



**HAL**  
open science

# ÉTUDE DE QUELQUES ESPÈCES MARINES DE RIVULARIACÉES EN MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

G Guglielmi

► **To cite this version:**

G Guglielmi. ÉTUDE DE QUELQUES ESPÈCES MARINES DE RIVULARIACÉES EN MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE. *Vie et Milieu*, 1975, XXV, pp.189 - 213. <hal-02988172>

**HAL Id: hal-02988172**

**<https://hal.science/hal-02988172v1>**

Submitted on 4 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

## ÉTUDE DE QUELQUES ESPÈCES MARINES DE RIVULARIACÉES EN MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

par G. GUGLIELMI

*Laboratoire de Biologie Végétale Marine  
7, quai Saint Bernard, 75005 Paris*

### ABSTRACT

Six species of marine Rivulariaceans have been studied by Electron microscopy. Except for *Calothrix crustacea*, all have a similar structure. Hair cells are always seen with dilated thylacoids and there is a reduction in the number of so-called reserve inclusions. Dilation of photosynthetic profiles appears to occur early in certain heterocysts.

With time, the ultrastructure of *Rivularia mesenterica* becomes "vacuolated". In this species and for the first time, two types of structured granules have been found; the first delimited by a dark line (possibly a unit-membrane) can be stained with silver, the second, which is often the larger, shows no reaction with silver proteinate after periodic oxidation and treatment with TCH. The latter alone is considered to be analogous to cyanophycin.

La plupart des recherches sur l'ultrastructure des Cyanophycées (organismes protocaryotiques photosynthétiques) ont été effectuées sur des espèces dulçaquicoles ou terrestres. Ce travail est à notre connaissance, la première étude ultrastructurale de six espèces de Rivulariacées marines récoltées dans la nature. Cette famille est parmi les Cyanophycées, une des plus évoluées. Le trichome, polarisé, est le siège d'une différenciation remarquable qui nous a permis l'étude, non seulement des cellules végétatives et des hétérocystes, mais encore des cellules des poils.

La cytologie du *Rivularia mesenterica* Thur. a fait l'objet d'une note (FELDMANN et GUGLIELMI, 1973). Cette étude préliminaire a été étendue à trois autres espèces de *Rivularia* (*R. atra* Roth., *R. bullata* (Poir.) Berk., *R. polyotis* (Ag.) Born et Flah.) ainsi qu'à deux *Calothrix* (*C. parasitica* (Chauv.) Thur. et *C. crustacea* Thuret), ce qui nous a permis de tirer un certain nombre de conclusions plus générales (\*).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le *Rivularia mesenterica* a été récolté au mois de mai à Villefranche-sur-mer ainsi que le *Calothrix crustacea* et le *Rivularia polyotis*; en juillet à Banyuls-sur-mer ainsi que le *Calothrix parasitica*; en août, septembre et octobre à Villefranche-sur-mer. Le *Rivularia bullata* provient de la région de Roscoff.

Les échantillons ont été fixés, dès la récolte, par une solution à 4 % de glutaraldéhyde dans l'eau de mer, en présence d'ions  $Ca^{++}$ , pendant une heure, suivie d'une post-fixation par le tétr oxyde d'osmium à 2 % dans l'eau de mer pendant une heure. Des fixations parallèles ont été effectuées durant une heure à 0 °C par le glutaraldéhyde à 6 % (2 vol) dans le tampon cacodylate 0,4 M (1 vol) à pH 7,4 auquel est ajouté 1 volume de NaCl à 7 %. Après lavage dans le tampon cacodylate 0,4 M (1 vol) auquel est ajouté du NaCl à 4 % (1 vol), le matériel est postfixé par le tétr oxyde d'osmium à 2 % (2 vol) dans le tampon cacodylate (1 vol) en présence de NaCl (1 vol d'une solution à 10 %). Après déshydratation le matériel a été inclus soit dans l'Epon, soit dans le Spurr.

## I. — LES ENVELOPPES CELLULAIRES

### A — GAINES ET MUCILAGES

Les gaines polysaccharidiques des trichomes (Pl. II, Fig. B; Pl. III, Fig. B) sont constituées de fibrilles dont l'ordonnance et l'épaisseur varient en fonction des espèces étudiées. Le mucus qui permet la cohésion des filaments chez les espèces coloniales, semble provenir, en partie, de la désorganisation des fibrilles les plus externes des gaines.

Elles peuvent être relativement minces (1 500 à 2 000 nm), plus ou moins homogènes chez le *Calothrix parasitica* ou beaucoup

(\*) Cette note constitue une partie d'une thèse de 3<sup>e</sup> cycle soutenue le 13 décembre 1974, à l'Université de Paris VI, ayant pour titre : « Comparaison et évolution des ultrastructures de quelques Cyanophycées marines ».

plus importantes, de l'ordre de 3 000 nm chez tous les *Rivularia*. Chez ces derniers, elles présentent des couches successives qui leur donnent un aspect zoné en coupe transversale (Pl. II, Fig. B, Pl. V, Fig. A et B). Cette zonation indique des arrêts et des reprises d'activité sécrétrice synchrones pour un nombre assez important de cellules d'un même trichome. Elle est particulièrement visible chez le *Calothrix crustacea* dont les gaines atteignent 5  $\mu\text{m}$  d'épaisseur. En aucun cas une structure hélicoïdale ou en arceau, observée par différents auteurs chez des espèces mobiles n'a été visible. Toutefois THOMAS (1972) l'a signalée chez le *Rivularia atra*.

## B — LA PAROI CELLULAIRE

Les parois cellulaires des six espèces sont de constitution identique à celle des bactéries Gram négatives : une L IV opaque aux électrons et tripartite de 6 à 9 nm d'épaisseur, une L III non opaque (15-20 nm), une L II de densité moyenne (6-15 nm) et une L I transparente aux électrons (7-12 nm) limitée vers l'intérieur par le plasmalemme. Nous avons souvent observé chez les Rivulaires et au contact de la zone L IV de très fines fibrilles, plus ou moins perpendiculaires, qui se courbent ensuite, s'agrègent après s'être détachées, pour constituer les fibrilles plus grosses, longitudinales, caractéristiques de la gaine.

Des vésicules, limitées par la zone L IV sont produites par la paroi de toutes les espèces. Elles semblent contenir du matériel de la zone L III et sont accumulées dans les gaines où on les retrouve fréquemment (Pl. I, Fig. D; Pl. III, Fig. C; Pl. VI, Fig. C).

Lors de la formation des septums, la zone L II s'invagine et participe à l'élaboration des cloisons transversales. Lorsque celle-ci est terminée, on observe généralement un épaississement de la L II, au niveau de sa jonction avec la paroi longitudinale. Cette structure favorise peut-être la cassure du trichome lors de la formation des hormogonies.

Des microplasmodesmes sont parfois visibles (Pl. I, Fig. D).

