DU MUCILAGE CHEZ LES ALGUES

par

É. DE WILDEMAN

(Bruxelles).

En examinant en 1939 dans une note présentée à l'Académie des Sciences de Belgique une étude de M. Ronse, nous avons été amené à reprendre des considérations sur les mucilages des végétaux et en particulier sur ceux des algues (22; 31).

Déjà en 1891, dans nos "Observations algologiques" nous avons examiné la nature et la structure des parois cellulaires de certaines algues et fait remarquer que la gaine mucilagineuse de *Conjuguées*, étudiée par divers auteurs était loin de présenter sur toute la surface d'un filament la même épaisseur. Des *Spirogyra*, par exemple, suivant des parties du filament, montraient une gaine nette et épaisse, ou à peine indiquée.

Une faible extension de la zone mucilagineuse nous avait paru, dans bien des cas, localisée au pourtour de cellules jeunes ou fortement allongées. Ce ne serait pas cependant toujours à l'âge qu'il faudrait rapporter cet aspect particulier de l'enveloppe cellulaire, car l'épaisseur de la gaine paraît varier d'une face à une autre du filament comme elle semble varier d'espèce à espèce et suivant les conditions (26).

Depuis, gaines et mucilages des algues ont souvent, à divers points de vue, attiré notre attention et nous ont fait voir que chez les algues la question "mucilages" est aussi compliquée que chez les végétaux supérieurs.

Si nous pouvons admettre que la gaine mucilagineuse peut parfois devenir un caractère spécifique, il faut reconnaître que son plus ou moins de développement se trouve en général sous la dépendance de facteurs du milieu; il en est de même de la plupart des mucilages formés, soit au détriment des parois cellulaires, soit sécrétés par des cellules vivantes, mais nous ne voudrions affirmer que des mucilages internes, d'origines peut-être très différentes sont toujours dépendants des conditions du milieu; ils sont sans doute en rapport dans bien des cas avec des caractères devenus spécifiques, peut-être par suite des circonstances.

Sans épuiser la question "mucilages" nous voudrions revenir sommairement sur certains d'entre eux afin d'attirer l'attention à nouveau sur sa complexité et sur le fait, peu discutable, de leurs origines différentes chez les algues, comme chez les autres végétaux.

Ces mucilages ont été signalés, on le sait, chez un très grand nombre d'algues appartenant à des familles diverses, depuis les algues à thalle

développé, à structure compliquée, jusqu'aux algues unicellulaires aquatiques ou terrestres et aux *Bactériacées*.

Les mucilages des algues, relativement encore peu étudiés, se rangeront peut-être assez facilement dans certaines catégories, mal définies de la grande série des mucilages végétaux, signalés dans tous les groupes de végétaux: phanérogames et cryptogames, dans toutes conditions.

Ces mucilages d'origine différentes sont quant à leur présence et leurs caractères, en rapport, pour nous, d'une part avec la spécificité, d'autre part avec des facteurs du milieu régissant les conditions de la vie de ces organismes.

Mais il est probable que beaucoup de substances considérées actuellement dans les groupes dits: "mucilages" devront en être rayées. Il n'est d'ailleurs pas aisé de définir et par suite de reconnaître un mucilage; et telle substance sécrétée par un organisme végétal paraissant mucilagineuse peut fort bien être un stade de formation ou de transformation d'une gomme ou d'un latex ou même un aspect du protoplasme; ceux-ci comme les mucilages vrais peuvent voir leur constitution modifiée, pour une même plante, suivant son développement ou l'âge de ses organes, suivant le rôle qu'ils ont à jouer à un moment donné dans la vie de la plante.

Chez des plantes laticifères nous pourrions par exemple dans certains organes, à la suite d'un traumatisme, voir apparaître soit un liquide laiteux dont nous ne discuterions pas le caractère, soit un liquide incolore, transparent, paraissant jouir des propriétés d'un mucilage vrai.

Chez des plantes mucilagineuses dont la matière est née, nous y insisterons encore, dans des cellules peut-être particulières mais internes, l'écoulement après traumatisme peut être abondant ou nul et être fort difficile à distinguer d'un protoplasme ordinaire qui dans les mêmes circonstances s'écoulerait des blessures faites aux vaisseaux. A moins que l'on doive admettre que la sève elle-même est, dans la plupart des cas, un véritable mucilage.

En 1937, dans une réunion tenue à Amsterdam, nous avons insisté sur des substances "mucilagineuses", en particulier sur celles d'entre elles employées en médecine et en pharmacie qui sont loin d'être à ranger dans un même groupe; nous avons rappelé que le mucilage d'amidon n'est pas comparable au mucilage de la graine de lin ni à celui du Carrageen; le premier n'étant pas du vrai mucilage mais une transformation chimique anthropique d'une substance végétale fixée.

