrale)
Rhodocorton purpureum (Light f.) Rosenv.
(Synonyme de R. rothii Naeg.)
Halosaccion ramentaceum (L.) J. Ag. (Distribution Nord)
Fucus vesiculosus (L.)
Fucus serratus (L.)
Codium dichotomum (Hudson) S.F. Greay

En Ecosse, la surface occupée par Ascophyllum par rapport à celle occupée par Fucus vesiculosus est de 78 % (WALTER, (1947).

Faune : Mytilus edulis et Littorina sp. (BAARDSETH, 1970)
Strongylocentrotus drobachiensis, oursin qui utilise
Ascophyllum nodosum (LARSON et al, 1980).

3.3.2. Epiphytes, endophytes, parasites

Ascophyllum nodosum peut héberger et supporter plusieurs espèces animales et végétales dont les principales sont les suivantes :

- Vertebrata fastigiata (Roth.) Gray : synonyme de Polysiphonia fastigiata, épiphyte commun,
- Polysiphonia lanosa : Epiphyte préférentiel. TURNER et EVANS (1977) ont étudié les relations physiologiques existant entre Ascophyllum nodosum et Polysiphonia lanosa,
- Pylaiella littoralis(Lyngb.) Kjellm. : se trouve sur Ascophyllum nodosum sous sa forme sporophytique ; le gamétophyte se développe sur Sertularia pumila, lequel peut se trouver également sur Ascophyllum.
- Ulothrix pseudoflacca Wille : épiphyte commun au printemps,
- Mytilus edulis : détériore parfois les vésicules d'Ascophyllum,
- Sertularia pumila : zooépiphyte commun,
- Mycosphaerella ascophylli Cotton (CHURCH, 1954) : champignon parasite des réceptacles. Des hyphes de champignon sont souvent présents dans les espaces intercellulaires d'Ascophyllum,
- Navicula endophytica Hasle (1968) : petites diatomées contenues fréquemment dans le liquide intercellulaire (BAARDSETH, 1966).

Le nombre de ces diatomées par réceptacle a été estimé entre 50 et 100 000. Elles semblent être associées à l'apparition d'alginates solubles dans l'eau. Elles sont pratiquement absentes entre les vésicules de la partie végétative,

- Cocconeis sp. : diatomées rencontrées également dans les réceptacles d'Ascophyllum.

Cette liste n'est pas exhaustive et d'autres espèces, appartenant tant aux bactéries, Cyanophycés que Diatomées sont quelquefois mentionnées en tant qu'épiphytes, endophytes ou parasites d'Ascophyllum nodosum.

4. DESCRIPTION

4.1. Morphologie

D'un disque large et très plat s'élève une touffe serrée et abondante de thalles d'un jaune olivâtre, plus clair que celui des autres Fucus. Ces thalles noircissent par dessiccation et peuvent être longs de 30 cm à 1,50 m, larges de 3 à 10 mm. Ils portent, à la base, des rameaux adventifs nombreux. Chaque thalle est d'abord arrondi, puis très vite, s'élargit et s'aplatit fortement. Dépourvu de nervures, il porte sur les marges des points de ramification en creux, faisant saillie en forme de dents, assez régulièrement espacés, distiques, subopposés ou sans ordre, d'où s'élèvent des axes secondaires, des rameaux ou des ramules fructifères. Il n'y a pas de cryptes pilifères, mais des vésicules axiales, elliptiques ou ovales, parfois arrondies, pouvant atteindre la grosseur d'un petit oeuf ; les plus grosses font saillie sur le bord du thalle et sont marginées (HAMEL, 1931-39).

Des modifications de l'habitat peuvent provoquer chez Ascophyllum nodosum l'apparition des formes mackaii et scorpioïdes. Elles sont caractérisées par de nombreuses ramifications latérales, de fréquentes suppressions dans la formation de vésicules et réceptacles et par un développement de ramifications minces et cylindriques (TAYLOR, 1957 - figures 3 et 4).

Des "races" d'Ascophyllum, différentes génétiquement, existent en grand nombre. Les variations génétiques peuvent porter sur :

- la taille et la forme des réceptacles : au même moment et au même endroit, on peut trouver 4 types différents de réceptacles (TAYLOR et HARVEY, in BAARDSETH, 1970 ; figure 5A à D),



Figure 3 : Ascophyllum nodosum f. mackii. Portions d'un plant fertile.
X 0,45 (TAYLOR, 1957).



Figure 4 : Ascophyllum nodosum f. mackii. Parties d'un plan montrant la
forme caractéristique cylindrique des ramifications et
l'absence de vésicules. X 0,45
(TAYLOR, 1957).

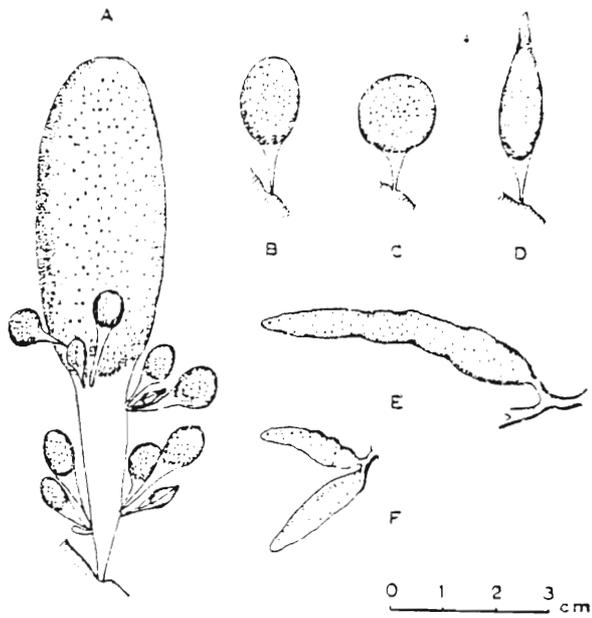
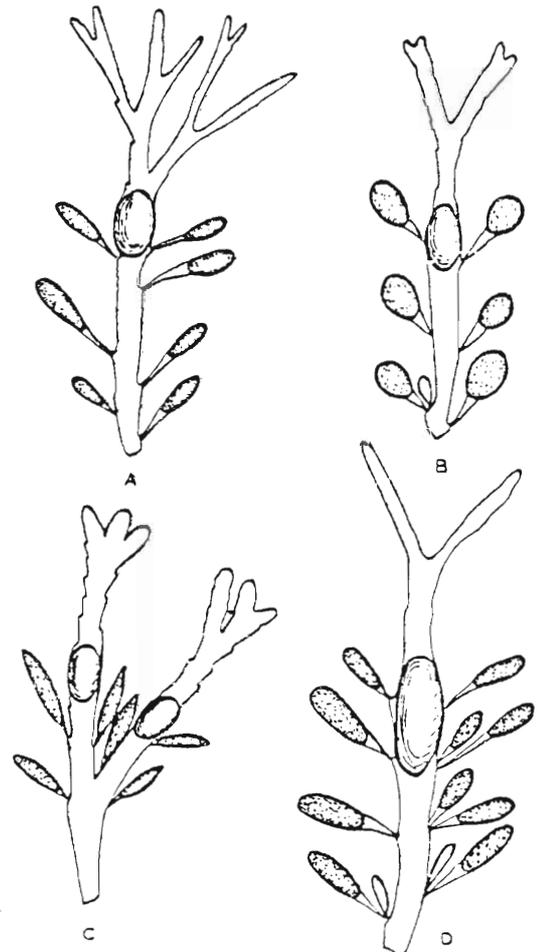


Figure 5 : Six types de réceptacles :
 A. Forme géante avec des réceptacles latéraux normaux
 B. oval
 C. sphérique
 D. lancéolé
 E et F. réceptacles d'Ascophyllum nodosum (BAARDSETH, 1970).

Figure 6 : Portions apicales de quatre plants différents d'Ascophyllum nodosum. (BAARDSETH, 1970).



- la taille et la forme des vésicules,
- le nombre de branches et la position relative des bifurcations par rapport aux vésicules (figure 6).

Ces particularités sont probablement déterminées génétiquement car elles sont constantes sur toutes les pousses du même plant.

Le nombre des chromosomes d'Ascophyllum est égal à 32 (2n) d'après une étude de LEWIS publiée dans GODWARD (1966).

4.2. Développement

Au cours de son développement, Ascophyllum nodosum passe par diverses étapes (figures 7 et 8).

A l'action de l'homme, qui exploite cette espèce (figure 9), peuvent s'ajouter des variations saisonnières qui modifient le poids total frais ou sec (tableau 1 in BAARDSETH, 1970), les teneurs en eau, en composés organiques et inorganiques.

Le poids sec, faible en juin, atteint une forte valeur en septembre-octobre du fait de la croissance des parties végétatives et de la formation des réceptacles.

En hiver, le poids sec reste stable ou chute.

Durant la saison fertile (mai), les réceptacles en cours de maturité retiennent l'eau, d'où une augmentation considérable du poids frais. Après la perte des réceptacles et malgré une reprise de croissance des parties végétatives, les poids sec et frais diminuent (figures 10, 11 et 12).

Ascophyllum est vivace. D'après PRINTZ, il croîtrait, en Norvège, d'une vésicule par an, à partir de l'âge de trois ans ; l'âge d'un Ascophyllum serait alors égal au nombre de vésicules axiales + 2. En Bretagne, d'après HATTON, il croît de 10 à 15 cm par an ; les vésicules apparaissent quand la plante atteint une taille de 8 à 9 cm, c'est-à-dire à l'âge de 4 à 14 mois environ, suivant les stations (HAMEL, 1931-39).

La détermination de l'âge peut donc se faire aussi par la numération des entrenoeuds (figures 13, 14 et 15).

Lot 1 Leangen 1956-58			Lot 2 Leangen 1963-65			Lot 3 Byneset 1963-65		
Date	Poids frais (kg)	Poids sec (kg)	Date	Poids frais (kg)	Poids sec (kg)	Date	Poids frais (kg)	Poids sec (kg)
05/08/56	112.9		05/11/63	125.6	30.5	06/11/63	108.1	30.0
03/09/56	136.8		28/11/63	123.8	29.5	04/12/63	105.4	28.8
02/10/56	165.4	40.1	13/01/64	130.1	28.9	15/01/64	83.0	21.0
01/11/56	182.4	41.7	19/02/64	117.9	27.9	18/02/64	86.9	22.6
30/11/56	157.5	38.8	18/03/64	128.3	28.5	19/03/64	69.2	19.6
14/01/57	145.4	38.3	15/04/64	176.2	31.6	16/04/64	72.8	18.1
12/02/57	155.2	33.3	28/05/64	110.2	27.8	29/05/64	71.1	16.7
12/03/57	182.6	37.2	27/06/64	122.7	31.9	29/06/64	73.3	20.6
11/04/57	161.0	31.5	05/08/64	124.0	34.2	04/08/64	85.1	25.4
10/05/57	150.1	28.6	04/09/64	152.0	37.0	05/09/64	110.2	30.2
08/06/57	94.8	25.3	24/10/64	157.7	37.5	26/10/64	103.9	29.2
12/07/57	117.1	32.0	16/12/64	155.4	34.4	17/12/64	108.2	28.3
22/08/57	155.1	41.3	19/02/65	169.4	35.3	20/02/65	114.6	28.0
05/10/57	188.4	44.9	02/04/65	170.6	28.7	03/04/65	117.4	24.2
09/11/57	184.5	44.5	27/04/65	188.5	34.0	26/04/65	124.0	29.1
05/12/57	181.2	41.0	04/06/65	153.5	37.8	05/06/65	127.2	29.5
17/01/58	174.3	39.0						
14/02/58	168.3	37.6						
14/03/58	157.7	37.1						
15/04/58	224.2	43.7						
23/05/58	236.8	37.2						
24/06/58	92.9	26.7						
28/07/58	116.1	32.2						
12/09/58	150.7	38.3						
11/10/58	118.7	33.1						
08/11/58	130.2	34.0						
09/12/58	109.3	28.2						

Tableau 1 : Variations saisonnières en poids frais et poids sec estimé, de 3 lots de plants d'Ascophyllum nodosum.

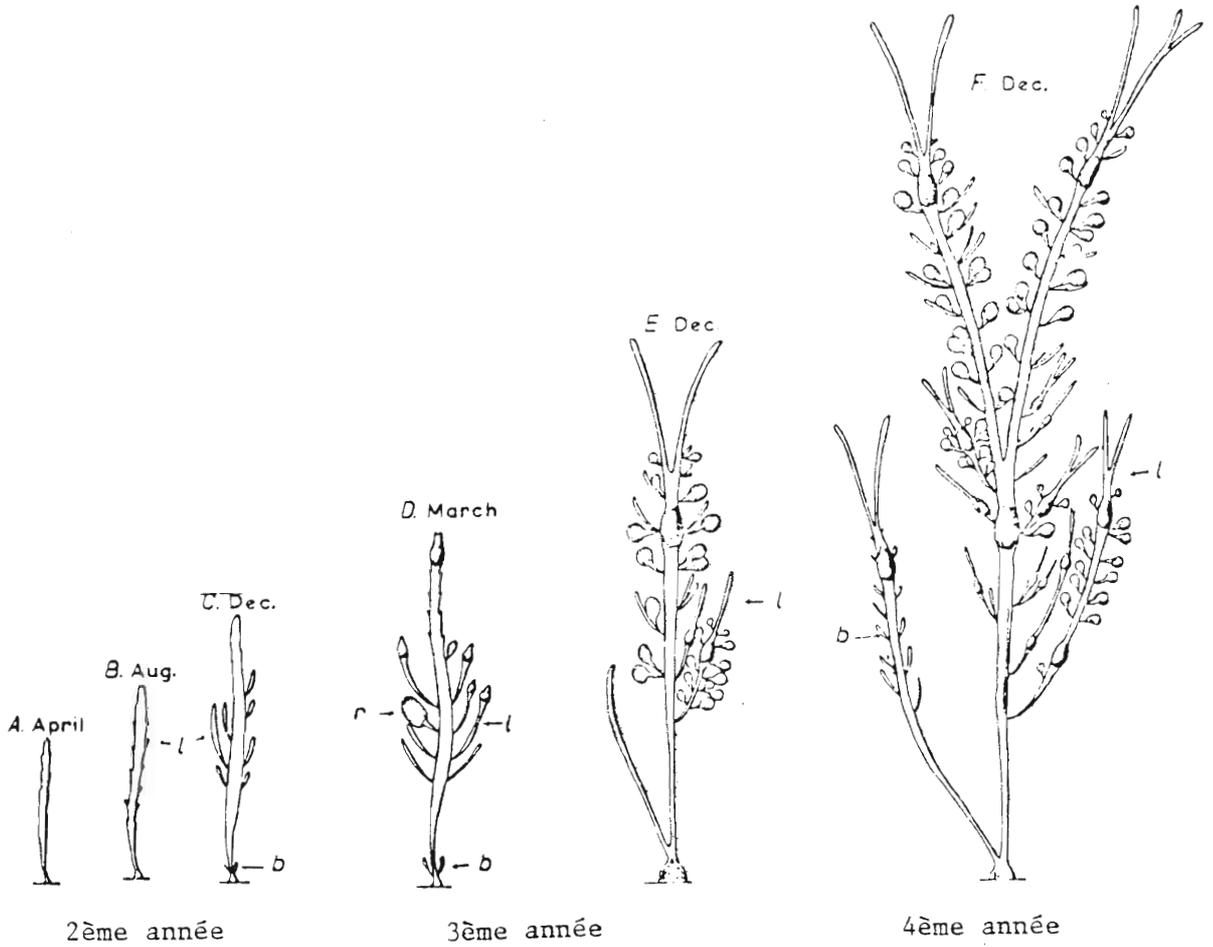


Figure 7 : Etapes du développement d'une pousse basale.

l = pousses végétatives latérales

b = nouvelle pousse basales

r = réceptacles

(BAARDSETH, 1970).

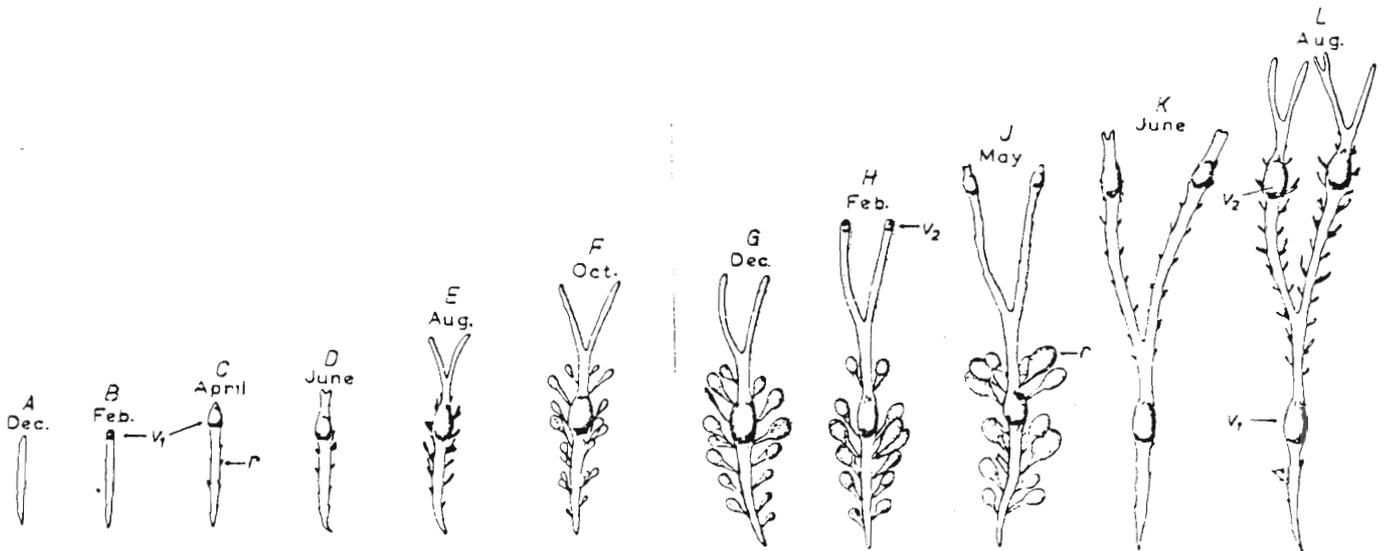


Figure 8 : Etapes du développement d'une pousse végétative latérale

montrant aussi les variations saisonnières des réceptacles.