## II. — LE SYSTÈME MEMBRANAIRE CYTOPLASMIQUE

### LES THYLACOÏDES

Chez les Rivulariacées la distribution des thylacoïdes n'est pas toujours homogène; elle diffère parfois selon les espèces envisagées et surtout en fonction de l'état physiologique des cellules.

### 1) *Variation des thylacoïdes selon les espèces.*

A ce point de vue, les espèces étudiées présentent une distribution relativement homogène, correspondant aux électrographies publiées des espèces appartenant au groupe des Nostocales. Les thylacoïdes habituellement associés sont répartis dans tout le volume cellulaire pénétrant largement la zone centrale nucléoplasmique. Une tendance à une accumulation périphérique des profils photosynthétiques semble une règle générale, exception faite du *Calothrix crustacea*, chez lequel les thylacoïdes courts sont fortement sinueux, souvent enroulés sur eux-mêmes et distribués uniformément dans tout le contenu cellulaire. Ils sont isolés ou associés par 2 ou 3 au maximum. Seuls quelques profils sont parallèles au plasmalemme au niveau des septums (Pl. VI, Fig. A). Cet aspect le différencie du *Calothrix parasitica* (Pl. V, Fig. C).

### 2) *Variation des thylacoïdes en fonction de l'âge des cellules.*

Une telle évolution du système lamellaire cytoplasmique a été observée en particulier chez le *Rivularia mesenterica* dont nous avons récolté des thalles à plusieurs reprises durant sa période de végétation.

Au mois de mai, les lamelles photosynthétiques, relativement espacées (90 nm en moyenne) sont flexueuses, s'enroulent par endroits et pénètrent la partie centrale de la cellule. On note la présence de thylacoïdes plus courts qui longent le plasmalemme au niveau des septums (Pl. I, Fig. A).

Au début de juillet, ils paraissent s'être allongés et suivent préférentiellement la paroi sur 5 ou 6 rangées. Cette disposition est peut-être due à la présence de nombreuses vésicules qui occupent parfois un volume considérable, comprimant les profils membranaires vers la périphérie cellulaire; un nombre plus restreint de vésicules semble entraîner un arrangement moins régulier (Pl. II, Fig. A).

Alors que dans les préparations précédentes, tous les trichomes possédaient une ultrastructure équivalente, des fixations diverses et répétées, du mois d'août au mois d'octobre, mettent en évidence des différences notables dans l'organisation cellulaire de trichomes parfois voisins. Bien qu'un certain nombre garde la structure précédemment décrite, on constate chez la plupart, un gonflement des thylacoïdes (intra-lamellar vesicles des auteurs Anglo-saxons) dont les membranes se séparent largement, par endroits, donnant tout à fait l'impression de vacuoles transparentes aux électrons (Pl. III, Fig. C). Il semble que ce gonflement intéresse en premier lieu les thylacoïdes les plus internes et gagne progressivement les lamelles photosynthétiques périphériques.

### 3) *Variation des thylacoïdes en fonction des conditions externes.*

Ce problème n'a pu être envisagé que dans le cas du *Rivularia mesenterica* et occasionnellement, chez le *Rivularia polyotis*, espèces soumises à des exondations plus ou moins prolongées. Lors de nos premières observations, nous avons trouvé un fort pourcentage de trichomes à cellules réticulées ayant subi une dessiccation importante. Nous avons alors émis l'hypothèse d'un changement d'ultrastructure en fonction de l'état d'humectation des thalles lorsqu'un état se prolongeait suffisamment. Nous avons essayé d'approfondir ce problème afin de confirmer ou d'infirmer notre première hypothèse.

De nouvelles inclusions de thalles récoltés dans la nature au mois d'août, à divers degrés d'humectation, ainsi que des dessiccations et des réhumectations effectuées en laboratoire, ne nous ont pas permis d'observer une telle réorganisation des profils membranaires photosynthétiques. Dans tous les cas, certaines cellules ont des thylacoïdes dilatés, d'autres, une ultrastructure normale. Cette dernière semble toutefois plus fréquente lorsque les thalles sont immergés à 15 °C pendant 10 à 15 jours. Le phénomène de réticulation (Pl. III, Fig. D) après nos premières observations, s'est révélé assez rare et a été retrouvé aussi bien au mois de juillet qu'au mois d'août, ainsi que dans les échantillons ayant subi une dessiccation ou une réhumectation.

Des échantillons ont été conservés à 15 °C dans du milieu de Von Stosch jusqu'à fin décembre, alors que cette espèce a disparu de son biotope depuis la fin octobre. Bien que les cellules soient en voie de dépérissement, aucune hypertrophie des profils lamellaires n'a pu être détectée.

### 4) *Connections plasmalemme-thylacoïdes.*

Nous avons constaté, d'une manière quasi générale, une continuité relativement fréquente entre le plasmalemme et les thylacoïdes. Ces connections semblent augmenter en nombre, chez le *Rivularia mesenterica* lorsque les cellules présentent une réticulation des lamelles photosynthétiques.

### 5) *Autres formations membranaires.*

Des inclusions membranaires osmiophiles sont souvent observées dans les portions nucléoplasmiques et entre les profils photosynthétiques (Pl. I, Fig. A, Pl. II, Fig. A, Pl. III, Fig. D, Pl. VI, Fig. A). Elles présentent parfois une connection directe avec les thylacoïdes. Elles semblent identiques aux *hollow electron-dense*

*bodies* de PEAT et WHITTON (1967) et aux *granuli del secundo tipo* de GRILLI (1964).

Ces inclusions sont extraites par l'eau oxygénée et sont argentaffines après oxydation périodique, passage par la TCH, et le protéinate d'argent. Ce sont de telles formations qui obturent fréquemment le canal du pore de l'hétérocyste (Pl. II, Fig. C et D).

Une convergence d'aspect, aussi bien que leur réactivité vis à vis du citrate de plomb, ainsi qu'au test Ac. périodique-TCH-Argent, avec la calotte osmiophile de certains grains de cyanophycine a été remarqué (FELDMANN et GUGLIELMI, 1973), (Pl. III, Fig. A).

#### 6) *Les vésicules.*

Nous avons déjà signalé la présence de nombreuses vésicules chez le *Rivularia mesenterica* récolté en juillet (FELDMANN et GUGLIELMI, 1973) (Pl. II, Fig. A et B). De tels éléments ont été observés chez le *Rivularia atra* (Pl. V, Fig. A) et très rarement chez le *Calothrix parasitica* (Pl. V, fig. D) où le contenu apparaît parfois opaque aux électrons et granuleux. Chez ces deux dernières espèces nous n'avons pu vérifier leur affinité vis-à-vis du protéinate d'argent après oxydation périodique.

### III. — LES INCLUSIONS

#### A — LES GRANULES POLYGLUCOSIDIQUES

Une variation en taille et en nombre de ces inclusions de réserve est constatée au cours de la période de végétation du *Rivularia mesenterica*. Au mois de mai, ils sont pratiquement absents ou peu nombreux (Pl. I, fig. A); en juillet ils occupent pleinement l'espace interthylacoïdal et atteignent 25 nm de diamètre (Pl. II, Fig. A, Pl. III, Fig. A). Ils tendent à disparaître à partir du mois d'août (Pl. III, Fig. C, Pl. IV, Fig. A, B et C). Chez ces Nostocales ils sont toujours ovoïdes, jamais cylindriques comme c'est souvent le cas chez les Oscillatoriacées.