L'étude des mucilages d'origine végétale mériterait d'être plus fortement approfondie non seulement au point de vue pharmacologique mais au point de vue scientifique pur: chimie et biologie.

Comme nous le faisons remarquer, et l'avons rappelé, des mucilages auxquels on donne fréquemment pour origine une transformation des membranes cellulaires peuvent aussi être le résultat d'une sécrétion cellulaire, sans que celle-ci doive passer par une condensation en produits membraneux plus ou moins pectiques ou cellulosiques, sécrétion pouvant rester dans le suc cellulaire, se localiser dans un tissu spécialisé ou être excrétée par la cellule vivante.

Ces mucilages qui varient donc chez toutes les plantes, en quantité et en qualité, ont une constitution chimique loin d'être la même pour tous,

et si on les considère dans certains cas comme voisins des gommés, s'il y a entre eux et ces gommés de nombreuses analogies, il y a également des différences importantes, surtout si l'on met en comparaison les extrêmes des séries.

Nous ne pourrions à propos de ces remarques préliminaires insister sur tous les caractères chimiques proposés pour différencier ces mucilages, ni discuter dans leurs détails, les différents projets de classification qui ont été proposés, la plupart sont basés sur des recherches déjà anciennes et étaient en grande partie fondés sur des colorations, comme l'avaient fait ressortir, dans le temps, les recherches du Prof. Mangin (25).

On a souvent considéré trois groupes de mucilages, par exemple:

Mucilages simples dérivés de la transformation d'une seule substance:

Mucilages pectosiques (*Rosacées, Liliacées, Malvacées, Cyca-*
dacées).

Mucilages cellulosiques (*Orchidées*).

Mucilages mixtes:

Mucilages callopectosiques.

Mucilages cellulopectosiques (*Lin*).

Mucilages de composition indéfinie.

Pour MM. Tunmann et Rosenthaler les mucilages végétaux seraient presque exclusivement des substances d'origine membraneuses naissant parfois très tôt de membranes cellulaires (Mucilages intercellulaires, mucilages de la lamelle moyenne des algues).

Plus récemment tous ceux qui se sont préoccupés de l'étude des fibres textiles dites artificielles, de la rayonne, qui ont pour base de la cellulose, ont admis des classifications dans lesquelles interviennent: lignocellulose, pectocellulose, mucocellulose, cette dernière catégorie comprenant, admettent-ils, les mucilages de coings, de lichens et d'algues.

Mais ces mucilages sont d'origine différentes au moins partiellement et ces manières de ranger et de définir les mucilages nous paraissent trop simplistes, elles se rapprochent de celle proposée naguère par de Bary, qui considérait le mucilage comme formé uniquement "auf Kosten des Innenraumes stark verdickte Zellwand".

Certes et avec raison, M. Rosenthaler insista sur ce genre de formation montrant que chez certains phanérogames: *Cassia angustifolia, Althaea officinalis, Helianthus* sp., la masse mucilagineuse se forme dans une direction centripète comprimant le protoplasme, respectant la paroi cellulaire externe. Mais ce genre de formation n'est pas le seul et chez les algues il est loin d'être général. Chez celles-ci elle peut, comme Frank, Meyer, Hartwich l'ont considéré, être formée dans le protoplasme (11; 19; 23, p. 948).

Chez des graines mucilagineuses le mucilage paraît être localisé dans les parties cuticulaires et cela semble être le cas pour bien des algues, mais on a pu démontrer la présence de mucilage dans des poils chez *Viola* par exemple (23, pp. 183—184, 949) et il pourrait s'en former chez des organes analogues de certaines algues.

Du mucilage se constitue également dans les vacuoles de la cellule et est peut-être ensuite appliqué contre la paroi cellulaire, n'étant donc pas

dans ce cas d'origine directement membraneuse mais comme cela semble se produire chez les *Marchantiacées*, une sécrétion interne du protoplasme (21).

Un très grand nombre d'algues filamenteuses, et d'algues unicellulaires sont dans diverses conditions de leur vie spécialement entourées par une gaine plus ou moins épaisse d'allure mucilagineuse, laquelle est parfois limitée vers le milieu aqueux par une couche de constitution physique plus ou moins spéciale.

Si l'on traite des algues du genre *Spirogyra* par certains réactifs, tel le perchlorure de fer et le ferrocyanure de potassium, on peut obtenir un gonflement considérable de cette gaine qui semble limitée dans le liquide par la paroi externe de la gaine préexistante de constitution sans doute particulière.