V₁ et V₂ représentent respectivement les 1ère et 2ème séries de vésicules récemment formées.

r = réceptacles.

(BAARDSETH, 1970).

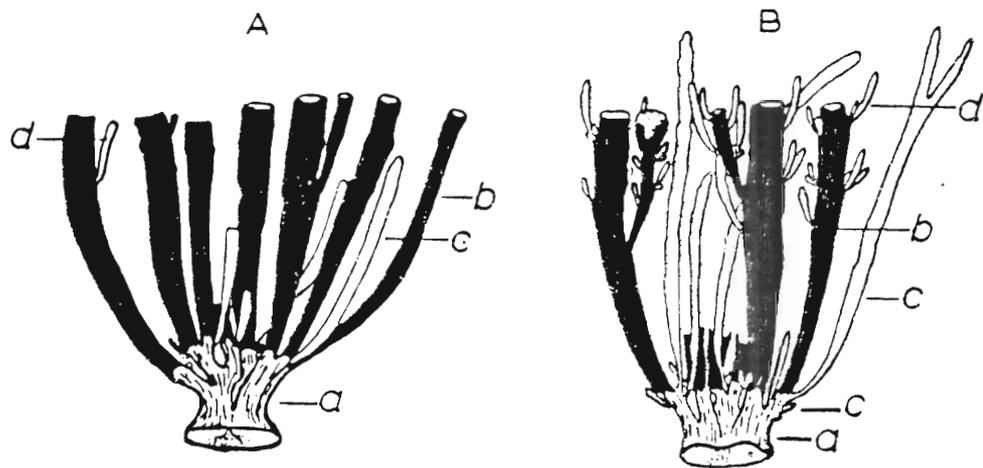


Figure 9 : Croissance après coupe.

A : parties restantes d'un plan d'Ascophyllum nodosum
 juste après la coupe,

B : 5 mois après la coupe

a : haptere

b : partie restante

c : pousse basale

d : rejet

Fig: 10

Variations saisonnières en poids frais et sec
du lot 1 (voir tableau 1)

LOT 1

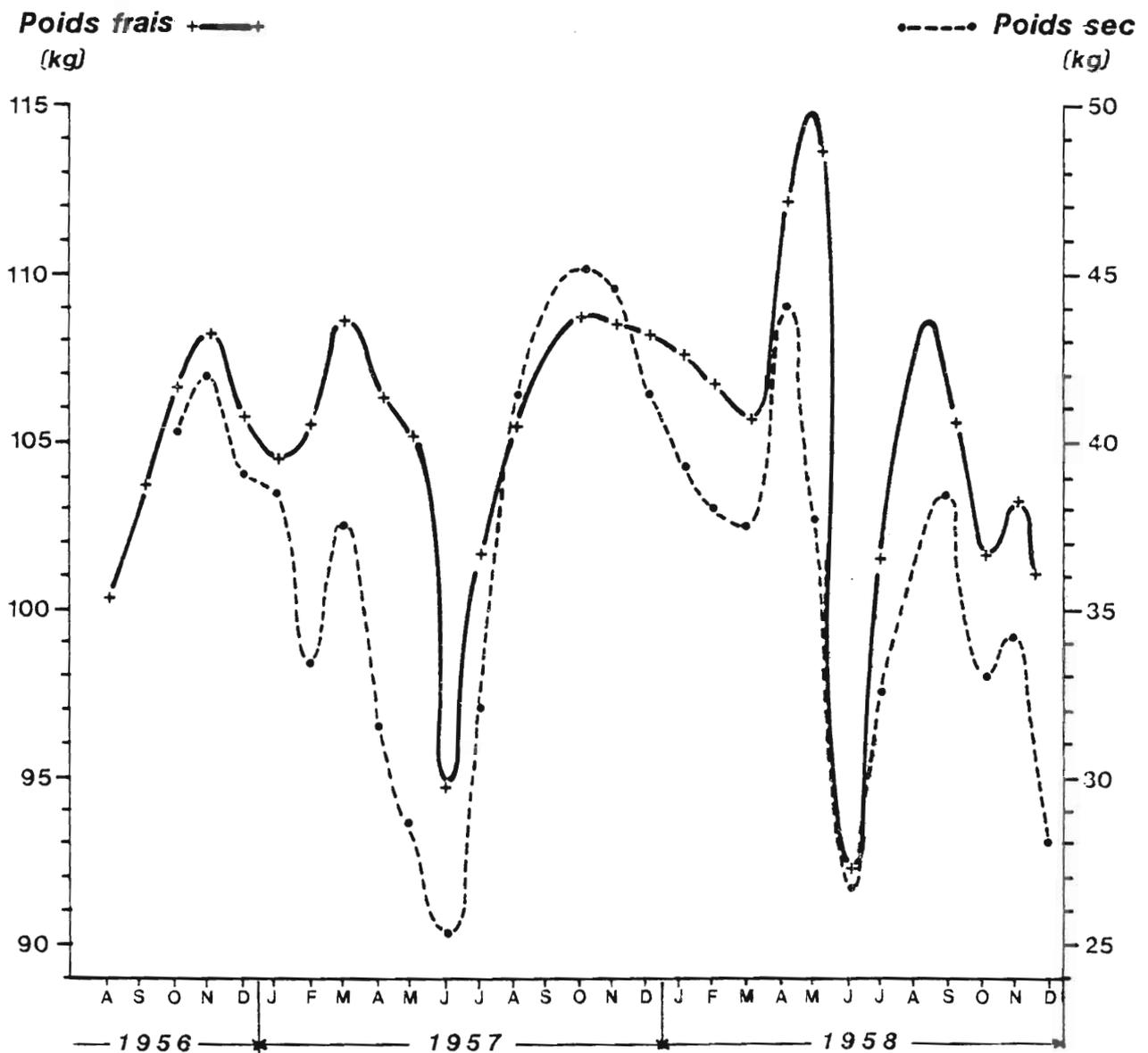


Fig: 11

Variations saisonnières en poids frais et sec
du lot 2 (voir tableau 2)

LCT 2

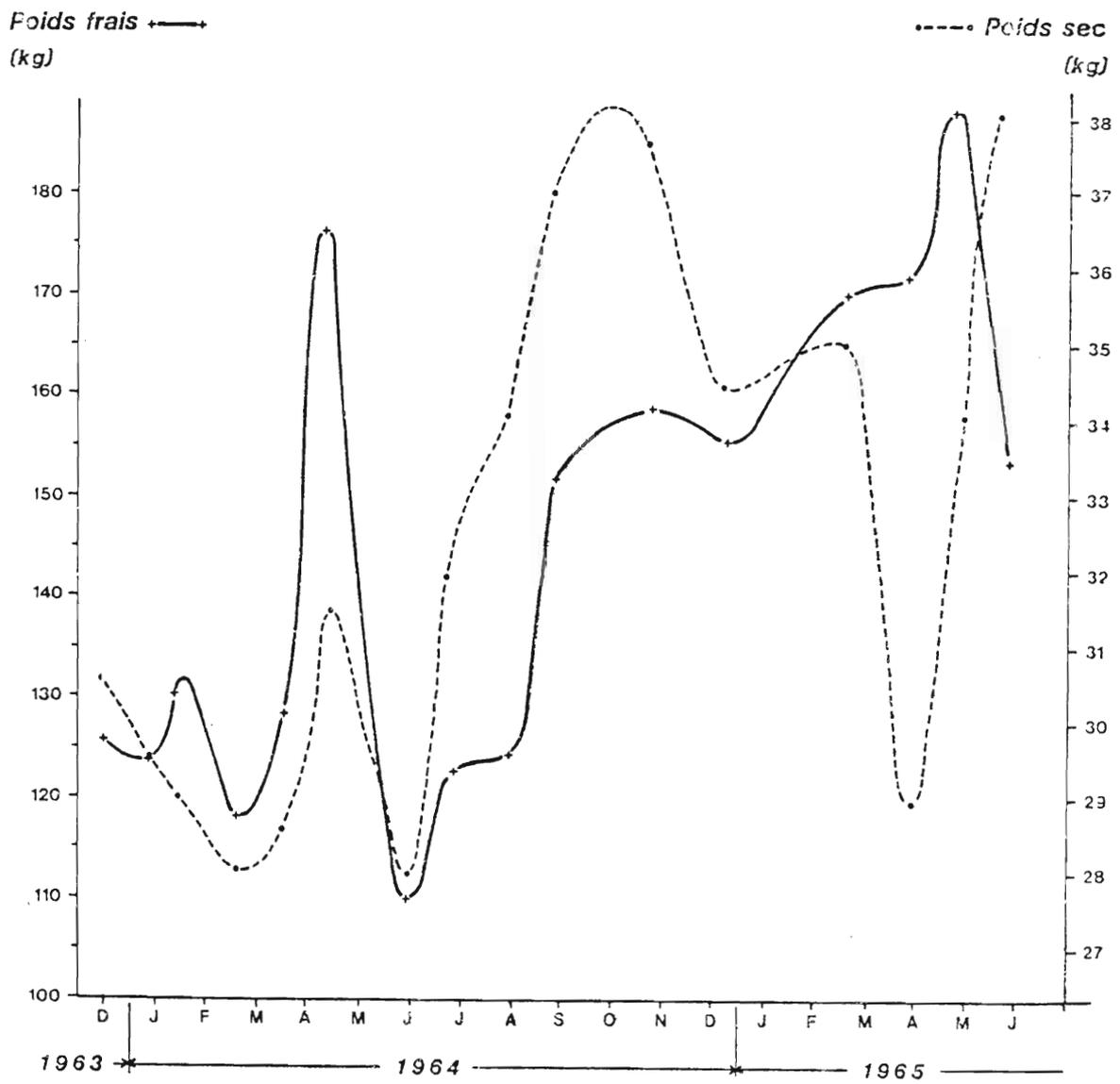
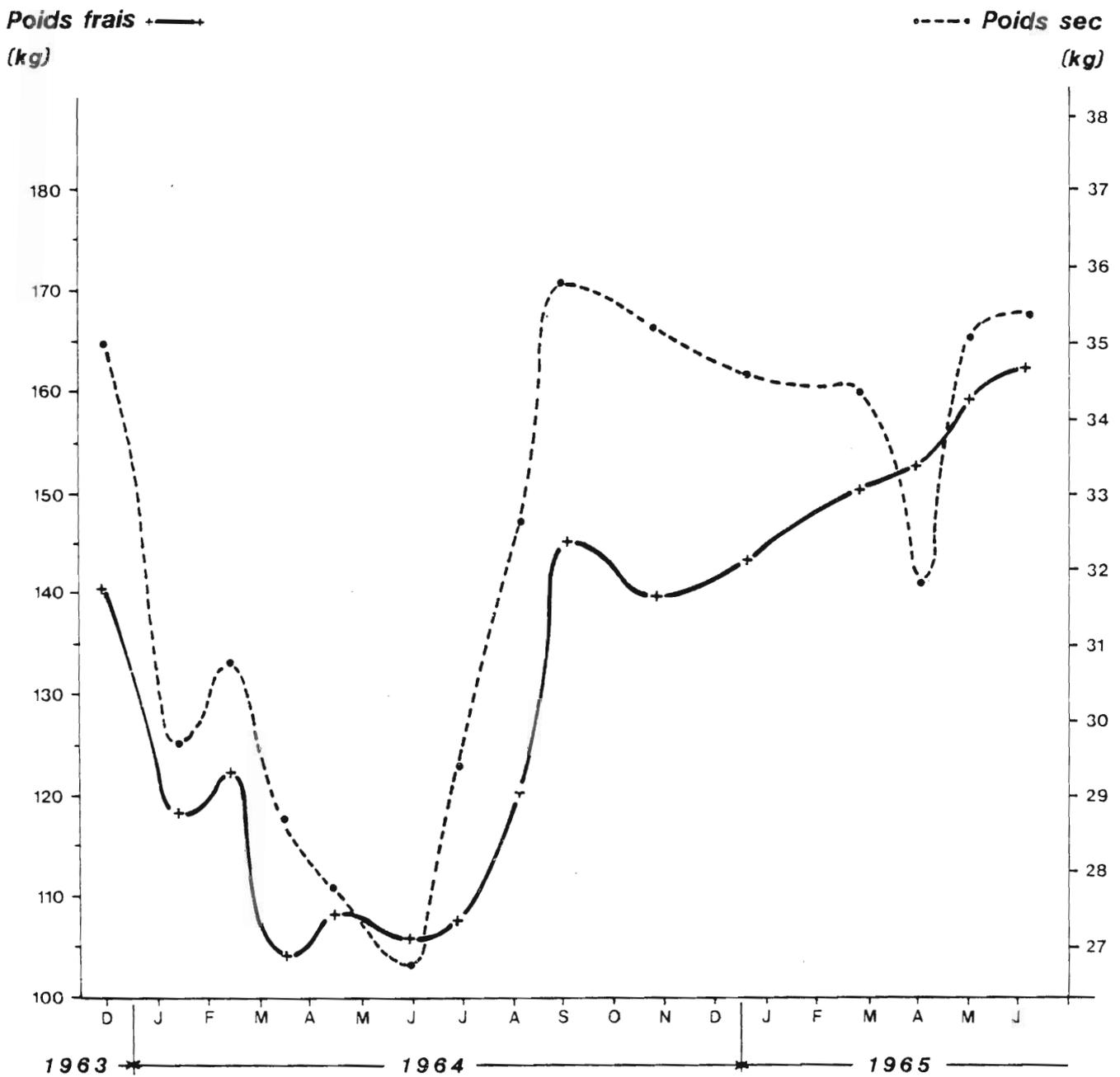


Fig: 12

Variations saisonnières en poids frais et sec
du lot 3 (voir tableau 3)

LOT 3



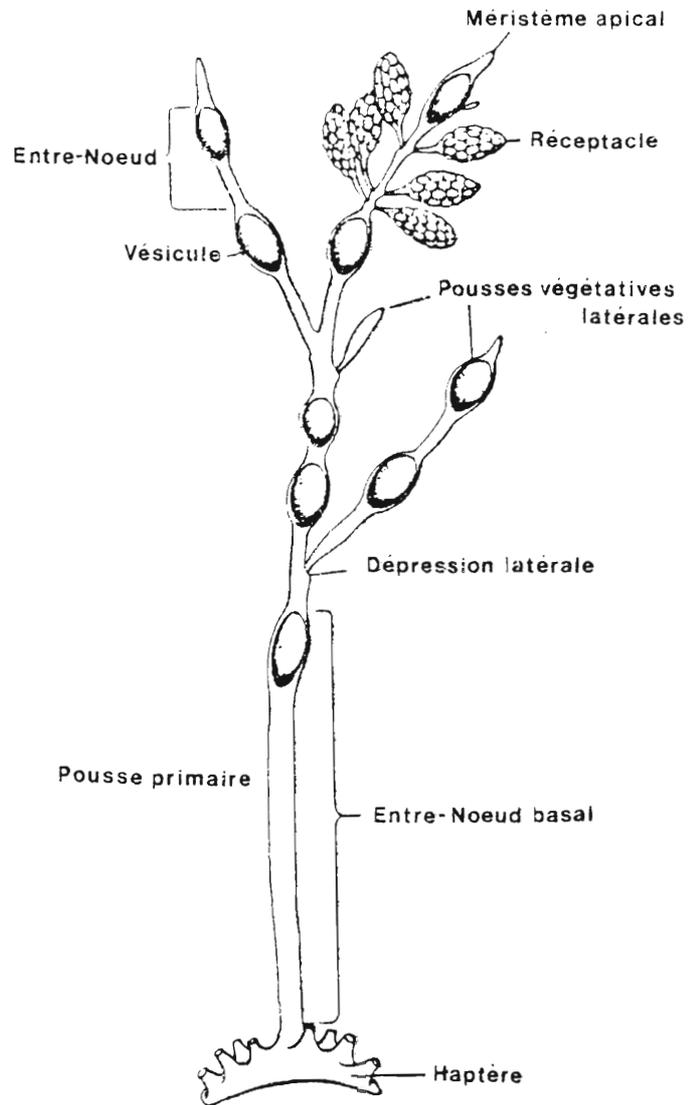


Figure 13 : Fronde modèle d'*Ascophyllum nodosum* illustrant la terminologie utilisée pour les figures suivantes (14 et 15). (COUSENS, 1984).

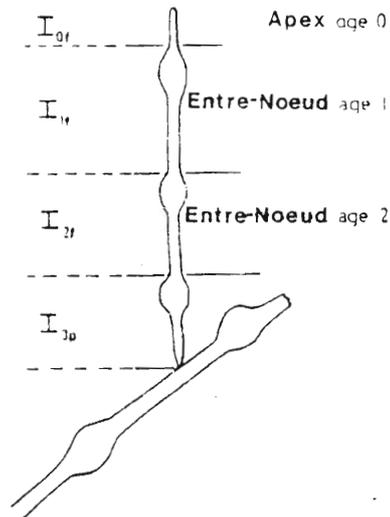


Figure 14 : Pousse latérale montrant la méthode de numération des entrenoeuds et de détermination de leur âge. Une année se termine au moment de la formation d'une vésicule à l'extrémité distale de l'entrenoeud considéré. La distinction entre un entrenoeud se terminant dans une **dépression latérale** (Ip) et un entrenoeud suivi d'un autre entrenoeud (If) est également indiquée. (COUSENS, 1984).