#### B — LES GRANULES STRUCTURÉS

Toutes les espèces étudiées renferment dans leur cytoplasme de gros granules plus ou moins sphériques, atteignant jusqu'à 1 µm

de diamètre. Leur opacité aux électrons, variable après coloration par le citrate de plomb, est toujours très grande après l'emploi conjugué de l'acétate d'uranyle et du citrate de plomb. Ils sont fortement contrastés par l'acide phosphotungstique (FELDMANN et GUGLIELMI, 1973) (Pl. IV, Fig. E).

Chez *Rivularia mesenterica*, certains de ces granules sont limités par une fine ligne sombre de 8 nm d'épaisseur. En mai, ils atteignent 300 à 600 nm de diamètre et sont présents dans la plupart des cellules (Pl. I, Fig. A).

En juillet, ils atteignent 500 à 800 nm, parfois 1  $\mu\text{m}$ , non limités par une ligne sombre, et sont très abondants dans certaines zones des trichomes que nous interprétons comme de futures hormogonies; d'autres portions en sont totalement dépourvues.

Le test Ac. périodique-TCH-Argent, révèle chez cette espèce une propriété étonnante; certaines de ces inclusions sont argentaffines. Au mois de mai elles le sont toutes (Pl. I, Fig. C); plus tard, seules les plus petites réagissent (Pl. IV, Fig. C). Les grains d'argent mettent en évidence, parfois, la structure rayonnée, sinueuse, observée après utilisation du citrate de plomb. En juillet, les granules les plus gros sont enchâssés par une calotte argentaffine et osmiophile signalée précédemment dans le paragraphe consacré aux inclusions membranaires.

#### C — AUTRES TYPES D'INCLUSIONS

Des inclusions cristallines (protéiques ?) ont été observées dans les cellules du *Rivularia mesenterica* récolté en juillet, du *Calothrix crustacea* et du *Calothrix parasitica* (Pl. V, Fig. C). L'espace compris entre deux bandes sombres de la trame cristalline, mesurée de centre à centre, varie de 12-13 nm selon les espèces. D'une manière générale, il semble que ces inclusions traduisent un état physiologique cellulaire déficient.

Nous avons constaté dans les cellules du *Rivularia mesenterica* à partir du mois d'août uniquement, la production de grosses inclusions sphériques, de densité moyenne aux électrons, entourées par les thylacoïdes (Pl. IV, Fig. A). L'oxydation périodique ne démasque pas de groupements aldéhydiques; elles ne sont pas contrastées par l'acide phosphotungstique et sont peu préservées par une fixation à l'acide osmique seul (Pl. IV, Fig. B). Il est probable qu'il s'agit d'inclusions de nature protéique.

## D — LES CARBOXYSOMES

Des inclusions polyhédriques, limitées par une membrane non unitaire sont toujours présentes dans les plages nucléoplasmiques de toutes les espèces étudiées. Elles correspondent aux carboxysomes de SHIVELY (SHIVELY, BALL, et KLINE, 1973) (SHIVELY, BALL, BROWN et SAUNDERS, 1973). Ce dernier terme qui a l'avantage de mieux caractériser ce type d'inclusion, est synonyme de granule polyhédrique couramment employé jusqu'ici.

## IV. — LES CELLULES PARTICULIÈRES

## A — LES HÉTÉROCYSTES

Il est souvent difficile d'affirmer à l'examen en microscopie photonique si, chez les Rivulaires l'hétérocyste est enveloppé ou non, par la gaine du trichome. L'étude d'un grand nombre d'électronographies nous permet de supposer que pour un hétérocyste primaire, le moment de sa différenciation, par rapport à celle de la gaine, entraînera leur disposition respective. Ainsi, un hétérocyste primaire, tôt différencié, ne sera pas entouré par la gaine; il le sera par contre, s'il est formé tardivement. Un hétérocyste de remplacement sera donc toujours compris dans l'enveloppe polysaccharidique.

Le court canal cellulaire passant à travers le pore contient généralement des structures membranaires osmiophiles (Pl. II, Fig. C et D). On observe fréquemment à sa base, un gros granule structuré (Pl. I, Fig. D; Pl. IV, Fig. D et E) fortement contrasté par l'acide phosphotungstique, qui ne semble pas toujours réagir après oxydation périodique et passage sur la TCH, avec le protéinate d'argent. A ce niveau, les structures membranaires semblables aux thylacoïdes sont abondantes et sinueuses. Tout le volume de cette cellule est occupé par la substance cytoplasmique dans laquelle sont répartis les profils membranaires. Les diverses inclusions ont régressé, en particulier les granules polyglucosidiques (Pl. II, Fig. D). Les carboxysomes sont toujours présents dans les plages nucléoplasmiques.

Il n'est pas du tout certain que dans notre matériel, la présence de thylacoïdes dilatés soit caractéristique des hétérocystes âgés. En effet, nous avons constaté, à plusieurs reprises, des trichomes sur le point de se fragmenter (Pl. II, Fig. B; Pl. V, Fig. C); la cellule

basale de la portion supérieure, arrondie, ne possédant pas d'enveloppe représentée, peut-être, un futur hétérocyste. Il semblerait donc que chez certains hétérocystes, la vacuolisation des thylacoïdes puisse se manifester à un stade précoce de leur différenciation.

#### B — LES CELLULES DES POILS

Chez la plupart des Rivulariacées, le trichome se prolonge, du côté opposé à l'hétérocyste, par un long poil incolore et caduque, dont l'ultrastructure est de type « vacuolisé » de manière constante. Insensiblement, les cellules terminales du trichome s'allongent, les thylacoïdes, de moins en moins nombreux, se gonflent en vésicules, tandis que toutes les inclusions dites de réserves régressent. C'est le seul cas observé où le nucléoplasme peut venir au contact du plasmalemme.

Les poils du *Calothrix crustacea* sont à opposer à tous ceux des autres espèces. Les cellules présentent une immense vésicule centrale (provenant vraisemblablement de la fusion de plusieurs vésicules) visible en microscopie optique, laissant subsister une couche cytoplasmique accolée au plasmalemme (Pl. VI, Fig. D et E). Les vacuoles limitées par une unit-membrane, proviennent toutes de l'hypertrophie des lamelles photosynthétiques, dont aucune ne garde son ultrastructure normale en double feuillet accolés. Le nucléoplasme persiste sous forme d'enclaves minuscules, nettement plus réduites que chez les Rivulaires.