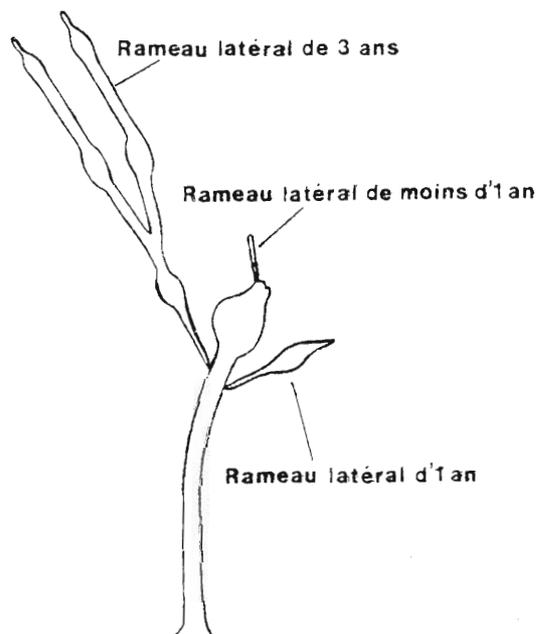


Figure 15 : Fronde présentant des rameaux latéraux de différents âges issus d'une pousse primaire. En considérant la formation de la première vésicule comme marquant la fin de la première année, l'âge d'un rameau latéral est égal à son nombre de vésicules.

Ascophyllum peut vivre de 12 à 15 ans. Selon la position de ces algues dans la zone littorale, les plants sont d'âges différents : vers le haut, des pieds de 4 à 5 ans, vers le bas, des pieds de 5 à 15 ans (DAVID, 1943).

4.3. Anatomie

La constitution anatomique d'Ascophyllum est la même que celle des Fucus (HAMEL, 1931-39). Elle a été étudiée par de nombreux auteurs dont OLTMANN (1889).

Une coupe longitudinale à travers la médulla et le cortex met en évidence des hyphes très nombreux vers la base du thalle, alors qu'ils sont absents dans les parties renflées des réceptacles et dans les fibres des vésicules (figure 16).

Les espaces intercellulaires de la médulla sont occupés par une substance aqueuse insoluble (alginate de calcium et magnésium et fucoidane probablement) dans la partie végétative du thalle ; par une substance soluble complexe dans la médulla des réceptacles et par un gaz entre les fibres à l'intérieur des vésicules.

A certaines périodes de l'année, la substance intercellulaire de la médulla des réceptacles peut être analysée : elle contient des alginates de Na, K, Ca, Mg, des fucoidanes, des sels inorganiques, vraisemblablement des phénols, ainsi que des bulles de gaz (BAARDSETH, 1969).

La présence d'hyphes fongiques et de diatomées intercellulaires (figure 16B) a pu également être mise en évidence.

Le microscope optique ordinaire permet de déceler les corps cellulaires suivants :

- des chromatophores répartis dans les cellules médullaires et corticales,
- un noyau par cellule,

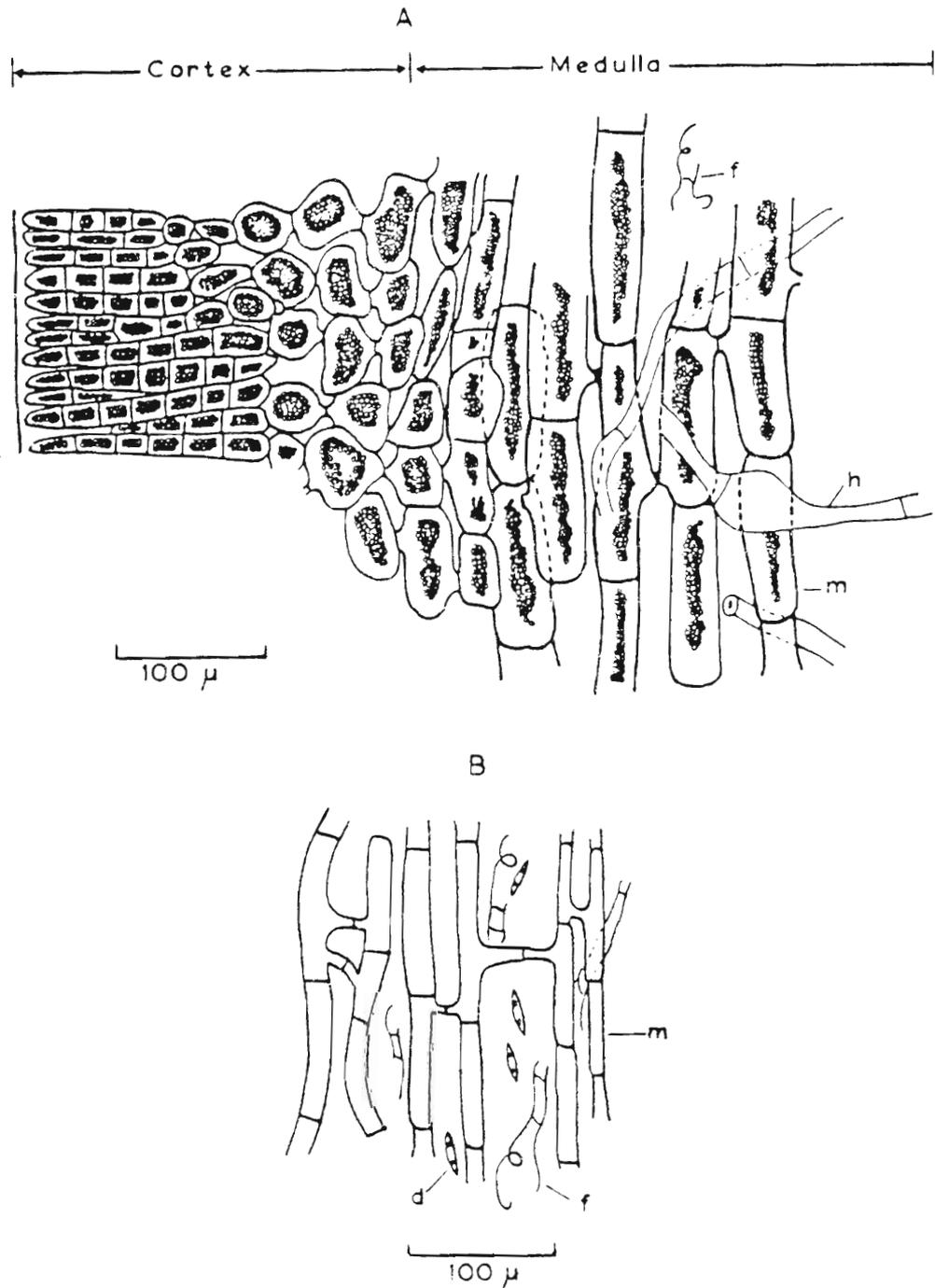


Figure 16 : Anatomie d'*Ascophyllum nodosum*

A : coupe longitudinale du thalle. Les physodes sont représentés par les points noirs.

B : coupe longitudinale de la médula d'un réceptacle

d = diatomées intercellulaires

f = hyphes fongiques

h = hyphes

m = cellule médullaire

(BAARDSETH, 1970).

- des physodes occupant un grand volume dans la cellule ; ils sont particulièrement nombreux dans les cellules des hyphes, du cortex et de la médulla de l'algue, à l'exception de la médulla des réceptacles lors de la période de croissance maximale (figure 16A),

- de grosses vacuoles,

- une paroi constituée d'au moins deux couches et de couches plus nombreuses dans les cellules médullaires âgées,

- d'autres corps cellulaires : de petites particules sont fréquemment observées dans les cellules et dans les substances intercellulaires, mais peu étudiées chez Ascophyllum (BAARDSETH, 1969).

5. CROISSANCE

5.1. Modalités

La croissance est pilotée par une cellule initiale comme chez les Fucus, mais à quelque distance de celle-ci, une cellule végétative marginale se transforme en initiale secondaire qui, par suite de la croissance, s'enfonce dans une petite dépression. Dans ces dépressions marginales peuvent se différencier plusieurs initiales séparées, ce qui explique la naissance, au même point, de plusieurs rameaux. Les axes secondaires et les rameaux sont semblables à l'axe principal (HAMEL, 1931-39).

Le développement de nouvelles pousses se fait à partir de cellules initiales logées dans de petites cavités (figure 17A).

La croissance s'effectue en longueur et en épaisseur dans trois directions, à la suite de divisions latérales et basales d'une cellule apicale (figure 17B).

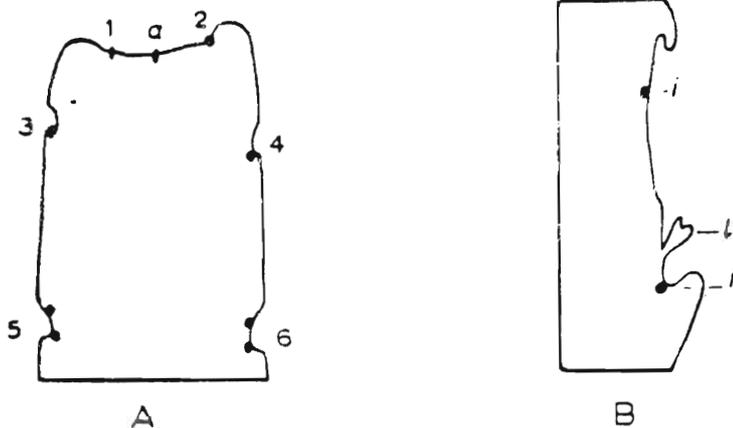


Figure 17 : Cellules initiales :
 A : coupe longitudinale schématique d'un apex
 a : cellule apicale
 1-6 : initiales latérales successives, enfoncées dans les dépressions marginales
 B : coupe longitudinale schématique d'une dépression montrant une initiale latérale active (1) et deux initiales latérales au repos (i) (BAARDSETH, 1970).

Si une pousse perd tous ses points de croissance apicaux, la croissance en longueur ne peut se poursuivre, mais de nouvelles pousses latérales et basales peuvent cependant se développer.

5.2. Mesures

Les variations du taux de croissance apicale entre des plants d'Ascophyllum nodosum ont été mesurées durant diverses saisons et sous différents régimes de température. STROMGREN(1981) constate alors qu'au laboratoire, des plants différents, échantillonnés au même endroit, présentent des différences très significatives du taux de croissance.

MATHIESON et al (1976) notent un taux maximum de croissance de 3,5 cm par mois en 1973 et de 3,2 cm par mois en 1974, en Nouvelle-Angleterre.

5.3. Substances de croissance

L'action de l'auxine sur la croissance d'Ascophyllum nodosum a été étudiée par DAVIDSON (1950), tandis que WILDGOOSE et al (1978) se sont intéressés aux variations saisonnières de l'activité de la gibberelline qui est maximale en octobre et minimale en avril (figure 18).

A partir de solutions aqueuses brutes d'Ascophyllum nodosum, KINGMAN et MOORE (1982) ont isolé et quantifié plusieurs substances régulatrices de croissance telles que : cytokinines, purines et purine-ribosides, acide abscissique, acide indolacétique.

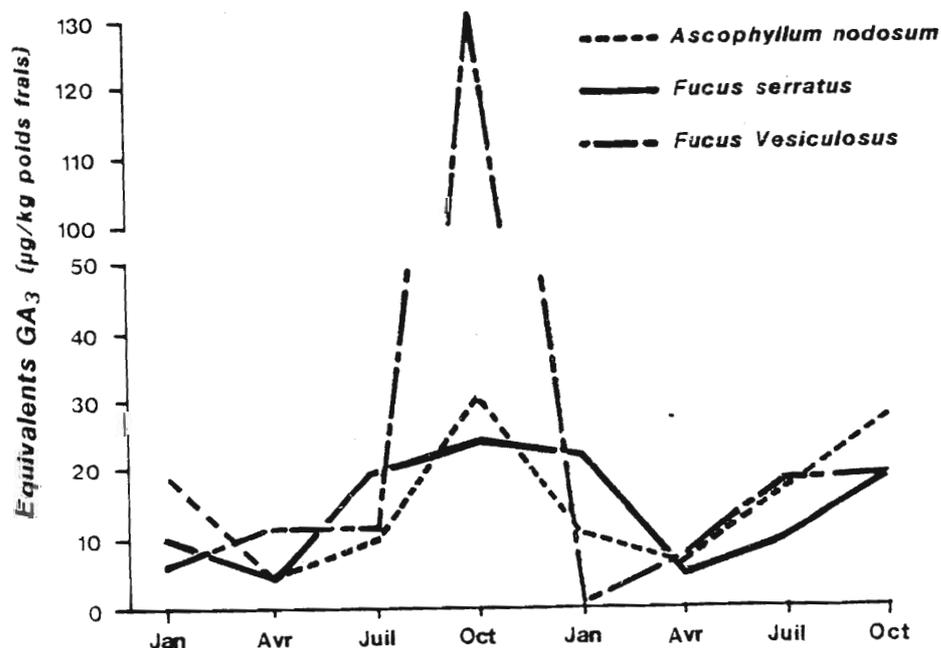


Figure 18 : Variations saisonnières de l'activité de la gibberelline (WILFHOODR et al, 1978).

5.4. Transport à longue distance

PENOT et al (1977), en étudiant des transports à longue distance chez Ascophyllum nodosum au moyen de divers radio-isotopes injectés dans un aérocyte, ont constaté que cette espèce présente des caractères très originaux qui plaident en faveur d'une migration de type diffusif, impliquant le cheminement ionique par la voie apoplastique. Le transport est bidirectionnel et simultané, mais sans orientation préférentielle très marquée ; tous les ions testés circulent aisément ; l'absorption cellulaire reste sensible aux mêmes inhibiteurs métaboliques.

5.5. Essais de culture

En Suède, des études de faisabilité sont menées sur la culture d'algues marines en serres. Les espèces concernées sont : Laminaria, Fucus, Ascophyllum nodosum, Furcellaria, Chondrus crispus, Dilsea. Les algues sont disposées sur des filets et continuellement humidifiées par vaporisation d'eau de mer, naturelle ou artificielle, qui peut être ensuite récupérée et remise dans le circuit d'eau de mer. Cette technique de culture conduit à augmenter de façon significative l'absorption de nutriments et donc le taux de croissance (PEDERSEN et al, 1983).

6. PHOTOSYNTHESE

Les variations saisonnières de la photosynthèse ont été étudiées par BRINKHUIS (1977) et évaluées par des mesures d'assimilation de ^{14}C . Les spécimens d'été possèdent un taux de photosynthèse nette plus élevé que les échantillons d'hiver. Le plateau est atteint entre 1° et 25°C pour ceux d'hiver, tandis que, durant l'été, il est obtenu entre 18° et 21°C (CHOCK et MATHIESON, 1978).

Les taux photosynthétiques sont déterminés en terme de poids sec et teneur pigmentaire (chlorophylle a). Le potentiel photosynthétique maximum est obtenu au printemps et le minimum durant la fin de l'été et les mois d'hiver. Quant à l'activité de la phosphoenolpyruvate carboxydinase (PEPC) chez Ascophyllum nodosum elle a fait l'objet d'un travail présenté par KERBY et EVANS (1983).

7. REPRODUCTION

7.1. Modalités

Ascophyllum nodosum peut se reproduire végétativement par des pousses latérales et basales qui se détachent de la plante mère (formes scorpioides et mackaii) ; cf. chapitre 4.2., figures 7 et 8.

Comme toutes les autres fucales, Ascophyllum nodosum ne possède qu'une seule génération sexuelle gamétophytique. Il est dioïque, c'est-à-dire qu'une population sera constituée de plants mâles, porteurs de gamètes mâles ou anthérozoïdes, et de plants femelles donnant naissance à des gamètes femelles ou oosphères.

7.2. Organes de reproduction

Les réceptacles ne se trouvent plus à l'extrémité des axes comme dans les Fucus ; ils s'élèvent à partir des points de ramification, portés par un pédicelle comprimé, claviforme, long de 1 à 2 cm. Ovaux ou lancéolés, ils atteignent environ 10 à 15 mm de long sur 8 mm de large. Plusieurs réceptacles peuvent naître du même point (HAMEL, 1931-39 ; figure 19). A maturité, le sexe des réceptacles peut se reconnaître à la couleur : les mâles sont d'un jaune assez vif, les femelles d'un jaune olivâtre.

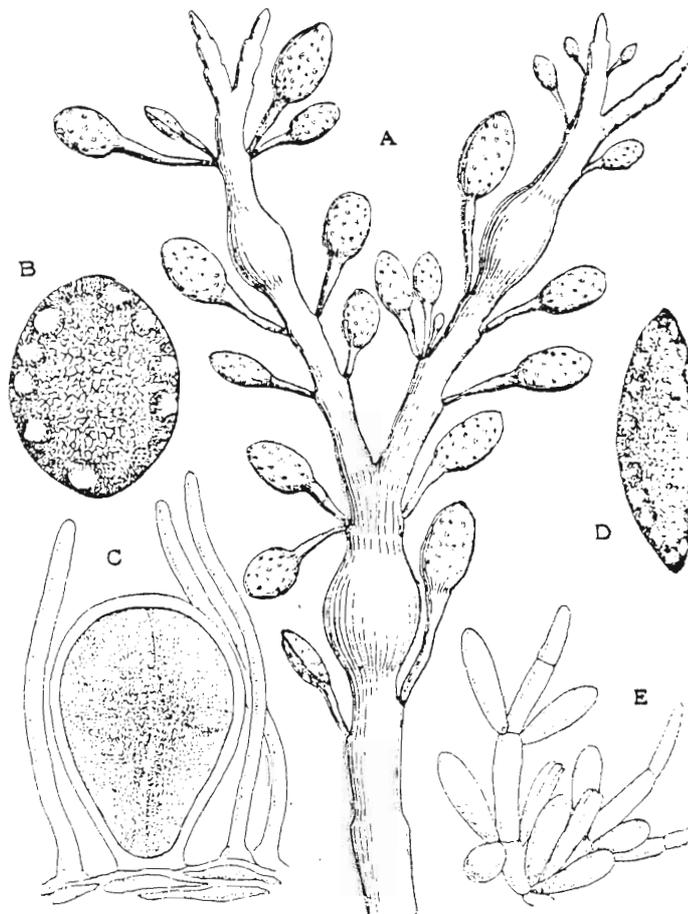


Figure 19 : Organes de reproduction d'Ascophyllum nodosum :

A : portion d'un plan fertile (x 2/3)

B : coupe transversale d'un réceptacle femelle (x 3)

C : oogone entouré de paraphyses (x 300)

D : coupe transversale d'un réceptacle mâle (x 3)

E : groupe d'antheridies (x 300)

(NEWTON, 1931).

7.3. Période de reproduction

Contrairement à ce qui a lieu chez la plupart des autres Fucales, Ascophyllum nodosum se reproduit pendant l'hiver. Les réceptacles apparaissent en juin-juillet, sous forme de petits ramules verts terminés par une petite sphère qui grossit bientôt. La reproduction a lieu de novembre à février ; les réceptacles se déchirent et tombent en mars-avril (HAMEL, 1931-39).

7.4. Fécondation et développement du zygote

Le noyau diploïde de l'oogone se divise en 8 noyaux haploïdes par 3 mitoses successives accompagnées d'une méiose (figure 20). Chez Ascophyllum seulement, quatre noyaux se transforment chacun en une oosphère fonctionnelle, les quatre autres sont expulsés des oosphères (figure 21).

Une fois libérées dans le milieu marin, les oosphères sont fécondées par des anthérozoïdes. Les rhizoïdes du zygote ainsi obtenu apparaissent dès les dix premiers jours après la fécondation ; ensuite, la croissance semble être extrêmement lente (SUNDENE, 1973). Après un an, la taille des germinations ne dépasserait pas 0,1 à 0,2 cm et après deux années, 1,5 cm. Ce taux de croissance très lent, en comparaison de celui de Fucus vesiculosus augmente leurs chances d'être couvertes de diatomées ou attaquées par les littorines.

8. COMPOSITION CHIMIQUE

8.1. Composition moyenne

Les variations saisonnières de quelques constituants ainsi que la composition moyenne de la nourriture algale pour animaux ont été établies par JENSEN (1960) (figure 22, tableau 2).

8.2. Extrait sec

Malgré les variations locales, saisonnières et individuelles qui peuvent intervenir sur la teneur en matière sèche d'Ascophyllum nodosum (tableau 4), un chiffre variant entre 25 et 29 % du poids frais de l'algue a été donné par BAARDSETH (1970), le maximum étant observé en été.

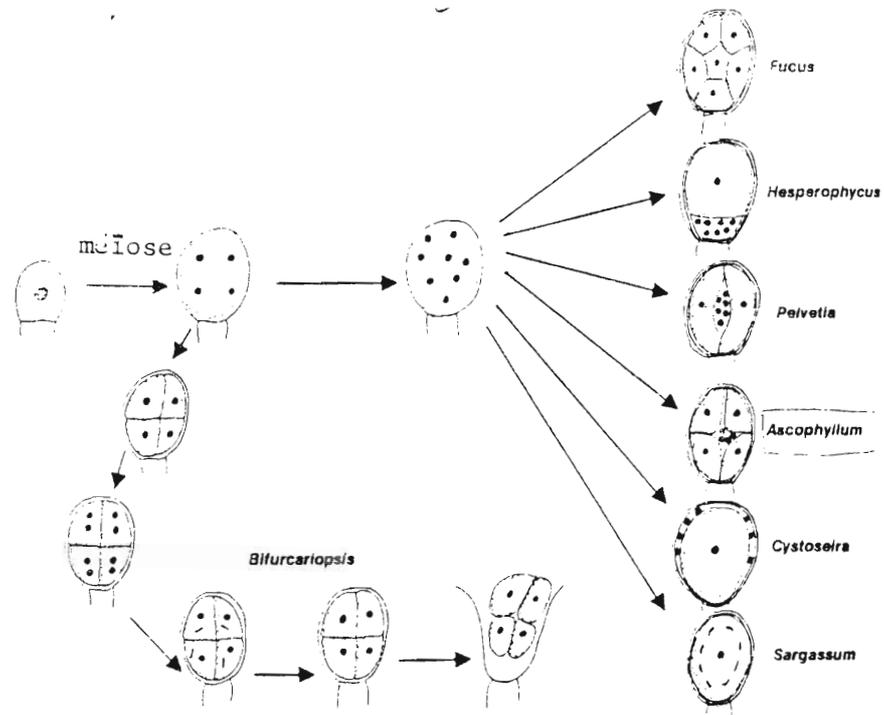


Figure 20 : Schéma montrant les différents types de développement de l'organe reproducteur femelle chez les fucales. (LEE, 1980).

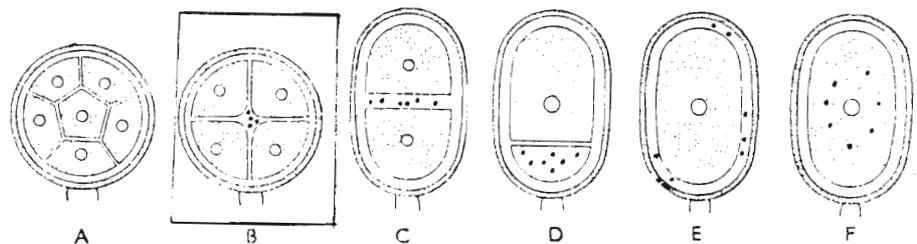


Figure 21 : Schéma de la formation des oosphères et de l'élimination des noyaux surnuméraires chez les fucales : A. Fucus, B. Ascophyllum, C. Pelvetia, D. Hesperophycus, E. Cystoseira, F. Sargassum. Les noyaux fonctionnels sont figurés en blanc, les noyaux éliminés, en voie de dégénéescence, en noir. (FELDMANN in de ABBAYES et al, 1978).

8.3. Constituants inorganiques

8.3.1. Cendres

Le contenu minéral mesuré par le pourcentage de cendres de la matière sèche a été déterminé plusieurs fois (VINOGRADOV, 1953).

Les différences dans les valeurs obtenues peuvent être attribuées à la méthodologie utilisée ainsi qu'aux variations saisonnières, écologiques et individuelles. BAARDSETH (1970) par exemple, mentionne des teneurs en cendres variant entre 18 et 27 % de la matière sèche.

8.3.2. Composés minéraux majeurs

Les principaux sont : Na, Mg, K, Cl, SO_4 (cf. tableau 2).

VINOGRADOV (1953), en comparant les teneurs moyennes de chacun de ces éléments majeurs dans les cendres d'Ascophyllum et dans le milieu marin, constate une sélectivité de certains d'entre eux de la part de l'algue : une accumulation de K et SO_4 et un rejet de Cl. Les teneurs en sulfates ($-SO_4^{2-}$ à exprimées en pourcentage de la matière sèche s'élèvent à 8,2 (MYKLESTAD et HAUG, 1974) et 4,7 à 6,9 (de LESTANG et QUILLET, 1972). JENSEN (1960) trouve des teneurs en iode variant entre 0,06 et 0,12 % de la matière sèche (figure 22) ; VINOGRADOV (1953) les situe entre 0,062 et 0,1984 % de la matière sèche ou entre 0,056 et 0,7934 % des cendres totales (tableaux 3 et 4). Quant aux nitrates, des teneurs de 0,02 à 0,04 g pour 100 g de matière sèche ont été mesurées par LARSEN et JENSEN (1957) sur Ascophyllum.

8.3.3. Éléments traces

Les "éléments traces" présentent des teneurs variables suivant les saisons (tableaux 3 et 4). Les concentrations en Co, Cu, Mn, Zn sont d'autant plus fortes que la salinité du milieu est faible (MUNDA, 1978 ; tableau 5).

Composé	Contenu	Composé	Contenu
Eau	12 - 15 %	Fibre (cellulose)	8 %
Ash	17 - 20 %	protéines	5 - 10 %
Acide alginique	20 - 29 %	Extrait éther	2 - 4 %
Mannitol	5 - 8 %	Fucoidane	19 %
Laminarane	2 - 5 %	Résidus N libres	45 - 60 %
S	2.5 - 3.5 %	Valeur calorique	0.56 SFU/kg*
K	2 - 3 %	Acide ascorbique	500 - 2000 mg/kg
Cl	3.1 - 4.4 %	Carotene	30 - 60 mg/kg
Na	3 - 4 %	Biotine	0.1 - 0.4 mg/kg
Mg	0.5 - 0.9 %	Acide folique	0.1 - 0.5 mg/kg
Ca	1 - 3 %	Acide folinique	0.1 - 0.5 mg/kg
P	0.1 - 1.15%	Niacine	10 - 30 %
B	40 - 100 mg/kg	Riboflavine	5 - 10 %
Co	1 - 10 mg/kg	Tocopherols	150 - 300 %
Fe	150 - 1000 mg/kg	Vit. B ₁₂	0.004 %
Mn	10 - 50 mg/kg	Vit. K	10 mg/kg
I	700 - 1200 mg/kg	V	1.5 - 3 mg/kg
Zn	50 - 200 mg/kg	Ni	2 - 5 mg/kg
Mo	0.3 - 1 mg/kg	Ba	15 - 50 mg/kg

* SFU : Unités scandinaves.

Tableau 2 : Composition moyenne du repas algal donné aux animaux, en Norvège (JENSEN, NEBB ET SAETER, 1968).

Localité	% de matière sèche \pm 2 %		
	Ete	Hiver	Saison fertile
Leangen	27	23	19
Byneset	29	26	23

Tableau 3 : Teneur en matière sèche d'Ascophyllum nodosum en fonction des saisons (BAARDSETH, 1970).

Elément	mg/kg de matière sèche		
	Hiver	Eté	Printemps
Co	0.41	0.73	0.73
Ni	1.50	3.70	4.40
Mo	0.69	0.89	0.29
Fe	168	1150	283
Pb	6	4	4
Sn	1	1.1	0.7
Zn	103	116	60
V	1.90	2.80	1.50
Ti	9	28	26
Cr	0.70	1.90	1.00
Ag	0.30	0.10	0.20
Rb	80	-	-
Li	4	-	-
Sr	2600	570	>700
Ba	50	18	13
Cu	4	12	4

Tableau 4 : Contenu en oligoléments d'Ascophyllum nodosum (dans BAARDSETH, 1970).

Matériel	Lieu	Salinité (‰)	Co	Cu (µg/g) (M.S.)*	Mn	Zn
Ascophyllum nodosum	Breidafjörður	32.7	1.1	3.4	13	2.5
Ascophyllum nodosum	Breidafjörður	12.5	2.1	6.3	53	18.0

*M.S. : Matière sèche.

Tableau 5 : Concentrations des métaux traces contenus dans Ascophyllum nodosum en Islande (MUNDA, 1978).

8.4. Constituants organiques

Les plus importants sont les suivants :

- alginate
- mannitol
- laminarane
- fucoïdane
- lipides
- protéines
- fibres
- phénols

Parmi les autres substances organiques on trouve les pigments, les vitamines, les hormones et les enzymes (figure 22 et tableaux 3 et 4).

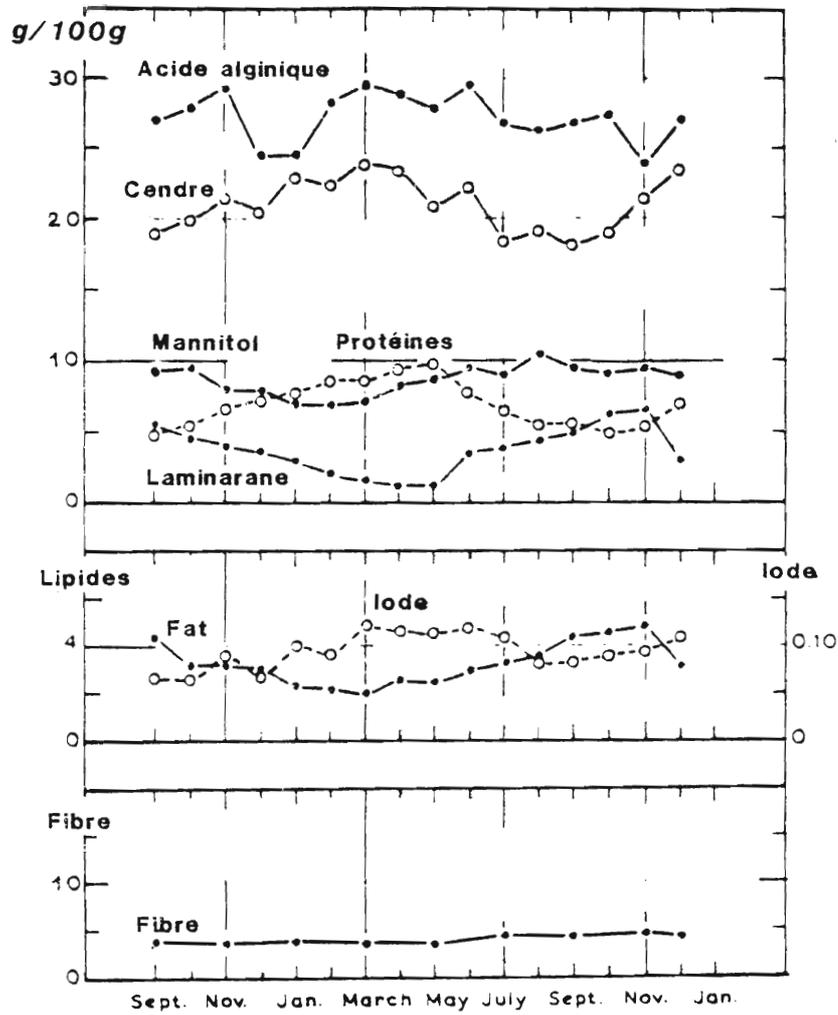


Figure 22 : Variations saisonnières de quelques constituants d'*Ascophyllum* exprimées en pourcentage de la matière sèche. Echantillons de Reine, en Norvège de 1951 et 1952.

(JENSEN, 1960).

8.4.1. Hydrates de carbone

8.4.1.1. Acide alginique

L'acide alginique est le principal composé matriciel des algues brunes. Il est constitué de deux acides uroniques : l'acide 1,4 - L - guluronique (G), en proportions variables (figure 23).

Le rapport molaire de l'acide mannuronique sur l'acide guluronique (M/G) varie selon l'espèce, l'organe ou le tissu considéré (HANG et al, 1969). Selon la valeur de ce rapport, l'arrangement des deux acides M et G, le long des chaînes de polymères (M-G séquence), les propriétés physique et chimique (solubilité, viscosité, composition ionique des alginates) peuvent varier.

La teneur en acide alginique (tableau 2 et figure 22) se situe entre 22 et 30 g pour 100 g de matière sèche ; elle est similaire à celle mesurée pour les Fucus, mais inférieure à celle des Laminaires (BAARDSETH, 1970).

Lorsqu'il est inclus dans les substances intercellulaires de la médulla des réceptacles, l'acide alginique est soluble dans l'eau ; il est lié à des cations tels Na, K, Ca et Mg, et semble être composé presque entièrement de résidus d'acide mannuronique ; renfermé dans les parois cellulaires de la médulla des réceptacles, il devient insoluble dans l'eau et renferme seulement 64 % d'acide mannuronique (BAARDSETH, 1970).

KLOAREG (1984) note des teneurs en acides uroniques atteignant 52 % dans les parois isolées et 35,6 % dans les tissus exocellulaires d'Ascophyllum nodosum.

D'après LARSEN (1978), l'acide uronique varie entre 22 et 30 % de la matière sèche tandis que pour PELLEGRINI (1970) la fourchette proposée va de 14 à 28 %.

8.4.1.2. Polysaccharides sulfatés : les fucanes

KYLIN en 1915 leur donna le nom de "fucoïdin". Quatre polysaccharides, distincts électrophorétiquement, ont été mis en évidence sur

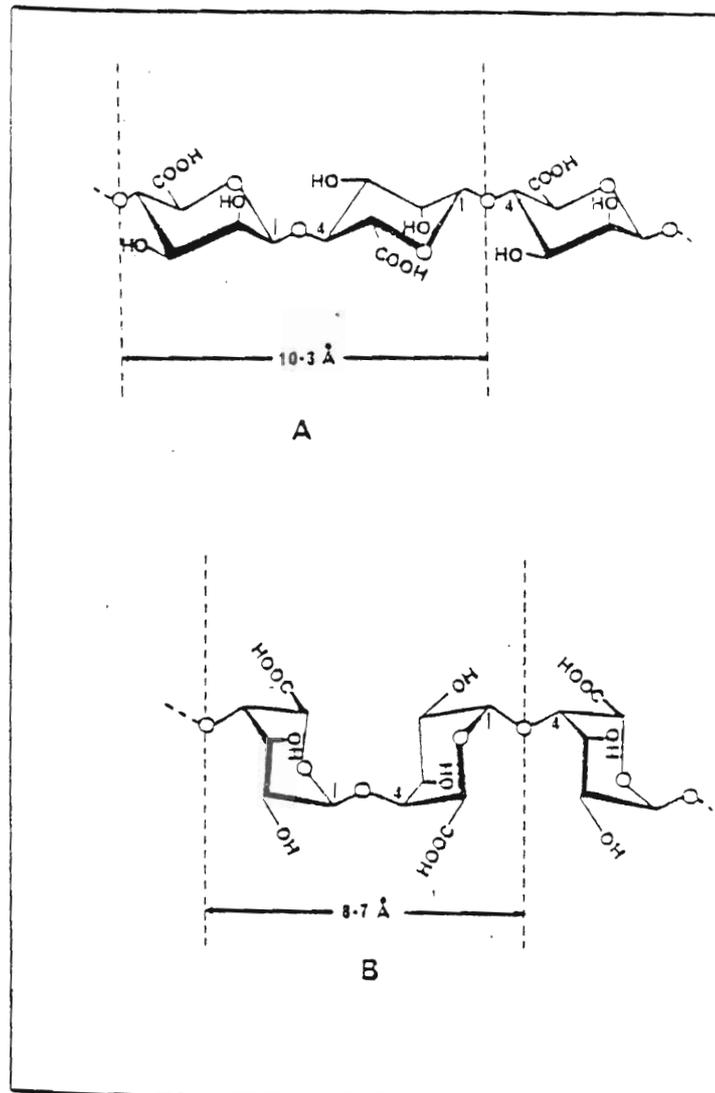


Figure 23 : Représentation stéréochimique des acides mannuronique (A) et guluronique (B), constituant l'acide alginique. (KLOAREG, 1984a).

un extrait d'Ascophyllum obtenu après pré-traitement à l'acide dilué puis mis en contact avec du carbonate de sodium aqueux ou de l'hydroxyde de sodium et précipité enfin par acidification pour l'obtention de l'alginate. Cet extrait contient :

- une forme d'acide alginique soluble,
- l'ascophyllane représentant 6 % de la matière sèche et composé de 22,6 % de fucose, 22,8 % de sylose, 22,7 % de glucuronate de sodium, 12,9 % de semi-ester sulfuryle (i.e. $\text{SO}_3 \text{Na}$) et 11,8 % de protéines,
- deux autres substances constituées des mêmes unités que l'ascophyllane mais quantitativement différentes (LARSEN, HANG, POINTER, 1966).