#### DISCUSSION ET CONCLUSIONS

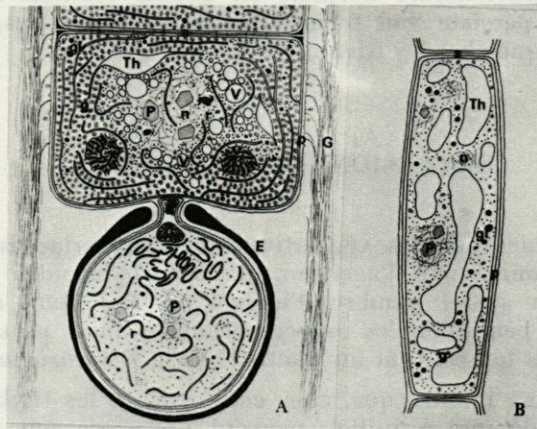
L'aspect des cellules végétatives des Rivulariacées est largement conditionné par l'agencement des thylacoïdes et par la présence d'un grand nombre d'inclusions. Ces deux composants varient assez peu selon les espèces étudiées, mais plus largement en fonction du temps, tout au moins chez le *Rivularia mesenterica*.

Nous avons montré que, chez cette espèce, les thylacoïdes qui s'accroissent de mai à juillet, peuvent présenter soit une réticulation, soit des renflements en vésicules. Cette dilatation est observée surtout en fin de végétation et a été interprétée par de nombreux auteurs, sur un matériel différent, soit comme un vieillissement cellulaire, soit comme un artefact de fixation. Deux principales observations nous permettent de repousser cette dernière explication; tout d'abord, malgré l'emploi de diverses techni-

ques de fixation, cette ultrastructure s'est révélée constante à partir du mois d'août, de plus, nous avons retrouvé sur une même coupe ultrafine, des cellules à thylacoïdes dilatés et des cellules à structure normale. On peut conclure que l'hypertrophie des thylacoïdes est le reflet d'un état physiologique, qui est le fait propre de cellules spécialisées (poils, hétérocystes); elle est probablement causée par un vieillissement cellulaire (cellules végétatives et peut-être hétérocystes); enfin, dans le cas des cellules végétatives, elle est peut-être induite par certaines conditions externes. Il s'agit probablement toujours d'une altération cellulaire, qui n'entraîne pas obligatoirement et à brève échéance, la mort de la cellule. La présence de cellules à profils réticulés, vraisemblablement altérées elles aussi, demeure énigmatique. Elle peut être considérée, semble-t-il, non comme un stade de transition, mais plutôt comme un stade final de l'évolution cellulaire. Les inclusions de réserve, peu abondantes, quasi inexistantes semblent confirmer ce point de vue. Toutefois, et bien que peu probable, un artefact de fixation n'est pas totalement repoussé.

La distribution des thylacoïdes ne semble pas homogène dans le genre *Calothrix*.

A ce point de vue, le *Calothrix parasitica* est proche des Rivulaires et diffère fortement du *Calothrix crustacea*. Ce dernier



SCHÉMAS DE L'ORGANISATION ULTRASTRUCTURALE D'UNE CYANOPHYCÉE DE TYPE *Rivularia*

C : granule structuré; E : enveloppe de l'hétérocyste; G : gaine muqueuse; g : granule polyglucosidique; gl : globule lipidique; i : inclusion membranaire osmiophile; n : nucléoplasme; P : carboxysome (granule polyhédrique); p : paroi cellulaire; r : ribosome; s : septum; Th : thylacoïde dilaté; V : vésicule.  
A : cellule végétative et hétérocyste; B : cellule du poil.

présente une distribution des profils photosynthétiques tout à fait particulière, identique à celle observée par LANG et WHITTON (in CARR and WHITTON, 1973) chez *Calothrix brevissima*. Nous l'avons retrouvée chez un petit commensal du *Rivularia mesenterica* appartenant au genre *Calothrix*. Toutefois les observations sont encore trop peu nombreuses pour que nous puissions en tirer des conclusions d'ordre taxonomique.

La nature et l'abondance des inclusions cellulaires ont été précisées en fonction du développement des thalles. L'affinité d'une partie des granules structurés pour l'argent, après oxydation périodique et passage sur la TCH, est remarquable. Tous les granules observés se sont révélés positifs au mois de mai et négatifs en juillet. A partir du mois d'août seuls les plus petits sont réactifs. Bien que toutes ces inclusions soient fortement contrastées par l'acide phosphotungstique, seules celles non limitées par une ligne sombre et montrant une réaction négative avec l'acide périodique-TCH-Argent, sont considérées comme analogues aux granules de cyanophycine de SIMON (1971) et LANG (LANG, SIMON et WOLK, 1972). Le granule visible en microscopie optique au niveau du pore des hétérocystes des Rivulariacées correspond, selon la période de végétation, soit à l'un soit à l'autre type de granule.

Les électronographies des hétérocystes sont semblables en général, à celles déjà publiées par de nombreux auteurs. Toutefois les dilatations des thylacoïdes chez ces cellules particulières, interprétées par LANG (1965) comme le stade ultime de leur différenciation est peut-être remis en question par nos observations. Bien que ce problème se présente différemment chez le *Chlorogloea fritschii*, WHITTON et PEAT (1967) font la distinction entre les hétérocystes H1, présentant très tôt cette structure, et les hétérocystes H3 où elle apparaît tardivement. Les granules de polyphosphates signalés fréquemment chez des espèces cultivées, n'ont jamais été observés dans notre matériel récolté dans la nature. Il est probable que la présence de polyphosphates, résulte d'une perturbation du métabolisme, notamment en milieux trop riches en phosphates, comme l'avaient laissé supposer les travaux de JENSEN (1968), NIEMEYER et RICHTER (1969) et RODRIGUEZ-LOPEZ et al. (1971).

## RÉSUMÉ

Six espèces de Rivulariacées marines récoltées dans la nature sont étudiées au microscope électronique. Toutes ont une ultra-structure comparable à l'exception du *Calothrix crustacea*. Les

cellules des poils présentent toujours des thylacoïdes dilatés et une régression des inclusions dites de réserve. Il semble que la dilatation des profils photosynthétiques soit précoce chez certains hétérocystes.

L'ultrastructure du *Rivularia mesenterica*, étudiée en fonction du temps, évolue vers une structure « vacuolisée ». Chez cette espèce et pour la première fois, il est trouvé deux types de granules structurés; le premier, limité par une ligne sombre (peut-être une unit-membrane) est argentaffine, le second, souvent plus volumineux ne réagit pas avec le protéinate d'argent après oxydation périodique et passage sur la TCH. Ce dernier type est seul considéré comme analogue à la cyanophycine.

### ZUSAMMENFASSUNG

Sechs Arten von marinen Rivulariaceen wurden elektronenmikroskopisch untersucht. Alle, mit Ausnahme von *Calothrix crustacea*, haben eine vergleichbare Ultrastruktur. Die Haarzellen zeigen immer ausgeweitete Thylacoïde und eine Verminderung der sogenannten Reserveeinschlüsse. Es scheint, dass die Ausdehnung der photosynthetischen Profile bei gewissen Heterocysten sehr frühzeitig erfolgt.