Les fucanes des algues brunes se répartissent en trois fractions principales :

- les fucoïdanes,
- les ascophyllanes,
- les glucuronofucogalactanes.

Selon l'espèce, la nature végétative ou reproductrice des tissus étudiés, les proportions relatives de ces produits varient.

Le terme de fucoïdane est aujourd'hui réservé aux fucanes dont la composition s'approche d'un homofucane sulfaté, ce qui suppose des teneurs en sulfate de l'ordre de 35 % .. et en fucose de 45 % .. , par rapport à la masse de la molécule. Dans la pratique, ce type d'extraits renferme toujours de petites quantités de restes uronosylés (< 5 %) mais l'essentiel de la molécule est construit à partir du motif 1,2-L-fucane-4 sulfuryle (KLOAREG, 1984 ; figure 24).

R: SO_3^- , H, OSE NEUTRE, OU URONIQUE .

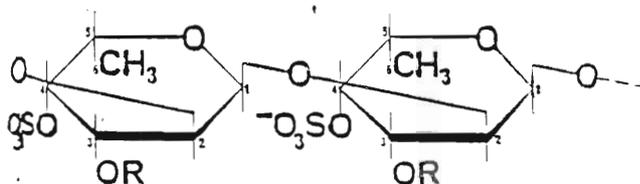


Figure 24 : Structure primaire des fucoïdines (KLOAREG, 1984a).

De nombreux auteurs ont décrit l'isolation, la purification et la structure des fucanes (Mc NEELY et al, 1959 ; O'COLLA, 1962 ; PERCIVAL et al, 1967 ; LEWRING et al, 1969 ; NISIZAWA et al, 1975).

L'intervention de fucoïdanes dans l'adaptation écologique a été étudiée par de LÉSTANG et QUILLET (1974).

Ils peuvent être utilisés comme anticoagulants sanguins et leur action antithrombotique serait plus forte que celle de l'héparine (BERNARDI et SPRINGER, 1962). Des études in vivo montrent qu'une réduction de 70 % du plomb absorbé par un rat peut être obtenue par l'utilisation de fucoïdane (PASKINS, HURIBURT et al, 1978).

8.4.1.3. Laminarane

Sa teneur est faible, 2 à 5 % de la matière sèche, et minimale au printemps (tableau 2 ; figure 22). Elle est considérée comme une substance de réserve.

8.4.1.4. Mannitol

Minimale en hiver et maximale en été, la quantité de mannitol se situe autour de 5 à 8 % (tableau 3) et ne semble pas subir de variations saisonnières marquées (figure 22).

8.4.1.5. Autres hydrates de carbone

Le glucose représente environ 0,1 à 0,2 % de la matière sèche ; c'est le premier produit d'assimilation qui est ensuite converti en laminarane (KYLIN, 1915).

La cellulose, en faible quantité, correspond à moins de 8 % des fibres brutes (tableau 2).

De nombreux sucres ont été identifiés dans la fraction totale d'hydrates de carbone d'Ascophyllum : galactose, glucose, mannose, fructose, arabinose, fucose, xylose.

Les teneurs en fucose d'Ascophyllum nodosum, exprimées en pourcentage de la matière sèche, se situent entre 6 et 8,5 (BLACK, 1954).

8.4.2. Protéines et acides aminés

La teneur en protéines (5 à 10 %), maximale en avril-mai, subit des variations saisonnières (figure 22, tableau 2).

Les protéines sont constituées des acides aminés suivants :

- | | |
|--------------------|-----------------|
| - acide aspartique | - isoleucine |
| - acide glutamique | - tyrosine |
| - sérine | - arginine |
| - thréonine | - histidine |
| - glycine | - lysine |
| - alanine | - phénylalanine |
| - valine | - proline |
| - méthionine | - tryptophane |
| - leucine | - cystine |

8.4.3. Lipides

Des vacuoles lipidiques ont été décrites dans les cellules médullaires d'Ascophyllum par KYLIN.

Les lipides, correspondant à 3,5 à 4 % de la matière sèche subissent des variations saisonnières (figure 22).

8.4.4. Pigments

Ils furent étudiés par JENSEN en 1966.

Pigments	mg/kg de matière sèche
Chlorophylle <u>a</u>	600 - 1000
Carotène	40 - 100
Violaxanthine	60 - 130
Fucoxanthine	170 - 270

Tableau 6 : Teneurs des principaux pigments.

Outre ces 4 pigments majeurs, la chlorophylle C, la violaxanthine, la fucoxanthine ont été mises en évidence.

8.4.5. Phénols

Ils sont localisés dans des vacuoles spéciales nommées physodes, dont le volume considérable (3 à 10 % du volume total du plant) dépend de la salinité de l'eau (BAARDSETH, 1970). Ils peuvent être colorés avec du vanilline-HCl (CRAJO, 1893).

Des méthodes colorimétriques basées sur l'utilisation de réactifs (FOLIN-DENIS, brentamine et vanilline-H₂SO₄) permettent d'estimer les teneurs relatives en polyphénols. La conversion en valeurs absolues utilise une méthode gravimétrique (RAGAN et JENSEN, 1977-1978-1980).

Variations : Ascophyllum nodosum renferme des polyphénols dont la teneur peut varier de 7 à 14 % du poids sec (minimum de 7 % en mai, maximum de 14 % en hiver ; RAGAN et JENSEN, 1978 ; mesures à Flak, Norvège).

Propriétés : les polyphénols exudés des algues brunes sont des chélateurs naturels en milieu marin et interviennent dans la détoxification du Zn⁺² : l'addition de polyphénols (100 - 2000 µg⁻¹) dans des cultures de diatomées du genre Phaedactylum tricorutum Bohlin, atténue la toxicité au Zn²⁺ présent dans ces cultures à des concentrations allant de 0,5 à 2 mg⁻¹. En ce qui concerne Skeletonema costatum, diatomée sensible aux métaux lourds, un accroissement significatif de la densité cellulaire des cultures est observé en présence de polyphénols dans le milieu (eau de mer) (RAGAN M.A., RAGAN C.M. et JENSEN, 1980).

aines conditions, en laboratoire, RAGAN et JENSEN (1979) ont obtenu des quantités de polyphénols exudés atteignant $9,2 \pm 3,6 \mu\text{g.g}^{-1}$ matière sèche h^{-1} .

8.4.6. V (tableau 2)

urs en niacine et biotine sont optimales au printemps, celles en acide ascorbique l'été.

Le pH de l'eau de culture d'Ascophyllum n'affecte pas la quantité de niacine présente dans l'algue, à l'inverse du taux d'acide ascorbique dont la diminution est due à l'humidité et de la température de conservation (BAARDSE).

8.5. Composition chimique des parois isolées et des tissus exocellulaires

La paroi est formée, pour 80 % de sa masse sèche, par des mucopolysaccharides, des fucoidanes et des alginates.

Comparativement aux parois isolées, les tissus exocellulaires renferment de glucides, mais sont plus riches en protéines (tableau 2).

Teneur dans la matière	SO_3^-	Ca^{++}	Fucose	Acides uroniques	Protéines
Paroi	6.1(0.8)	8.2(0.2)	9.9(0.5)	52.0(1.8)	3.0(0.9)
Tissu exocellulaire	7.1	-	9.6	35.6	13.5

Tableau 2 Composition chimique des parois isolées et tissus exocellulaires de Ascophyllum nodosum. Les écarts types sont donnés entre parenthèses.

(KLOAREG, 1984a).

La capacité d'échange cationique totale des parois est d'environ 3,6 meq.g⁻¹ chez Ascophyllum nodosum (KLOAREG, 1984b).

Les préparations de tissus exocellulaires représentent environ 67 % de la masse sèche du thalle, celles des parois isolées 49 % (KLOAREG, 1984a).

8.6. Substances antimicrobiennes et antinéoplasiques

La présence de substances antimicrobiennes et antinéoplasiques a été recherchée dans de nombreuses algues parmi lesquelles Ascophyllum nodosum. Les résultats de ces travaux figurent dans la thèse de BIARD (1980), qui met en évidence en particulier l'activité antimicrobienne de cette espèce (tableau 8).

9. INFLUENCE DE DIFFERENTS FACTEURS

9.1. Facteurs physiques

9.1.1. Hydrodynamisme

Ascophyllum nodosum se rencontre surtout dans des stations protégées, sinon son développement est extrêmement réduit.

L'hydrodynamisme intervient donc dans la distribution locale de cette algue qui, en fonction du degré d'exposition, sera plus ou moins présente.

L'exposition à l'action des vagues a une influence sur la morphologie et la pigmentation d'Ascophyllum nodosum (COUSENS, 1982). Une relation a été établie entre longueur des entrenoeuds (L en cm) et poids des réceptacles (R en mg) :

$$L = 2,33 + 0,21 R$$

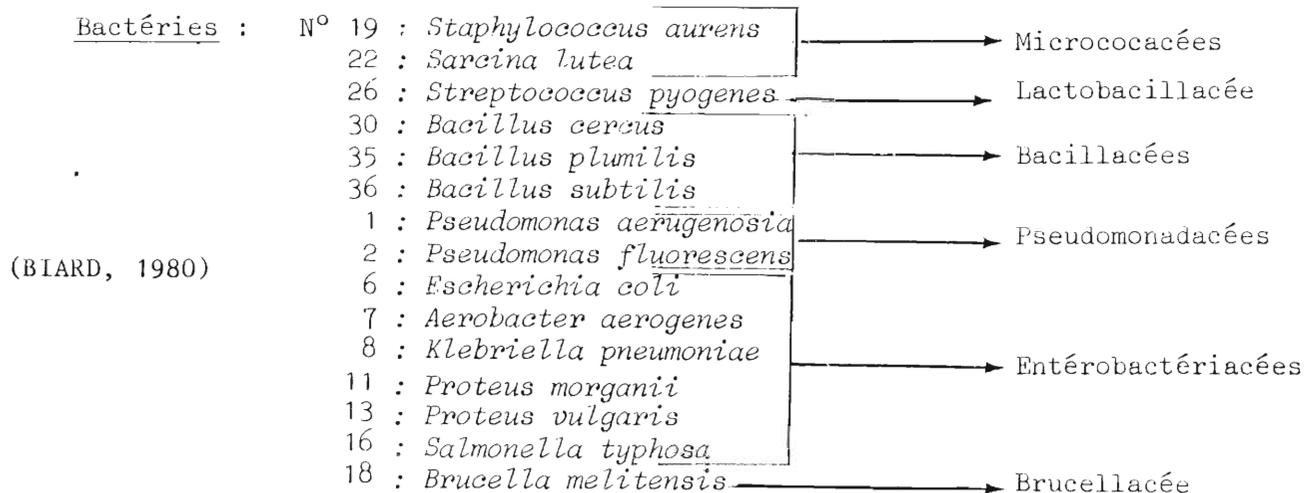
Pour une exposition intermédiaire, les entrenoeuds sont plus longs et les réceptacles plus lourds.

ECHANTILLON			TRAITEMENT			TEST			BACTERIES										REMARQUES	AUTEURS								
Dénomination	Origine	Saison	Séchage	Broyage	Solvants d'extraction	Forme testée	Dose	Méthode	Gram.																			
									19	22	26	30	35	36	1	2	6	7	8	11	13	16	18					
<i>Ascophyllum nodosum</i> (L.) Le Jol.	Atlantique U.S.A.	Eté - Hiver	0	+	Ethanol			Godet	+		+				+		+	+	+			+	+	+	Maximum d'activité: juillet-août	VACCA, 1954		
	Angleterre	Printemps	0	+	Ether	Solution	2 g/ml A.S.	Disque (0,1)	+						+	+	+	+							Même activité avec échant. séché à chaud ou lyophilisé	CHESTERS, 1956 GLANBITZA, 1956		
	Mer du N. Allemagne	Printemps	0	+	0	Suspension	0,8 g/ml A.F.	Godet (0,1)	-	+																		
						Ethanol	Solution	5,0 g/ml A.F.	Godet (0,1)	+	+		+					+										
	Angleterre	Hiver	0	0	0	Thalle frais			Fragment sur gélose	-																		HORNSEY, 1974
Angleterre	Hiver	0	+	+	Acétone, puis eau	Solution aqueuse	0,6 g/ml A.F.	Godet (0,2)	+																Activité limitée à juin-juillet-août	HORNSEY, 1976		

Tableau 8 : Activité antimicrobienne d'extraits d'*Ascophyllum nodosum*.

Légende :

- A.S. : Algue sèche
- A.F. : Algue fraîche
- 0 : Absence
- + : Activité détectée
- : Activité non détectée
- () : Volume de solution versée dans le godet ou imprégnant le disque. En ml.



Les variations de la pigmentation en fonction de l'hydrodynamisme ont pu être mises en évidence dans les baies abritées où les plants d'Ascophyllum nodosum sont d'un jaune lumineux et verts lorsqu'ils sont plus exposés.

9.1.2. Substrat

Ascophyllum nodosum requiert un substrat rocheux pour se fixer alors que Fucus vesiculosus, son compétiteur, semble pouvoir coloniser plus facilement un rivage caillouteux.

9.1.3. Photopériode

La croissance est proportionnelle à la durée du jour. Avec une photopériode de 20 heures de jour, sous une température située entre 12 et 14°C, et une intensité lumineuse de 12,5 à 20 Wm⁻², STROMGREN (1978) n'a pas observé de saturation du taux de croissance en longueur d'Ascophyllum nodosum.

9.1.4. Température

Il est très difficile, à partir de la distribution d'Ascophyllum nodosum, de déterminer un optimum exact de température correspondant à une croissance maximale.

La limite Sud de distribution d'Ascophyllum nodosum paraît être déterminée par une température estivale maximale, au-delà de laquelle il ne peut vivre, et qui est de 22°C sur la côte américaine, de 19°C au Sud du Portugal et de 23°C aux Açores (SCHMIDT, 1931).

Ascophyllum nodosum se développe sous des températures hivernales de 1 à 10°C en Islande du Nord et de -1 à 4°C au Labrador. La pénétration profonde de cette algue dans les régions arctiques est freinée par la présence de glace. C'est ainsi qu'à l'Ouest du Spitzberg, où la mer est gelée de décembre à mai, Ascophyllum nodosum est absent. Cependant, cette algue peut supporter, pendant plusieurs jours, sans dommage apparent, des conditions sévères telles qu'un manteau de glace (MATHIESON et al, 1982).

Ascophyllum nodosum est donc une espèce eurytherme, pouvant tolérer de grandes différences de température, entre 0 et 20°C environ, comme le montre la distribution locale et géographique (figure 2 page 3).

BRONKHORST (1977) a étudié l'influence de la température, à court terme, sur la survie de fucales intertidales, entre 2,5°C et 35°C.

Il a montré qu'une élévation de température provoque une augmentation du taux de croissance qui diminue ensuite rapidement aux températures élevées. L'optimum de croissance correspond à 17,5°C, tandis que les températures léthales observées sur toutes les espèces se situent entre 30°C; le temps de survie des algues à ces températures dépend de leur position verticale dans l'habitat naturel. A ce titre, Ascophyllum nodosum survit plus longtemps que Fucus serratus mais moins que Fucus vesiculosus.

9.2. Facteurs

9.2.1. Salinité

Ascophyllum nodosum peut supporter de grandes variations de salinité. En fait, il vit dans des eaux dont la salinité varie entre 10 et 15 ‰ les mois de mai et d'août (ALSTADSAETER, 1954 ; JORDE et KLAVESTAD, cités par BAARDSETH, 1970).

NEWHOUSE (1954) notent sa présence dans des estuaires dont la salinité a un maximum de 17,3 ‰. Cependant, il est difficile de déterminer la valeur minimale de la salinité, tolérée par Ascophyllum nodosum. On a donné que la salinité, à ces endroits, varie considérablement.

En ce qui concerne la limite supérieure, la valeur maximale de la salinité tolérée par Ascophyllum nodosum est de 37 ‰.

9.2.2. Matériaux

9.2.2.1.

Les concentrations supérieures à 33 µg/l⁻¹ (figure 25) la croissance est radicalement réduite ; le pourcentage de réduction du

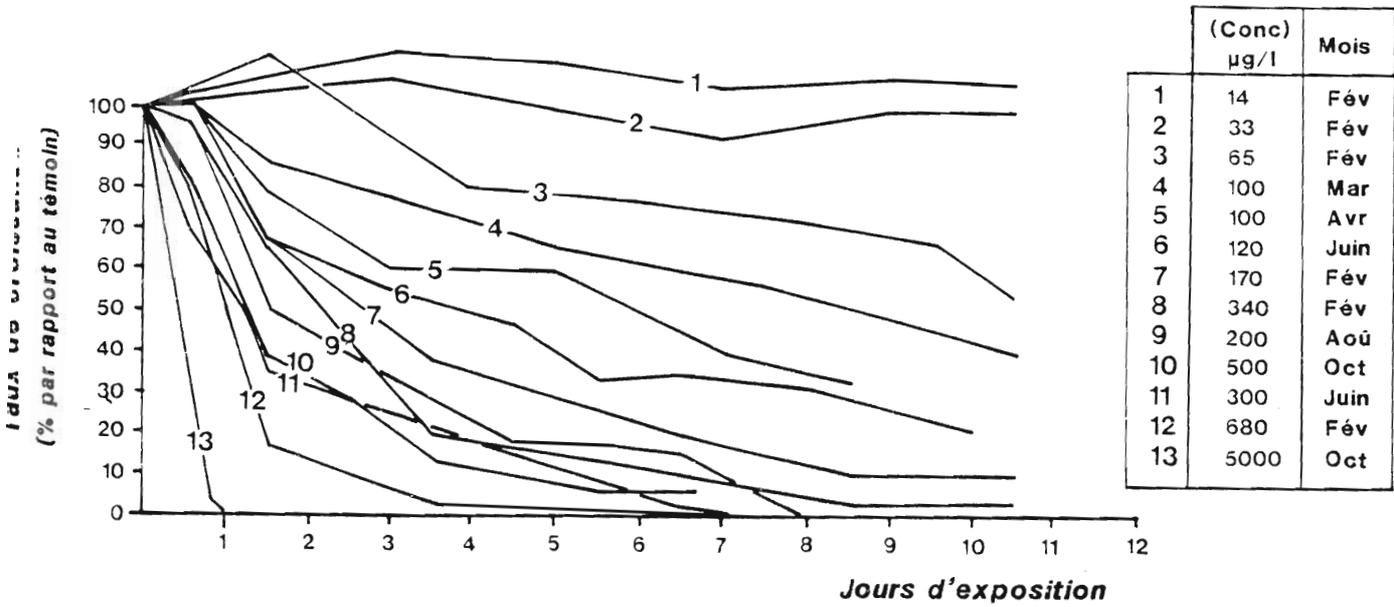


Figure 25 : Taux de croissance en longueur des apex d'Ascophyllum nodosum exposés à différentes concentrations en cuivre -(C) en pl-. Les dates des différentes expériences sont données en parenthèses.
(STRÖMGREN, 1979).

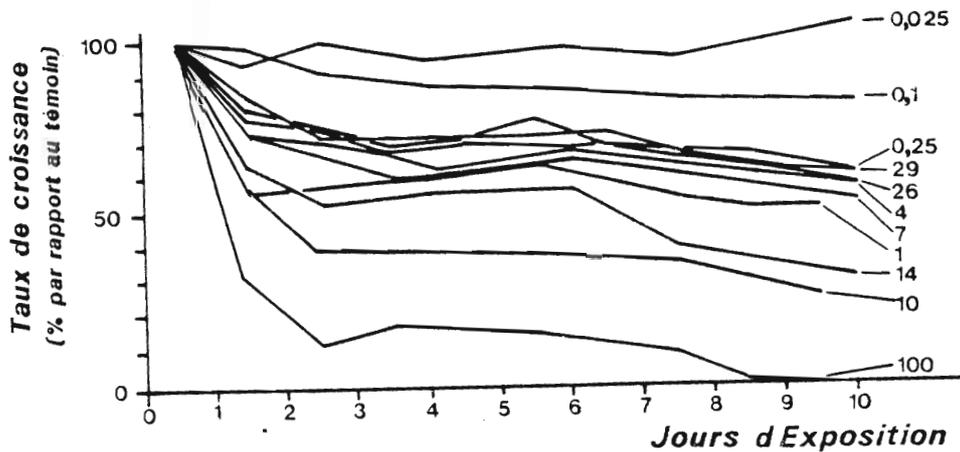


Figure 26 : Taux de croissance d'Ascophyllum en pourcentage par rapport à un témoin, en présence de diverses concentrations de zinc (mg/l).
(STRÖMGREN, 1980a).

taux de croissance (z) en fonction du nombre de jours (x) d'exposition à la concentration (y) (avec $y > 33 \mu\text{g l}^{-1}$) peut être calculée par l'équation suivante :

$$z = 0,084 xy$$

STRÖMGREN (1980) note qu'Ascophyllum nodosum a une capacité de résistance au Cu supérieure à d'autres fucales telles que Fucus vesiculosus, Pelvetia canaliculata, Fucus spiralis, Fucus serratus.

9.2.2.2. Zinc

Pour des concentrations en zinc supérieures à $1,4 \text{ mg l}^{-1}$, le taux de croissance diminue les 3 premiers jours puis se stabilise (figure 26). En présence de 14 mg Zn.l^{-1} , le taux de croissance est réduit de 60 à 70% en 10 jours tandis qu'à une concentration de 100 mg Zn.l^{-1} il est nul au bout de 8 jours (STRÖMGREN, 1980a).

Rappelons que les polyphénols, exudés par les algues brunes telles qu'Ascophyllum nodosum sont des chélateurs naturels en eau de mer et contribuent à la détoxification du Zn^{2+} dans ce milieu (RAGAN M.A., RAGAN C.M., JENSEN, 1980 et chapitre 8.4.5.).

9.2.2.3. Mercur

L'action du mercure a été étudiée sur la croissance de fucales par STRÖMGREN (1980b) (figure 27).

Avec des teneurs supérieures à $9 \mu\text{g.l}^{-1}$, le taux de croissance diminue ; cette diminution est continue pour une concentration de $463 \mu\text{g.l}^{-1}$ et le taux de croissance est nul 10 jours après, alors que pour une concentration de $1250 \mu\text{g.l}^{-1}$ il garde une valeur d'environ 20 %.

Après 10 jours d'exposition au mercure, une régression linéaire peut être établie entre le pourcentage de réduction du taux de croissance apicale et la concentration logarithmique de mercure ; le coefficient de régression est de 38,1 pour Ascophyllum nodosum.

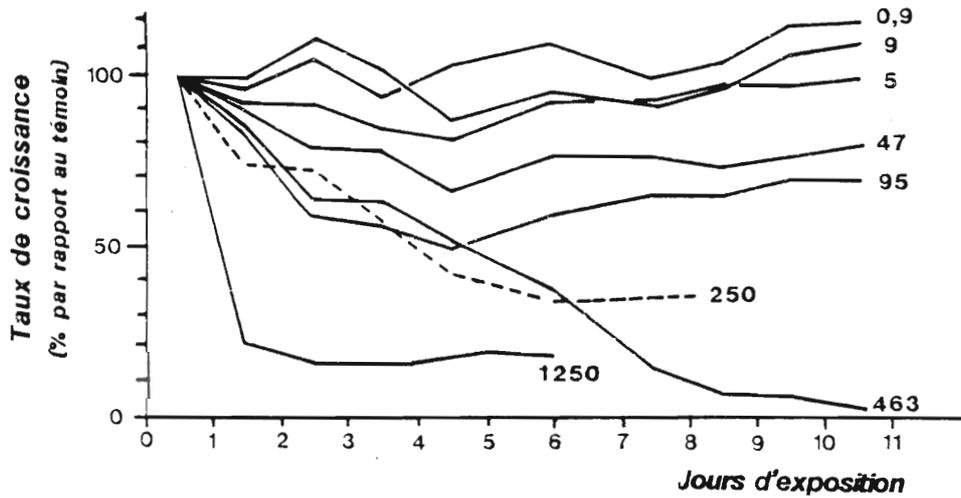


Figure 27 : Taux de croissance apicale, en pourcentage par rapport à un témoin, pendant une exposition à diverses concentrations de mercure ($\mu\text{g/l}$).

————— mesures faites en janvier
 - - - - - mesures faites en avril
 (STRÖMGREN, 1980).

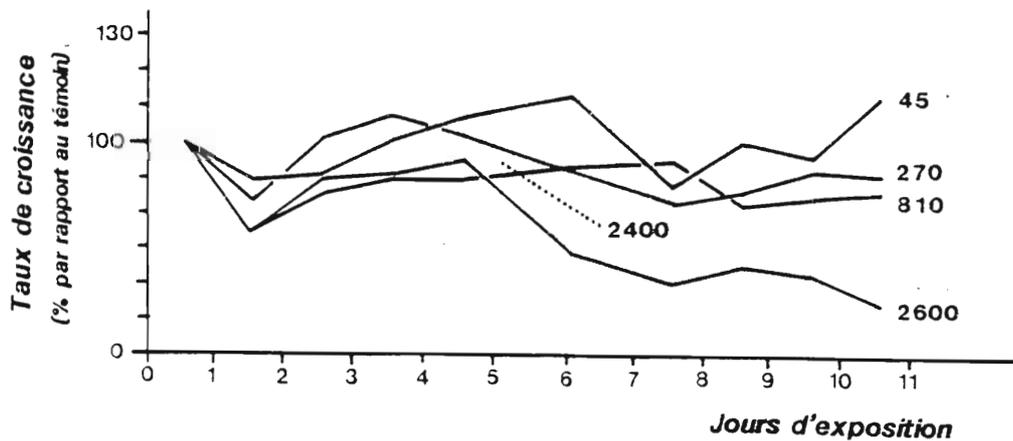


Figure 28 : Taux de croissance apicale, en pourcentage, par rapport à un témoin, pendant une exposition à diverses concentrations de plomb ($\mu\text{g/l}$).

————— mesures faites en décembre
 - - - - - mesures faites en avril
 (STRÖMGREN, 1980b).

9.2.2.4. Plomb

Le plomb provoque, à des doses de $2600 \mu\text{g.l}^{-1}$ une réduction significative du taux de croissance (figure 28).

Après 10 jours d'exposition au plomb, le coefficient de régression linéaire entre le pourcentage de réduction du taux de croissance et la concentration logarithmique en plomb atteint la valeur de 33,7 (STRÖMGREN, 1980b).

9.2.2.5. Cadmium

La présence de cadmium améliore le taux de croissance (figure 29).

Une régression linéaire existe entre l'augmentation de croissance et la concentration logarithmique en cadmium (coefficient : 10,3 ; STRÖMGREN, 1980b).

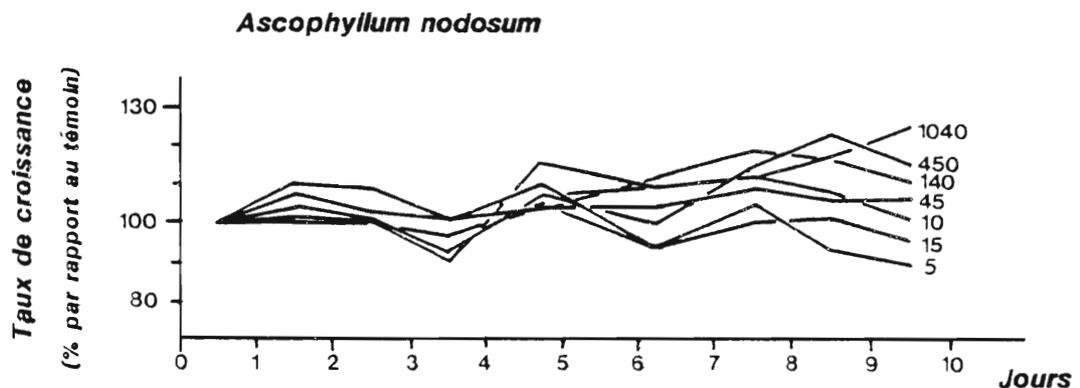


Figure 29 : Taux de croissance apicale, en pourcentage par rapport à un témoin, durant une exposition à diverses concentrations de cadmium ($\mu\text{g/l}$). Les mesures ont été faites en février - mars. (STRÖMGREN, 1980b).

9.2.2.6. Arsenic

KLUMPP (1980) a étudié l'accumulation de ^{74}As (isotope radioactif de l'arsenic) dans Ascophyllum nodosum :

- l'absorption initiale est directement proportionnelle à la concentration du milieu, située entre 3 (teneur dans la mer) et 1000 $\mu\text{g.l}^{-1}$,

- le taux d'absorption et la concentration d'arsenic à l'équilibre dans l'algue, dépendent de la concentration du milieu en arsenic. Par exemple, l'équilibre réalisé en 8 jours en présence de 3 $\mu\text{gAs.l}^{-1}$, correspond environ à 01 $\mu\text{gAs.l}^{-1}$ d'algue alors que cet équilibre, réalisé au bout de 2 à 4 jours en présence de 1000 $\mu\text{gAs.l}^{-1}$, correspond à une incorporation supérieure à 10 $\mu\text{gAs.l}^{-1}$ d'algue.

9.2.2.7. Cu + Zn ; Hg + Zn ; Cu + Hg

les effets toxiques de substances chimiques sur des organismes sont généralement étudiés séparément, alors qu'un milieu pollué comprend un mélange complexe de produits toxiques. Aussi STRÖMGREN (1980c) a étudié l'effet de trois combinaisons de métaux sur la croissance en longueur d'Ascophyllum nodosum.

Le cuivre et le mercure sont beaucoup plus toxiques que le zinc bien que celui-ci provoque, au départ, une diminution plus rapide du taux de croissance. En présence de cuivre le taux de croissance continue de diminuer.

Les effets antagonistes dus à la présence du zinc sont significatifs et apparaissent au bout de 3 jours pour la combinaison Cu + Zn (figure 30a) et au bout de 4 jours pour celle avec Hg + Zn (figure 30b). Après 9 jours, ces effets sont encore plus significatifs.

Quand le cuivre et le mercure sont combinés, la modification du taux de croissance attendu est faible et les effets antagonistes, après 7 jours, beaucoup moins significatifs que pour les combinaisons précédentes (figure 30c).

Fig: 30

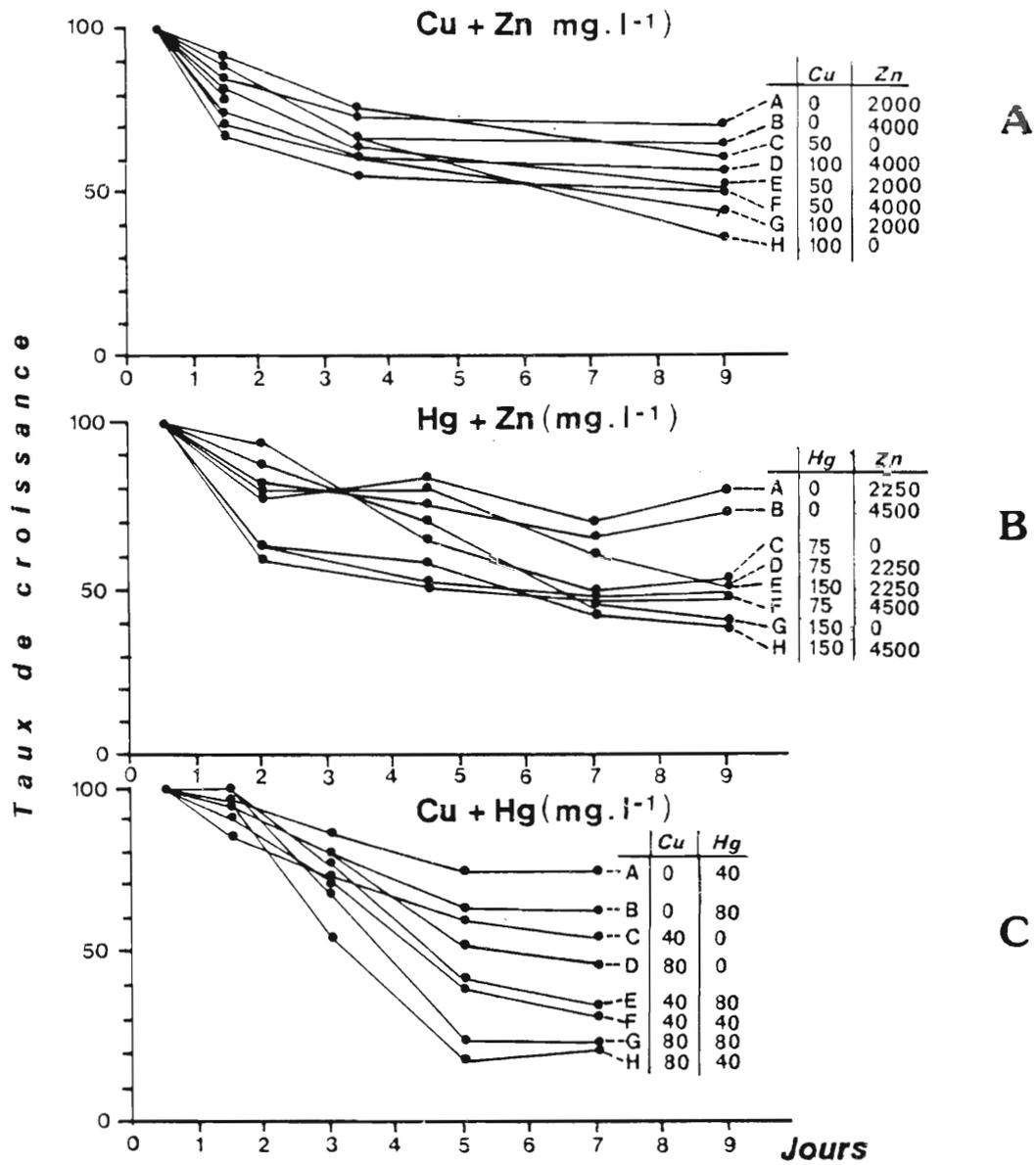


Figure 30 : Variations du taux de croissance d'*Ascophyllum nodosum* en fonction du temps, pendant une exposition à différentes concentrations et combinaisons de cuivre (Cu), mercure (Hg) et zinc (Zu) :

- a : Cu + Zn
- b : Hg + Zn
- c : Cu + Hg

(STRÖMGREN, 1980c)

Les équations de la régression représentent la réponse estimée y ($\mu\text{m/h}$) pour les trois combinaisons de métaux après respectivement 9, 9 et 7 jours sont les suivantes :

$$y = 2.52 - 0.33\text{Cu} - 0.40\text{Zn} + 0.26\text{Cu}^2 - 0.17\text{Zn}^2 + 0.30\text{CuZn}$$

$$y = 2.32 - 0.94\text{Hg} - 0.27\text{Zn} + 0.65\text{Hg}^2 + 0.10\text{Zn}^2 + 0.30\text{HgZn}$$

$$y = 2.00 - 1.49\text{Cu} - 0.84\text{Hg} + 0.91\text{Cu}^2 + 0.66\text{Hg}^2 + 0.22\text{CuHg}$$

où Cu, Zn, Hg correspondent aux concentrations utilisées (STRÖMGREN, 1980c).