Die Ultrastruktur von *Rivularia mesenterica*, deren Entwicklung verfolgt wurde, entwickelt sich in Richtung einer « vakuolisierten » Struktur. Zwei Typen von strukturierter Granula finden sich zum ersten Mal bei dieser Art. Im ersten Fall sind sie von einer dunklen Linie (eventuell einer Unit-membrane) begrenzt und färben sich mit Silber. Im zweiten Fall sind sie viel breiter und reagieren nicht mit einer Thierry-Reaktion, nach periodischer Oxydation und Aufbringen auf TCH. Der letztere Typ wird allein als dem Cyanophycin entsprechend angesehen.

### BIBLIOGRAPHIE

- CARR, N.G., & B.A. WHITTON, 1973. The biology of blue-green Algae. Botanical Monographs, Vol. 9, Blackwell Scientific Publications.
- FELDMANN, G., & G. GUGLIELMI, 1973. Sur la cytologie du *Rivularia mesenterica* Thuret et l'influence du milieu extérieur sur son ultrastructure. *C.r. hebdomadaire des Séances Acad. Sci., Paris*, ser. D, 276 : 1417-1420.
- GRILLI, M., 1964. Infrastrutture di *Anabaena azolle* vivente nelle foglioline di *Azolla caroliniana*. *Annali Microbiol.*, 14 : 69-90.

- JENSEN, T.E., 1968. Electron microscopy of Polyphosphate Bodies in a Blue-green Alga *Nostoc pruniforme*. *Arch. Mikrobiol.*, **62** : 144-152.
- LANG, N.J., 1965. Electron microscopic study of heterocyst development in *Anabaena azollae* Strasburger. *J. Phycol.*, **1** : 127-134.
- LANG, N.J., R.D. SIMON, & C.P. WOLK, 1972. Correspondence of Cyanophycin granules with structured granules in *Anabaena cylindrica*. *Arch. Mikrobiol.*, **83** : 313-320.
- NIEMEYER, R., & G. RICHTER, 1969. Schnellmarkierte Polyphosphate und Metaphosphate bei der Blaualge *Anacystis nidulans*. *Arch. Mikrobiol.*, **69** : 54-59.
- PEAT, A., & B.A. WHITTON, 1967. Environmental effects on the structure of the blue-green algae, *Chlorogloea fritschii*. *Arch. Mikrobiol.*, **57** : 155-180.
- RODRIGUEZ-LOPEZ, M., M.L. MUNOZ CALVO & J. GOMEZ-ACEBO, 1971. The effect of Rifamycins in the ultrastructure of *Anacystis montana*. *J. Ultrastruct. Res.*, **36** : 595-602.
- SHIVELY, J.M., F.L. BALL, & B.W. KLINE, 1973. Electron Microscopy of the Carboxysomes (Polyhedral Bodies) of *Thiobacillus neapolitanus*. *J. Bact.*, **116** : 1405-1411.
- SHIVELY, J.M., F. BALL, D.H. BROWN, & R.E. SAUNDERS, 1973. Functional Organelles in Prokaryotes : Polyhedral Inclusions (Carboxysomes) of *Thiobacillus neapolitanus*. *Science*, **182** : 584-586.
- SIMON, R.D., 1971. Cyanophycin granules from the blue-green alga *Anabaena cylindrica* : a reserve material consisting of copolymers of aspartic acid and arginine. *Proc.natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **68** : 265-267.
- THOMAS, J.C., 1972 Ultrastructure de la gaine chez les Rivulariacées. *J. Microsc.*, **14** : 2, 97 a.

Reçu le 7 mai 1975

*Milieux d'inclusion* : Epon (Pl. II, III, IV, V, Fig. A, C, D);  
Spurr (Pl. I, V, Fig. B, VI).

*Contrastant* : Nous avons utilisé la plupart du temps le citrate de plomb seul.

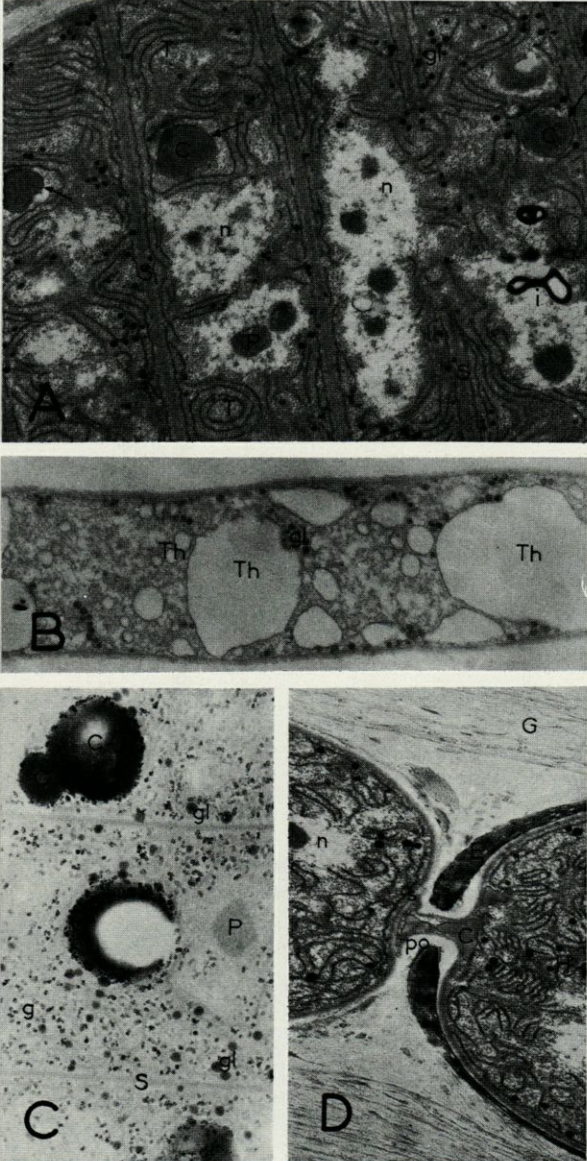
*Abréviations* : C, granule structuré ou cyanophycine; E, enveloppe de l'hétérocyste; G, gaine muqueuse polysaccharidique; g, granule polyglucosidique; gl, globule lipidique; H, hétérocyste; i, inclusion membranaire osmiophile; ip, inclusion peut-être de nature protéique; n, nucléoplasme; P, carboxy-some (granule polyhédrique); p, paroi cellulaire; po, pore de l'hétérocyste; s, septum; T, thylacoïde; Th, thylacoïde dilaté; V, vésicule.