9.2.3. Polluants

9.2.3.1. Eaux de rejets, d'égoûts

L'augmentation de la pollution par des eaux d'égoûts semble responsable de la disparition d'Ascophyllum nodosum dans la partie intérieure du fjord d'Oslo (Norvège) où il était présent il y a 50 ans (GRENAGER, 1937).

9.2.3.2. Détergents

L'action du principal détergent, utilisé pour émulsifier le pétrole répandu en mer par le Torrey Canyon, a été étudié en laboratoire par BONEY (1968) sur les réceptacles, conceptacles et anthérozoïdes d'Ascophyllum.

9.3. Autres facteurs

Lumière, inclinaison, densité, compétition, épi et endophytismes, action de l'homme, peuvent évidemment influencer la distribution locale et régionale d'Ascophyllum nodosum.

HUANG et BONEY (1983) ont montré que la fixation et la croissance de germinations d'Ascophyllum nodosum étaient favorisées par la présence de mucilage de diatomées en tant que substrat. Ce mucilage contient en effet des substances de croissance utilisées par les germinations.

9.4. Conclusion

Ascophyllum nodosum est donc une espèce eurytherme (0 à 20°C), euryhaline (10 à 37 ‰) se développant dans des stations protégées, sur substrat dur, et sensible à la teneur en métaux de l'eau.

10. IMPORTANCE ECONOMIQUE

10.1. Utilisation

C'est en tant qu'engrais et nourriture animale qu'Ascophyllum nodosum devait être utilisé avant le 17^e siècle, comme le suggèrent les noms norvégiens "hest-tang" (hest = cheval) et "grise-tang" (grise = porc) (CHAPMAN, 1950).

10.1.1. Consommation humaine et animale

De part sa teneur en vitamines, oligoéléments, lipides, glucides, protides et iode, Ascophyllum nodosum peut intervenir dans un régime alimentaire et améliorer un régime ordinaire déficient en vitamines.

C'est ainsi que les esquimaux du Groënland utilisent de jeunes pieds d'Ascophyllum nodosum comme supplément diététique (BAARDSETH, 1970). Une race de moutons du Nord Ronaldsay vit entièrement d'algues pendant environ 10 mois de l'année. Mais, malgré des rapports contradictoires concernant l'utilisation d'Ascophyllum nodosum frais par les moutons, il ne fait aucun doute qu'ils préfèrent d'autres espèces d'algues telles que Rhodomenia, Laminaria et Alaria.

La digestion des algues varie en fonction de l'espèce algale et de l'animal considéré : les bovins, chevaux et moutons les digèrent mieux que les porcs ; cependant une période d'adaptation est parfois nécessaire avant d'obtenir une bonne digestion.

C'est surtout durant les périodes où le fourrage manquait qu'Ascophyllum nodosum, préalablement trempé dans de l'eau chaude afin d'éliminer les substances laxatives, était probablement donné aux animaux domestiques (BAARDSETH, 1970).

Il est fréquemment recommandé d'incorporer 5 % d'Ascophyllum nodosum dans un régime alimentaire pour animaux (BAARDSETH, 1970).

la présence d'algues, dans le régime alimentaire des poules, peut provoquer une augmentation de la teneur en iode des oeufs (BOOTH, 1964). Chez le lapin, BLUNDEN et JONES (1972) signalent que 5 à 10 % de farine d'Ascophyllum dans une ration provoquent, 1 mois après, une toxicité aboutissant à une anémie grave.

De manière plus générale, 3 % de nourriture algale, additionnée de calcium, phosphore et vitamine D, peut remplacer les apports minéraux et vitaminiques utilisés normalement dans l'élevage des porcs (NEBB et JENSEN, 1965).

En ce qui concerne les vaches, JENSEN (1966) estime, qu'en Norvège, donner 500 g d'algues sèches par animal et par jour permet d'économiser 20 % de la récolte en foin.

Une expérience réalisée sur des vaches jumelles a mis en évidence une augmentation de la production laitière de l'animal ayant reçu une alimentation à base d'Ascophyllum nodosum auquel on a ajouté Ca, P, Mg et Cu.

De même, 200 g de nourriture algale par jour, additionnée de Cu, k et P, et composée de :

- 78,74 % d'Ascophyllum nodosum,
- 20,00 % de phosphate dicalcique,
- 1,20 % d'oxyde de magnésium,
- 0,06 % de sulfate de cuivre,

est équivalente à 100 g d'un mélange quotidien renfermant, entre autres :

- 8 % de phosphore (P),
- 11 % de calcium (Ca),
- 15,5 % de magnésium (Mg),
- 9 % de sodium (Na),
- 14 % de chlore (Cl),
- 0,1 % de fer (Fe),
- 0,01 % de cobalt (Co),
- 0,0075 % d'iode (I) (NEBB et JENSEN, 1965)

10.1.2. Agriculture

Ascophyllum nodosum est utilisé en tant qu'engrais dans certains pays comme l'Irlande, l'Ecosse, la France, l'Angleterre et l'Islande, pour les minéraux et oligo-éléments qu'il contient.

De manière générale, de nombreuses expériences ont été réalisées pour déterminer la valeur des algues en tant qu'engrais (CHALLEN et HEMINGWAY, 1966).

L'emploi de fumier d'algues semble favoriser la fixation et la germination des graines et l'incorporation des nutriments (BOOTH, 1966) par celles-ci.

STEPHENSON (1966) a montré que des extraits d'algues contrecarrent des maladies d'origine fongiques ou celles induites par des insectes.

10.1.3. Produits industriels (alginates)

L'alginate extrait d'Ascophyllum nodosum, de faible viscosité, est coloré principalement par la présence de composés phénoliques.

Actuellement, cette coloration brune est évitée en pré-traitant la matière première au formol, avec un contrôle du pH durant l'extraction.

L'alginate d'Ascophyllum nodosum intervient en France, en complément de celui extrait de Laminaria digitata.

Les alginates commercialisés, différents par leur contenu en impureté, leur viscosité, leur composition en acides uroniques ... trouvent des utilisations variées dans divers secteurs de l'industrie (BAARDSETH, 1970).

10.1.4. Médecine et cosmétologie

Ascophyllum nodosum intervient comme constituant de préparations contre l'obésité, et le "fluide" extrait aurait une action bénéfique sur les douleurs rhumatismales, l'hypertension, les foulures ... (HOPPE, 1979).

En cosmétique, des extraits d'Ascophyllum nodosum sont incorporés dans des crèmes ou des émulsions fluides (BAZALGETTE, 1981).

10.2. Récolte et production

10.2.1. Récolte

Ascophyllum nodosum est encore, de nos jours, récolté manuellement à l'aide d'objets tranchants, du printemps à l'été. La récolte est soit séchée au soleil, soit acheminée telle quelle jusqu'aux usines de traitement.

Après un laps de temps allant de 3 à 6 années, pendant lequel la végétation recolonise le secteur d'exploitation, une nouvelle coupe peut être réalisée.

KESER et al (1981) ont suivi la réponse d'Ascophyllum nodosum sous différents régimes de récolte. Elle est tributaire de la morphologie, de l'âge des populations algales et s'avère plus rapide dans les endroits abrités.

10.2.2. Production

Le Comité Interprofessionnel des Algues Marines (C.I.A.M.) de Brest, communique chaque année les tonnages d'algues récoltées sur les côtes françaises.

En ce qui concerne Ascophyllum nodosum la production en tonnes de poids sec de 1971 à 1983 a été la suivante :

1971 : 307 tonnes	1978 : 192 tonnes
1972 : 433 tonnes	1979 : 478 tonnes
1973 : 166 tonnes	1980 : 302 tonnes
1974 : 781 tonnes	1981 : 52 tonnes
1975 : 275 tonnes	1982 : 289 tonnes
1976 : 150 tonnes	1983 : 41 tonnes
1977 : 132 tonnes	

La tonne (poids sec) a atteint en 1984 le prix de 440 F (tableau 9).

	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
T/poids frais	290,00F	320,00F	110,00F	-	115,00F	-	-
T/poids sec	-	-	320,00F	340,00F	380,00F	400,00F	440,00F

Tableau 9 : Evolution du prix d'Ascophyllum nodosum, en francs par tonne, entre 1978 et 1984.
(C.I.A.M.).

B I B L I O G R A P H I E

- BAARDSETH E., 1955, Regrowth of Ascophyllum nodosum after harvesting. Dublin, Institute for Industrial Research and Standards : 63 p.
- BAARDSETH E., 1970, Synopsis of biological data on knobbed wrack Ascophyllum nodosum (Limmaens) Le Jolis. F.A.O. Fisheries Synopsis 38 (1).
- BRINKHUIS B.H., 1977, Seasonal variations in salt. Marsh macroalgae photosynthesis. I. Ascophyllum nodosum ecad scorpioides. Marine Biology, 44 : pp. 165-175.
- CHOCK J.S., MATHIESON A.C., 1978, Physiological ecology of Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis and its detached ecad scorpioides (Hornemann) Hanck (Fucales, Phaeophyta). Botanica marina, 22 : pp. 21-26.
- COUSENS R., 1982, The effect of exposure to wave action on the morphology and pigmentation of Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis in Southeastern Canada. Botanica marina, 25 : pp. 191-195.
- COUSENS R., 1984, Estimation of annual production by the intertidal brown alga Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis. Botanica marina, 27 : pp. 217-227.
- DAVID H.M., 1943, Studies in the antecology of Ascophyllum nodosum Le Jolis. J. Ecol. 31 : pp. 178-198.
- GIBB D.C., 1957, The free-living forms of Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis. J. Ecol., 45 : pp. 49-83.
- KERBY N.W., EVANS L., 1983, Phosphoenolpyruvate carboxykinase activity in Ascophyllum nodosum (Phaeophyceae). J. Phycol., 19 : pp. 1-3.
- KESER M., VADAS R.L., LARSON B.R., 1981, Regrowth of Ascophyllum nodosum and Fucus vesiculosus under various harvesting regimes in Maine, U.S.A.. Botanica marina, 24 : pp. 29-38.
- KINGMANN A.R., MOORE J., 1982, Isolation, purification and quantification of several growth regulating substances in Ascophyllum nodosum (Phaeophyta). Botanica marina, 25 : pp. 149-153.
- KLOAREG B., 1983, Isolation and analysis of cell walls of the brown marine alga Pelvetia canaliculata and Ascophyllum nodosum. Physiol. Veg., 22 (1) : pp. 47-56.
- KLUMPP D.W., 1980, Characteristics of arsenic accumulation by the seaweeds Fucus spiralis and Ascophyllum nodosum.
- LARSEN B., HAUG A., PAINTER T.J., 1966, Preparation and structural investigation of ascophyllan. Proc. int. Seaweed Symp., 5 : pp. 287-294.

- MATHIESON A.C. et al, 1982, Effects of ice on Ascophyllum nodosum within the great bay estuary system of New-Hampshire, Maine. J. Phycol., 18 : pp. 331-336.
- PENOT M., 1977, Quelques aspects originaux des transports à longue distance dans la thalle d'Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis (Phaeophyceae, Fucales). Phycologia, 16 (3) : pp. 339-347.
- RAGAN M.A., JENSEN A., 1977, Quantitative studies on brown algal phenols. I. Estimation of absolute polyphenol content of Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis and Fucus vesiculosus (L). J. exp. mar. biol. ecol., 30 : pp. 209-221.
- RAGAN M.A., JENSEN A., 1978, Quantitative studies on brown algal phenols. II. Seasonal variation in polyphenol content of Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis and Fucus vesiculosus (L). J. exp. mar. biol. ecol., 34 : pp. 245-258.
- RAGAN M.A., JENSEN A., 1979, Quantitative studies on brown algal phenols. III. Light mediated exudation of polyphenols from Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis. J. exp. mar. biol. ecol., 36 : pp. 91-101.
- STRÖMGREN T., 1979, The effect of copper on length increase in Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis. J. exp. mar. biol. ecol., 37 : pp. 153-159.
- STRÖMGREN T., 1980, Combined effects of Cu, Zn and Hg on the increase in length of Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis. J. exp. mar. biol. ecol., 48 : pp. 225-231.
- STRÖMGREN T., 1981, Individual variation in apical growth rate in Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis. Aquatic Botany, 10 : pp. 377-382.
- SUNDENE M.S., 1973, Growth and reproduction in Ascophyllum nodosum (L) Le Jolis (Phaeophyceae). Norw. J. Bot., 20 : pp. 249-255.
- TURNER C.H.C., EVANS L.V., 1977, Physiological studies on the relationship between Ascophyllum nodosum and Polysiphonia lanosa. New Phytol., 79 : pp. 363-371.
- VACCA D.D., WALSH R.A., 1954, The antibacterial extract from Ascophyllum nodosum. J. Am. Pharm. Assoc., 43 : pp. 24-46.

BIBLIOGRAPHIE GENERALE

- des ABBAYES H., CHADEFAUD M., FELDMANN J., de FERRE Y., GAUSSEN H.,
GRASSE P.P., PREVOT A.R., 1978, Précis de botanique. 1. Végétaux
inférieures. Masson 2ème édition : 722 p.
- ABBOT I.A., W.J. NORTH, 1971, Temperatures influences on floral composition
in California coastal waters, Proc. internation., Seaweed. Symp.,
Sapporo, 7 : pp. 72-79.
- ARNDT H.E., 1968, Effects of heated water on a littoral community in Maine.
Limnol. and Océanogr., USA.
- AUGIER H., SANTIMONE M., 1978, Contribution à l'étude de la composition en
azote total, en protéines et en acides aminés protéiniques des
différentes parties du thalle de Laminaria digitata (Huds.)
Lamour. dans le cadre de son exploitation industrielle et
agricole. Bull. Soc. Phycol. de France, n° 23 : pp. 19-28.
- BAARDSET E., GRENAGER B., 1961, A method of estimating seaweed quantities.
Rep. Norw. Inst. Seaweed Res. (25) : 39 p.
- BAARDSETH E., 1966, Localization and structure of alginate gels. Proc. Int.
Seaweed Symp., 5 : pp. 19-28.
- BAARDSETH E., 1969, Some aspects of the native intercellular substance in
Fucaceae. Proc. Int. Seaweed Symp., 6 : pp. 53-60.
- BAZALGETTE C., 1981, Applicational trials of an algae extract in derma-
tology-cosmotology. Thèse Pharmacologie, Toulouse : 100 p.
- BELLAMY D.J. et al, 1967, Effects of pollution from the Torrey Canyon on
littoral and sublittoral ecosystems. Nature, Lond., 216 :
pp. 1170-1173.
- BELSHER T., 1984, Compte rendu de mission en Chine, Rapport IFREMER : 84 p.
- BERNARDI G., SPRINGER G.F., 1962, Properties of highly purified Fucan.
J. Biol. Chem. (1) : pp. 237-275.
- BERNSTEIN B.B., WILLIAMS B.E., MANN K.H., 1981, The role of behavioral res-
ponses to predators in modifying urchins' (Strongylocentrotus
droebachiensis) destructive grazing and seasonal foraging
patterns. Mar. Biol. (63) : pp. 39-49.
- BIARD J.F., 1980, Recherche et étude de substances antimicrobiennes et
antinéoplasiques dans les algues benthiques des côtes atlantiques
françaises. Thèse d'Etat, Univ. Nantes : 292 p.
- BLACK W.A.P., 1954, The seasonal variation in the combined L-fucose content
of the common British Laminariaceae and Fucaceae. J. Sci. Food.
Agric., 5 : pp. 445-448.
- BOCKER H., THRUM H., 1966, Über antibiotischen Eigenschaften von Meeresalgen
aus den Küstengewässern der Insel Hiddensee (Ostsee). Monatsber.
Dtsch. Akad. Wissensch., 8(11) : pp. 816-819.

- BOCKER H., THRUM H., 1969, Beitrag zur Untersuchung antibiotischer Inhaltsstoffe mariner Pflanzen. Limnologica, 7(1) : pp. 215-223.
- BOLTON J.J., LÜNING K., 1982, Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic Laminaria species (Phaeophyta) in culture. Marine Biol., 66 : pp. 89-94.
- BONEY A.D., 1968, Experiments with some detergents and certain intertidal algae. The biological effects of oil pollution on littoral communities. Fld Stud., 2, suppl.
- BONSDORFF E., VAHL O., 1982, Food preference of the sea urchins Echinus acutus and Echinus esculentus. Mar. Behav. Physiol., (8) : pp. 243-248.
- BOOTH E., 1964, Trace elements and seaweeds. Proceedings of the IV Int. Symp. on seaweeds, de Virville A.D. and Feldman J. ed., The Mac Millan Co, London, England : pp. 385-392.
- BOOTH E., 1966, Trace elements and seaweeds. Proc. Int. Seaweed Symp., 4 : pp. 485-492.
- CABOCHE C., 1978, Le marché français des alginates en 1983. Mem. fin études CNAM-ITPES : 110 p.
- C.E.C.A. (Baupte), 1982, Etude biochimique de quelques phéophycés sur un cycle annuel (rapport interne) : 10 p.
- CHADEFAUD M., 1960, Les végétaux non vasculaires (cryptogamie) Ed. Masson et Cie, Paris : 1018 p.
- CHALLEN S.B., HEMINGWAY J.C., 1966, Growth of higher plants in response to feeding with seaweed extracts. Proc. Int. Seaweed Symp., 5 : pp. 359-365.
- CHAPMAN V.J., 1970, Seaweeds and their uses. London, Melhuen et Co., Ltd. : 304 p.
- CHESTERS C.G.C., STOTT J.A., 1956, The production of antibiotic substances by seaweeds. Proceed. 2nd Int. Seaweed Symp. (Trondheim), Pergamon Press, New-York : pp. 49-54.
- CHURCH A.H., 1954, A marine fungus. Ann. Bot., 7 : pp. 399-400.
- Comité Interprofessionnel des Algues Marines (C.I.A.M.), 1981, Exposé sur la situation de la profession des alginates début 1981 et les remèdes requis en faveur de la pêche. Communication.
- COSSON J., OLIVARI R., 1982, Premiers résultats concernant les possibilités d'hybridation interspécifiques et intergénériques chez les Laminariales des côtes de la Manche. C.R. Acad. Sc. Paris, 295(3) : pp. 381-384.
- CRATO E., 1893, Morphologische und nitrochemische Untersuchungen über die Physoden. Bot. Ztg., 51 : pp. 157-195.
- CRISP D.J., SOUTHWARD A.J., 1958, The distribution of intertidal organisms along the coasts of the English Channel. J. mar. biol. Ass. U.K., 37 : pp. 157-208.

- DAVIDSON F.F., 1950, The effect of auxine on the growth of marine algae. Ann. J. Bot., 37 : pp. 501-510.
- de TONI J.B., 1985, Sylloge algarum omnium hucusque cognitarum. Fucoideae. Padova, Tip. del Seminario, vol. 3. : 10 p.
- DIZERBO A.H., FLOCH J.Y., 1970, Excursion de Bretagne (Brest 17-22/8/1970). Soc. Phycol. Fr., Bull 16 : pp. 82-88.
- DOTY S., NEWHOUSE J., 1954, The distribution of marine algae into estuarine waters. Am. J. Bot., 41 : pp. 508-515.
- DRING M.J., BROWN F.A., 1982, Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion : a renewed search for physiological causes of zonation. Mar. Ecol. Prog. Ser., 8 : pp. 301-308.
- DUNCAN M.J., HARRISON P.J., 1982, Comparison of solvents for extracting chlorophylls from marine macrophytes. Bot. Mar., 25 : pp. 445-447.
- EVANS L.V., 1965, Cytological studies in the Laminariales. Ann. Bot., 29 (116) : pp. 541-562.
- FELDMANN J., 1954, Inventaire de la flore marine de Roscoff. Algues, champignons, lichens et spermatophytes. Trav. stat. biol., Roscoff, suppl. 6 : 152 p.
- FELDMANN J., 1973, Phéophycées in Encyclopedia universalis : pp. 944-948.
- FLOCH J.Y., PENOT M., 1970, Mise en évidence d'une répartition préférentielle de divers cations le long du thalle des Laminaires. C.R. Acad. Sci. Paris, 271 : pp. 288-291.
- FLOCH J.Y., PENOT M., 1971, Répartition préférentielle du phosphore et mouvements de redistribution du ^{32}P chez quelques Laminaires. C.R. Acad. Sci. Paris, 273 : pp. 1100-1103.
- FLOCH J.Y., PENOT M., 1972, Transport du ^{32}P et du ^{86}Rb chez quelques algues brunes : orientation des migrations et voies de conduction. Physiol. Vég., 10(4) : pp. 677-686.
- FOTT B., 1959, Algenkunde, Vebl Gustav Fischer Verlag, Jena : 482 p.
- FRITSCH F.E., 1945, The structure and reproduction of the algae. Cambridge, University Press, vol. 2 : 939 p.
- GAYRAL P., 1966, Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Editions DOIN : 514 p.
- GLOMBITZA K.W., 1969, Antibakterielle Inhyalytstoffe in Algen. I. Mitteilung Helgol. Wissensch. Meeresunters, 19 : pp. 376-384.
- GODWARD M.B.E., 1966, The chromosomes of the algae. London, Edward Arnold (Publishers) Ltd : 222 p.
- GRENAGER B., 1937, Algological observations from the polluted area of the Oslofjord. Nytt Mag. Bot., 5 : pp. 41-60.

- HAMEL G., 1931-1939, Phéophycées de France. Paris : 432 p. + 10 pl.
- HARVEY W.H., 1846-1851, Phycologia Britannica, Vol. I. Melanospermeae or olive seaweeds. London. Synopsis 1 à 97.
- HASLE G.R., 1968, Navicula endophytica, sp. nov., a pennate diatom with an unusual mode of existence. Br. Phycol. Bull., 3(3) : pp. 475-480.
- HAUG A., 1964, Composition and properties of alginate. Rep. Norw. Inst. Seaweed Res., 30 : 123 p.
- HAUG A., LARSEN B., BAARDSETH E., 1969, Comparison of the constitution of alginates from different sources. Proc. International Seaweeds Symposium, 6 : pp. 443-451.
- HOPPE H.A., 1979, Marine algae and their uses and constituents in Pharmacy. Marine Algae in Pharmaceutical Science, Ed. HOPPE, LEVRING, TANAKA, W. de GRUYTER : 328 p.
- HORNSEY I.S., HIDE D., 1964, The production of antimicrobial compounds by British marine algae. I. Antibiotic producing marine algae. Br. Phycol. J., 9(4) : pp. 353-361.
- HORNSEY I.S., HIDE D., 1976, The production of antimicrobial compounds by British marine algae. II. Seasonal variation in production of antibiotics. Br. Phycol. J., 11(1) : pp. 63-67.
- HUANG R., BONEY A.D., 1983, Effect of diatom mucilage on the growth and morphology of marine algae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 67 : pp. 79-89.
- JENSEN A., 1960, Produksjon av tangmel. Rep. Norw. Inst. Seaweed Res., (24): 23 p.
- JENSEN A., 1966, Carotenoids of Norwegian brown seaweeds and of seaweed meals. Rep. Norw. Inst. Seaweed Res. (31) : 139 p.
- JENSEN A., NEBB H., SAETER E.A., 1968, The value of Norwegian meal as a mineral supplement for dairy cows. Rep. Norw. Inst. Seaweed Res., (32) : 35 p.
- JONES H.G., NORTON T.A., 1979, Internal factors controlling the rate of evaporation from fronds of some intertidal algae. New Phytol., 83 : pp. 771-781.
- JUPP B.P., 1976, Sea quest II. doc. ronéotypé : 9 p.
- KILLIAN F., 1911, Beiträge zur Kenntnis der Laminarian. Z. Bot., 3 : pp. 433-494.
- KING R.J., SCHRAMM W., 1976, Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variation. Mar. Biol., 37 : pp. 215-222.
- KLOAREG B., 1984, Composition chimique et propriétés d'échange des parois cellulaires des algues brunes. Thèse d'Etat, U.B.O. : 253 p.

- KNIGHT-JONES E.W., BAILEY J.H., ISAAC M.J., 1971, Choice of algae by larvae of Spirorbis, particularly of Spirorbis spirorbis. Proc. IVth European marine biol. symposium, Cambridge University Press : pp. 89-104.
- KREMER B.P., 1980, Transversal profiles of carbon assimilation in the fronds of three Laminaria species. Mar. Biol.(59) : pp. 95-103.
- KREMER B.P., 1981, Metabolic implications of non-photosynthetic carbon fixation in brown macroalgae. Phycologia, 20(3) : pp. 242-250.
- KYLIN H., 1913, Zür Biochemie der Meeresalgen. Z. Physiol. chem., 83 : pp. 171-197.
- KYLIN H., 1915, Untersuchungen über die Biochemie der Meeresalgen. Hoppe. Seyler's Z. Physiol. chem, 94.
- LARSEN B., JENSEN A., 1957, The determination of nitrate and nitrite in algal material, and the seasonal variation in the nitrate content of some Norwegian seaweeds. Rep. Norw. Inst. Seaweed Res.,(15) : 22 p.
- LARSEN B., 1978, Fucoidan. Handbook of phycological methods. II. Physiological and biochemical methods. J.A. Hellebust et J.S. CRAIGIE. Cambridge University Press : pp. 151-156.
- LARSON B.R., VADAS R.L., KESER M., 1980, Feeding and nutritional ecology of the sea urchin Strongylocentrotus drobachiensis in Maine, U.S.A. Mar. biol., 59 : pp. 49-62.
- KEE R.E., 1980, Phycology, Cambridge Univ. Press : pp. 246-280.
- LE JOLIS A.. 1963, Liste des algues marines de Cherbourg. Mem. Soc. Sci. Nat. Cherb., 10 : 168 p.
- de LESTANG-LAISNE G., QUILLET M., 1972, Sur la fucoïdine des algues brunes. Bull. Lab. Mar. Dinard, 1 : pp. 217-224.
- de LESTANG-LAISNE G., QUILLET M., 1974, The sulfated fucoidan of phaeophyceae as a factor of ecological adaptation. Abstract of the VIIIth International Seaweed Symp., Bangor. Marine Science Laboratory, Anglesey.
- LEVRING T., HOPPE H.A., SCHMID O.J., 1969, Marine Algae. A survey of research and utilization. Gram, de Gruyter and Co Ed. : 421 p.
- LEWIS J.R., 1964, The ecology of rocky shores. London, English Universities Press : 323 p.
- LINNAEUS C., 1753, Species plantarum. Holmiae : 1159 p.
- LÜNING K., 1969, Standing crop and leaf area index of the sublittoral Laminaria species near Helgoland. Mar. Biol., 3 : pp. 282-286.
- LÜNING K., 1979, Growth strategies of three Laminaria species (Phaeophyceae) inhabiting different depth zones in the sublittoral region of Helgoland (North Sea). Mar. Ecol. Progr. Ser., 1 : pp. 195-207.

- LÜNING K., 1980a, Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three Laminaria species (Phaeophyceae). J. Phycol (16) : pp. 1-15.
- LÜNING K., 1980b, Photobiology of seaweeds : ecophysiological aspects. Xth International Seaweeds Symposium : pp. 35-55.
- LÜNING K., DRING M.J., 1979, Continuous underwater light measurement near Helgoland (North Sea) and its significance for characteristic light limits in the sublittoral region. Helgoländer wiss. Meeresunter, 32 : pp. 403-424.
- LÜNING K., MÜLLER D.G., 1978, Chemical interaction in sexual reproduction of several Laminariales (Phaeophyceae) : release and attraction of spermatozoides. Z. Pflanzenphysiol., 89 (4) : pp. 333-341.
- LÜNING K. et al, 1971, Translocation of ¹⁴C labeled assimilates in two Laminaria species. 7th International Seaweeds Symposium Sapporo Ed. : pp. 420-425.
- Mac NEELY W.H., 1959, Fucoïdan. In Industrial Gums. Whistler, R.L., J.N. Be Miller, ed. Academic Press Inc., New-York.
- MATHIESON A.C., SHIPMAN J.W., O'SHEA J.R., HASEVLAT R.C., 1976, Seasonal growth and reproduction of estuarine fucoïd algae in New England. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 25 : pp. 273-284.
- MILLER J.D., WHITNEY N.J., 1981, Fungi from the Bay of Fundy. II. Observations of fungi from living and coast seaweeds. Bot. Mar., 24 : pp. 405-411.
- MOORE P.G., 1971a, Ecological survey strategy. Mar. Pollut. Bull., 2 : pp. 37-38.
- MOSS B.L., TOVEY D., COURT P., 1981, Kelps as fouling organisms on North Sea platforms. Bot. Mar., 24 : pp. 207-209.
- MUNDA I.M., 1978, Trace metal concentration in some Icelandic seaweed. Bot. Mar., 21 : pp. 261-263.
- MYKLESTAD S., HAUG A., 1974, The content of polyanionic group and cation binding in some brown algae. Proc. Inst. Seaweed Symp., 8 : pp. 589-595.
- NEBB H., JENSEN A., 1965, Seaweed meal as a source of minerals and vitamins in rations for dairy cows and bacon pigs. V. Symp. Int. Seaweeds, Halifax : pp. 387-393.
- NEWTON L., 1931, British Seaweeds : 478 p.
- NISIZAWA K., SASAKI S., 1975, Cell wall composition of algae from a phylogenetic point of view. In : Advance of Phycology in Japan. Tokida, Hirose, ed. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- NORTH W.J., ADAMS J.R., 1969, The status of thermal discharges on the Pacific coast. Chesapeake Sci., U.S.A., 10 (3-4) : pp. 139-144.
- O'COLLA P.S., 1962, Mucilages. In Physiology and Biochemistry of algae. R. A. LEWIN, ed. Acad. Press, New-York and London.

- OLTMANN F., 1889, Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibliotheca Bot., 14 : pp. 1-94.
- PAPENFUSS G.F., 1950, Review of the genera of algae described by Stackhouse. Hydrobiologia, 2(3) : pp. 181-208.
- PASKINS-HURIBURT A.J. et al, 1978, Fucoidan : its binding of lead and other metals. Bot. Mar., 21 : pp. 13-22.
- PEAT S. et al, 1958, The structure of Laminaria. J. Chem. Soc. : pp. 724-737.
- PEDERSEN M., ROOMANS G.M., 1983, Ultrastructural localization of Bromine and Iodine in the stipes of Laminaria digitata (Huds.) Lamour., Laminaria saccharina (L.) Lamour and Laminaria hyperborea (Gunn.) Foslie. Bot. Mar., 26(3) : pp. 113-118.
- PERCIVAL E., Mac DOWELL R.H., 1967, Chemistry and Enzymology of Marine algal polysaccharides. Acad. Press Inc. Ltd., London and New-York.
- RAGAN M.A., JENSEN A., 1980, Quantitative studies on brown algal phenols. IV. Ultraviolet spectrophotometry of extracted polyphenols and implication for measuring dissolved organic matter in sea water. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 46 : pp. 231-239.
- RAGAN M.A., RAGAN C.M., JENSEN A., 1980, Natural chelators in sea water : detoxification of Zn²⁺ by brown algal polyphenols. J. Exp. Mar. Ecol., 44 : pp. 261-267.
- RIBIER J., 1970, Le bourgeonnement au niveau des cellules corticales internes et médullaires de Laminaria saccharina, Laminaria digitata, Laminaria hyperborea. C.R. Acad. Sci. Paris, 270 : pp. 306-309.
- ROSS H., 1957, Untersuchungen über das vorkommen antimikrobieller Substanzen in Meeresalgen. Kierler Meeresforsch, 13 : pp. 41-58.
- SAUVAGEAU C., 1918, Recherches sur les Laminaires des côtes de France. Mem. Acad. Sc. Paris, 56 : 240 p.
- SCHMIDT O.C., 1931, Die marine vegetation der azoren in ihren Grundzügen dargestellt. Bibliotheca Bot., 25(102) : pp. 1-116.
- SCHONBECK M., NORTON T.A., 1978, Factors controlling the upper limits of fucoid algae on the shore. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 31 : pp. 303-313.
- SCHONBECK M., NORTON T.A., 1979, The effect of brief periodic submergence on intertidal fucoid algae. Estuarine Coastal Mar. Sci., 8 : pp. 205-211.
- SHEPPARD C.R.C. et al, 1978, Studies on the growth of Laminaria hyperborea (Gunn.) Fosl. and Laminaria ochroleuca de la Pylaie on the French channel coast. Bot. mar., 21 : pp. 109-116.
- STEPHENSON W.M., 1966, The effect of hydrolysed seaweed on certain plant pests and diseases. Proc. Int. Seaweed Symp., 5 : pp. 405-415.

- STRÖMGREN T., 1977a, Apical length growth of five intertidal species of Fucales in relation to irradiance. Sarsia, 63 : pp. 39-47.
- STRÖMGREN T., 1977b, Short-term effects of temperature upon the growth of intertidal fucales. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 29 : pp. 181-195.
- STRÖMGREN T., 1978, The effect of photoperiod on the length growth of five species of intertidal fucales. Sarsia, 63(3) : pp. 155-158.
- STRÖMGREN T., 1979, The effect of zinc on the increase in length of five species of intertidal fucales. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 40(1) : pp. 95-102.
- STRÖMGREN T., 1980a, The effect of dissolved copper on the increase of length of four species of intertidal fucoïd algae. Mar. Envir. Research., 3 : pp. 5-13.
- STRÖMGREN T., 1980b, The effect of lead, cadmium, and mercury on the increase in length of five intertidal fucales. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 43(2) : pp. 107-120.
- TAYLOR W.R., 1957, Marine algae of the northeastern coast of North America. Univ. Mich. Stud. Scient. Ser., (13) : 509 p.
- THOUIN F., 1983, Cartographie et étude des populations de Laminaires de Basse-Normandie. Rapport, Université de Caen : 59 p.
- TOKIDA J., 1960, Marine algae epiphytic on Laminariales plants. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 11(3) : pp. 73-105.
- TURNER C.H., STRACHAW A.R., 1969, The marine environment in the vicinity of the San Gabriel river mouth. California Fish. Game Quart., 55 : pp. 53-68.
- VALET G., 1976, Les algues marines. Encyclopédie de la Mer : pp. 86-105.
- VERLAQUE M., 1977, Etude du peuplement phytobenthique au voisinage de la centrale thermique de Martigues-Ponteau (golfe de Fos, France, Méditerranée). Thèse de Spécialité, Aix-Marseille II : 172 p.
- VINOGRADOV A.P., 1953, The elementary chemical composition of marine organisms. Mem. Sears Fdn. Mar. Res. (2) : 647 p.
- Von HAKEN W., 1958, Algenchemie : ein neuer Wirtschaftszweig. Chem. Ind. Düsseld., 10 : pp. 246-250.
- VREELAND V., 1981, Alginates and sulfated fucans in brown algal walls. Proc. Int. Seaweeds Symposium, 8 : pp. 637-643.
- WALKER F.T., 1947, A seaweed survey of Scotland-Fucaceae. Proc. Linn. Soc., Lond., 159(2) : pp. 90-99.
- WALKER F.T., 1956a, The Laminaria cycle. Rev. Algol., 3 : pp. 179-181.
- WALKER F.T., 1956b, Periodicity of the Laminariaceae around Scotland. Nature 177 : 1246 p.

- WHITTICK A., 1969, The kelp forest ecosystem at Petticoe Wick Bay.
Lat. 55°55'N long. 2°09'W an ecological study. Thesis, Durham
University : 139 p.
- WILDGOOSE P.B., BLUNDEN G., JEWERS K., 1978, Seasonal variations in gibberellin activity of some species of Fucaceae and Laminariaceae.
Bot. Mar., (21) : pp. 63-65.