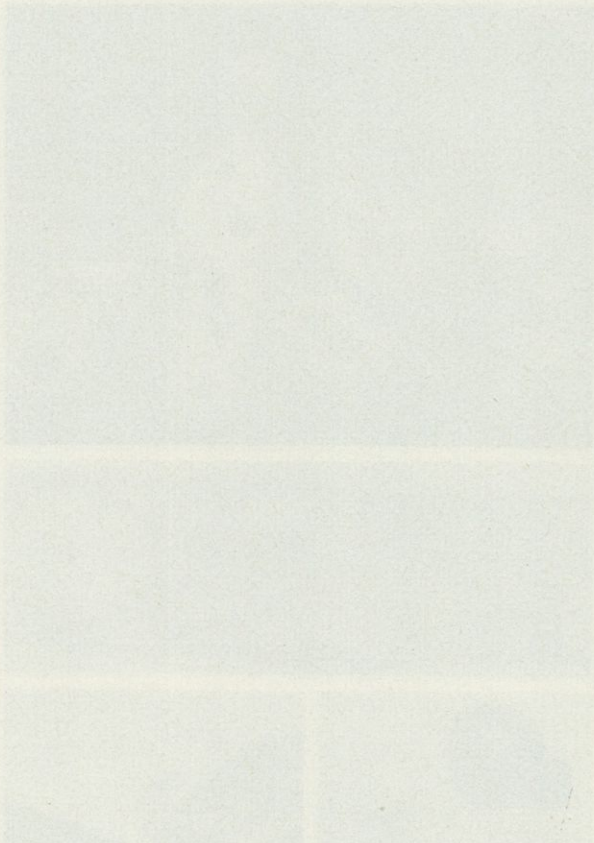
---

PLANCHE I

*Rivularia mesenterica* (mois de mai).

- A.  $\times$  12 500. Portion de trichome de la zone de multiplication. Les granules structurés (C) sont limités par une ligne sombre qui est peut-être une unit-membrane (flèches). Un des septum est inachevé.
- B.  $\times$  14 000. Cellule d'un poil. Tous les thylacoïdes sont dilatés (Th).
- C.  $\times$  19 600. Portion cellulaire après oxydation périodique et passage par la TCH et le protéinate d'argent. Les granules structurés sont fortement contrastés. Les granules polyglucosidiques sont petits et peu nombreux.
- D.  $\times$  12 500. Coupe longitudinale au niveau du pore de l'hétérocyte. Présence d'un granule structuré entouré d'une ligne sombre (C) au niveau du pore (po). Le septum (s) est perforé par de fins microplasmodesmes.

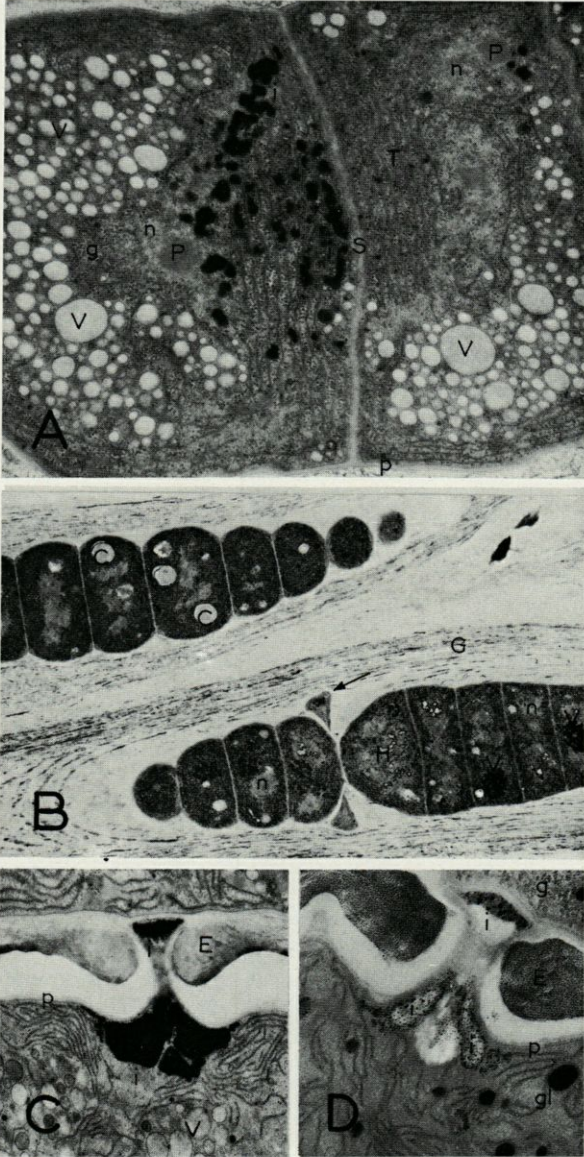


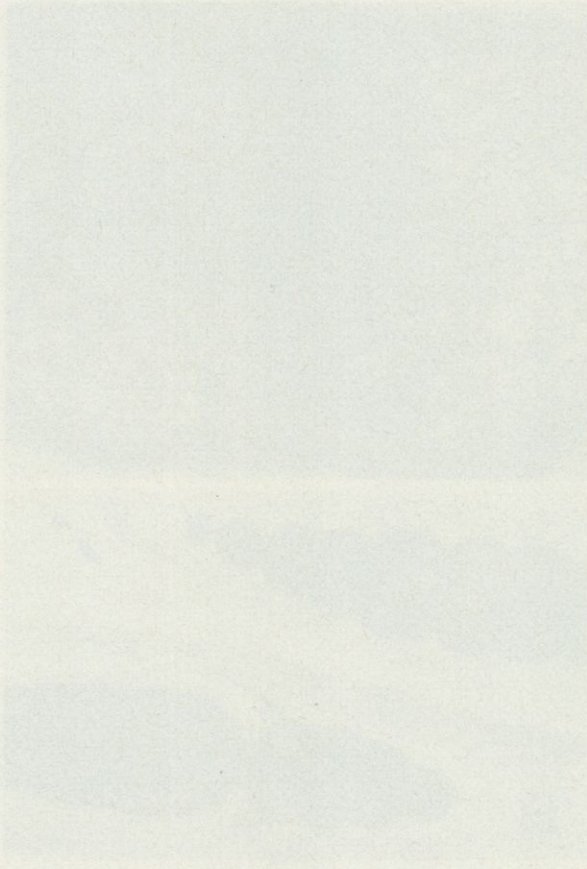


## PLANCHE II

*Rivularia mesenterica* (mois de juillet).

- A.  $\times$  12 500. Deux cellules renfermant de nombreuses vésicules (V) limitées par une unit-membrane. Les granules polyglucosidiques sont abondants (g). Comparez avec la fig. A de la Pl. I.
- B.  $\times$  4 350. Ac. périodique-TCH-Argent. Les gaines (G) et les vésicules (V) sont argentaffines. Le trichome du bas va se scinder en deux parties grâce à une cellule morte (flèche). Il semble que la cellule basale de la portion supérieure (à droite) soit en train de se différencier en hétérocyste (H). Notez la présence de thylacoïdes déjà dilatés dans cette cellule.
- C.  $\times$  12 500. Coupe au niveau du pore d'un jeune hétérocyte. Inclusions membranaires osmiophiles (i) et vésicules (V).
- D.  $\times$  24 000. Ac. périodique-TCH-Argent. Hétérocyste plus âgé qu'en C. Les granules polyglucosidiques (g), présents dans les cellules végétatives (en haut à droite) ont totalement disparu. Les inclusions membranaires osmiophiles (i) sont argentaffines. La plage blanche comprise entre ces inclusions représente peut-être un granule de cyanophycine.





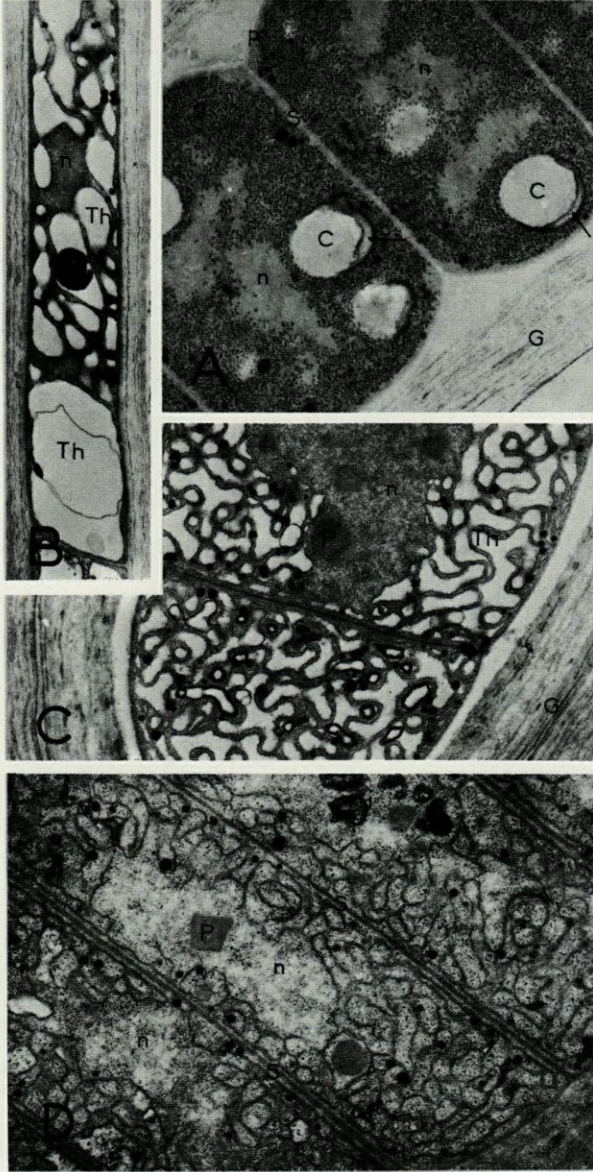
## PLANCHE III

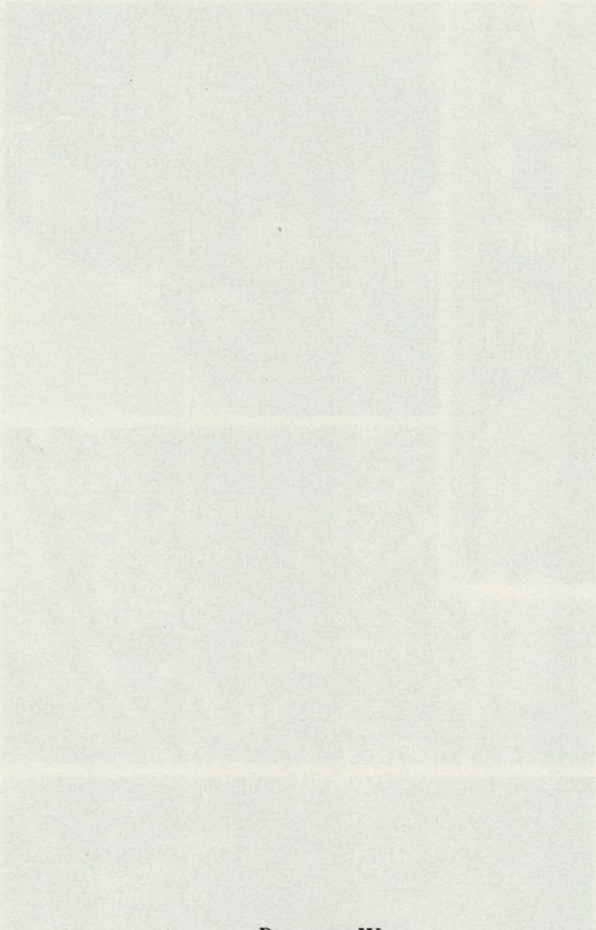
*Rivularia mesenterica* (mois de juillet).

- A.  $\times 12\ 500$ . Ac. périodique-TCH-Argent. A l'inverse des granules polyglucosidiques (g), les granules structurés (C) n'ont pas réagi. Ils sont interprétés comme analogues aux granules de cyanophycine. Une calotte argentaffine correspondant aux inclusions membranaires osmiophiles les enveloppe souvent en partie (flèches).
- B.  $\times 9\ 200$ . Cellule d'un poil. Tous les thylacoides sont dilatés (Th). Les inclusions ont regressé en particulier les granules polyglucosidiques.

*Rivularia mesenterica* (mois d'août).

- C.  $\times 9\ 200$ . Cellules à thylacoides dilatés. Les granules polyglucosidiques ont nettement regressé.
- D.  $\times 12\ 500$ . Cellules de la zone méristématique à thylacoides réticulés. Les inclusions de réserve sont très peu abondantes.

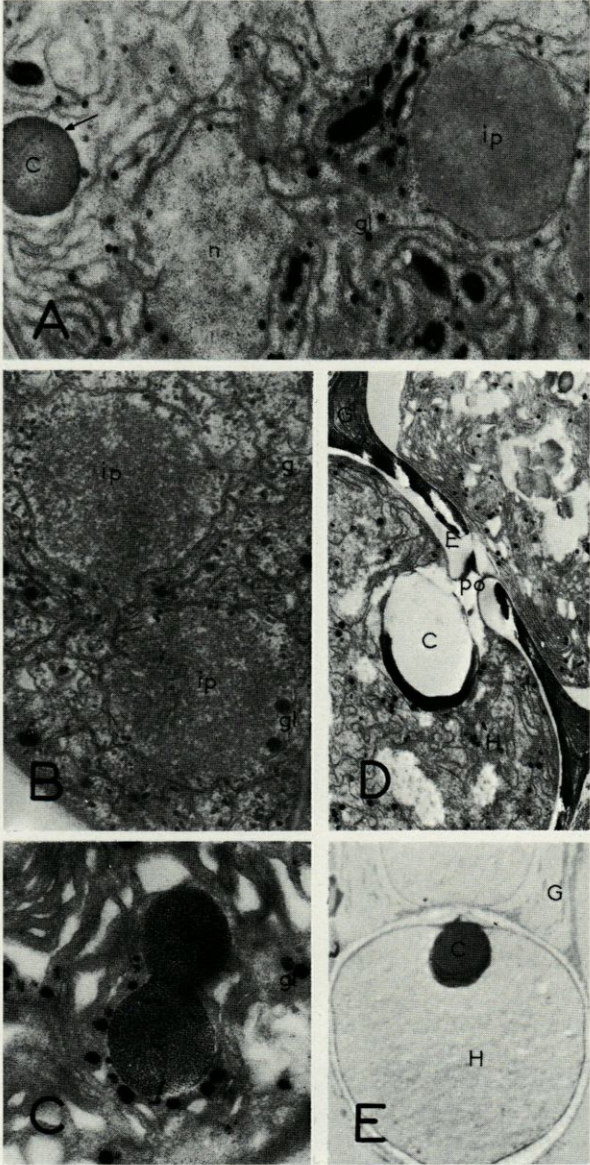




## PLANCHE IV

*Rivularia mesenterica* (mois d'août).

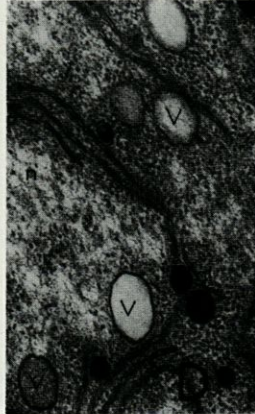
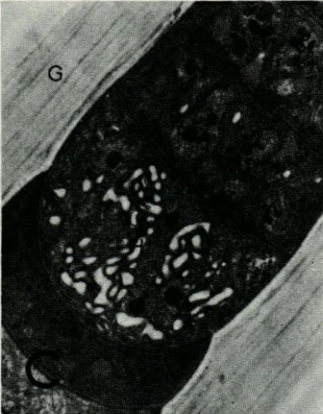
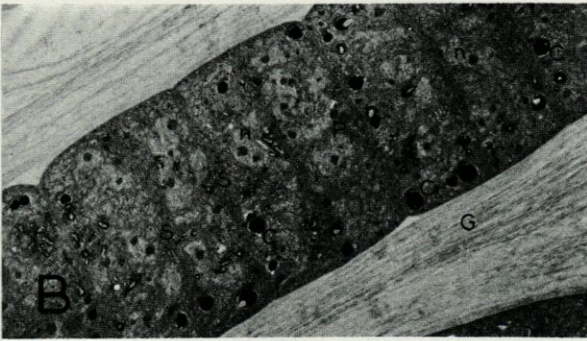
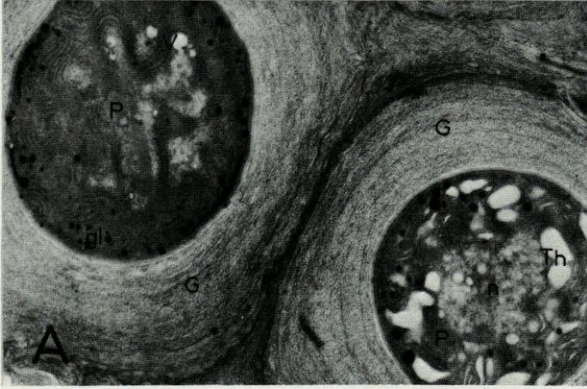
- A.  $\times$  14 000. Portion de cellules provenant d'un thalle conservé 15 jours dans deux centimètres d'eau de mer, à 15 °C, et à la lumière du jour. Le granule structuré est limité par une ligne sombre (flèche). Le gros granule à droite (ip) est entouré par les thylacoïdes.
- B.  $\times$  22 800. Portion cellulaire provenant d'un thalle récolté dans la nature. La fixation par l'ac. osmique seul conserve mal les inclusions (ip) identiques à celle de la fig. A.
- C.  $\times$  22 800. Ac. périodique-TCH-Argent. Granule argentaffine.
- D.  $\times$  6 900. Ac. périodique-TCH-Argent. Granule non argentaffine près du pore de l'hétérocyte.
- E.  $\times$  3 500. Granule structuré près du pore de l'hétérocyte fortement contrasté par l'ac. phosphotungstique.

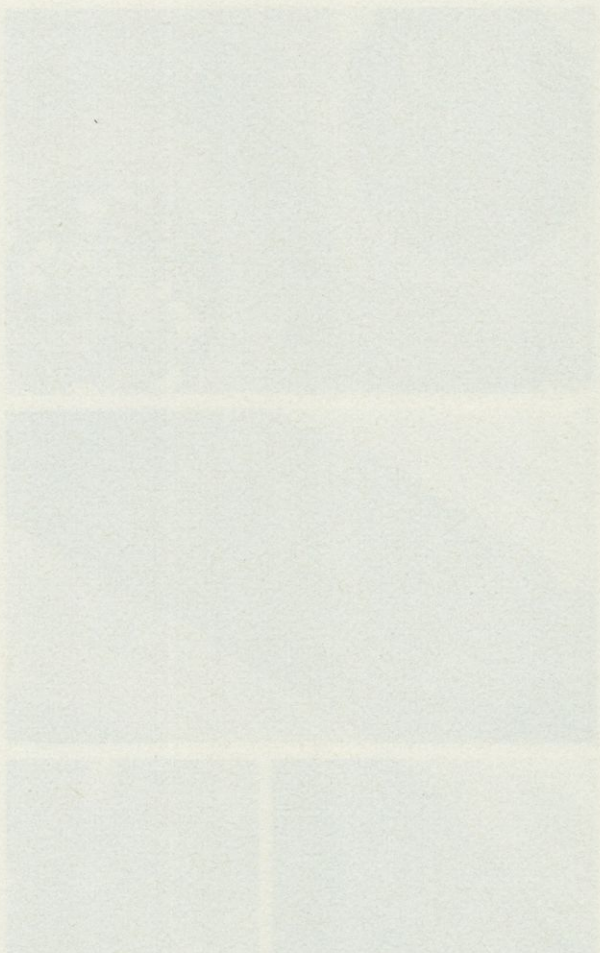




## PLANCHE V

- A.  $\times 9\ 200$ . *Rivularia atra*. Deux trichomes en coupe transversale. La cellule de droite possède des thylacoïdes dilatés (Th).
- B.  $\times 3\ 300$ . *Rivularia polyotis*. Portion de trichome.
- C.  $\times 6\ 900$ . *Calothrix parasitica*. La portion basale (à gauche) est en mauvais état; la cellule à thylacoïdes dilatés représente peut-être un futur hétérocyste. Les deux inclusions cellulaires (en grisé clair en haut à droite) représentent des inclusions cristallines, peut-être protéiques.
- D.  $\times 30\ 500$ . *Calothrix parasitica*. Notez les diverses apparences des vésicules.





## PLANCHE VI

*Calothrix crustacea.*

- A.  $\times$  5 300. Portion de trichome.
- B.  $\times$  4 200. Hétérocyste intercalaire. Remarquer l'accumulation du système membranaire aux deux pôles des hétérocystes (flèches).
- C.  $\times$  12 500. Partie basale d'un trichome. Par rapport à la fig. A, les granules polyglucosidiques et les globules lipidiques sont plus abondants, tandis que les granules structurés ont régressés.
- D.  $\times$  6 900. Partie basale du poil.
- E.  $\times$  5 300. Partie terminale du poil. La vésicule centrale s'est accrue; le cytoplasme est réduit à une mince couche pariétale.