La gaine mucilagineuse est chez les *Chlorophycées*: *Conjuguées* (*Spirogyra*, *Zygnema*, *Mesocarpus*, *Desmidiacées* filamenteuses ou cellulaires), *Chaetophoracées*, *Palmellacées*, *Pédiastracées* et les *Diatomacées*, facile à mettre en évidence au moins dans certains stades du développement de ces algues et la plupart des systématiciens y ont fait allusion. Une gaine se rencontre également, nous l'avons rappelé, chez des *Cyanophycées* filamenteuses ou cellulaires, comme chez des *Bactériacées*.

Des mucilages ont en outre été signalés chez les *Phéophycées* et les *Floridées* où leur présence a été fréquemment utilisée par l'industrie, par la pharmacie et comme support dans des recherches biologiques.

M. Zetsche examinant la nature de la membrane des bactéries, reconnaissait qu'elle est encore fort mal connue et pourrait être fort différente suivant les espèces; de la cellulose ayant par exemple été signalée chez *Bacterium xylinum*, de la chitine chez le *Bacterium tuberculosis* (34).

Ce mucilage de bactérie qui pour certains auteurs serait formé par la gonflement des couches externes de la paroi cellulaire se colorerait différemment suivant les espèces, en bleu par l'iode ou la potasse iodée pour *Bacterium Pasteurianum* et *Bacterium Kützingianum*; les enveloppes mucilagineuses des bactéries des nodules des légumineuses se coloreraient en bleu par le chlorure de zinc iodé (1; 20; 23, p. 952).

Mais ce qui est peu discutable c'est qu'il existe chez les bactéries suivant leur stade de développement et les conditions du milieu une transformation des parois cellulaires ou une exsudation mucilagineuse, pouvant provenir du protoplasme et entourer la bactérie, l'encapsulant peut-on dire, et pouvant protéger la cellule bactérienne contre d'autres facteurs du milieu.

Cette capsulogénèse a fait l'objet de recherches de MM. Levaditi, Vaisman et Mlle Krassnoff et de M. et Mme Hoquette sur les travaux desquels nous ne pouvons pour le moment insister; M. Bottema du Laboratoire du Prof. de Graaff à Utrecht (3) a continué l'étude de *Klebsiella pneumoniae* et de sa capsule de composition polysaccharidique. Ces *Klebsiella* sont encore étudiées à la "Afdeeling tropische Hygiëne" du Koloniaal Instituut d'Amsterdam (5) où l'on a pu montrer des variations nombreuses chez ces formes qui peuvent être privées de capsules si on les place dans des conditions définies. Démontrant ainsi une fois de plus que la présence ou l'absence d'une gaine mucilagineuse, caractère morphologique,

peut dépendre non seulement de l'espèce mais des conditions de la culture.

Chez beaucoup d'algues unicellulaires et mêmes chez les algues pluricellulaires, lors de la division et de la multiplication cellulaires se passant à l'intérieur de la cellule, sans l'intervention d'une formation de membranes se rattachant à la paroi de cette cellule-mère, il faut bien considérer la masse mucilagineuse qui entoure les cellules-filles comme chez les *Pleurococcacées* par exemple, comme d'origine interne protoplasmique (27; 28; 29).

En parcourant divers travaux sur la morphologie des algues on peut voir les avis sur les caractères de la gaine mucilagineuse fort partagés, et on doit conclure de tels examens que les conditions de la récolte, celles de la vie de l'organisme et du milieu doivent avoir amené dans la formation de la gaine ou dans la transformation de certaines parties des parois cellulaires des modifications souvent très profondes.

Boresch étudiant en 1932 les substances mucilagineuses qui enveloppent certaines algues, en particulier celles dérivant, semble-t-il, des membranes chez les *Phéophycées* et les *Rhodophycées*, avait insisté sur des gaines ou des enveloppes mucilagineuses faciles à mettre en évidence par une suspension dans le liquide de la préparation microscopique de particules d'encre de Chine (2, pp. 275—282).

L'emploi de cette substance avait déjà il y a longtemps été préconisé pour montrer la présence de mucilages et Léo Errera avait écrit: "C'est surtout pour mettre en évidence la gaine mucilagineuse, si fréquente chez les êtres inférieurs, et les couches gélinifiées des membranes des plantes supérieures que l'encre de Chine me paraît appelée à rendre des services". Nous l'avons fréquemment utilisée et par exemple lorsque nous avons discuté les caractères du *Pleurococcus nimbatus* De Wild.

Le prof. Mangin avait étudiée ces gaines chez les *Nostoc* et Klein chez des *Scytonématacées*, *Rivulariacées*, *Oscillatoriacées*, *Schizothrix* (13; 15, p. 373).

La gaine des *Zygnema* serait d'après Klein, comme d'après Klebs, constituée par deux substances de natures chimiques différentes; l'une d'elles est soluble dans l'eau chaude et le chlorure de zine iodé, l'autre persisterait après ce traitement comme un véritable squelette.

Pour Klebs la masse mucilagineuse ne serait pas issue de la paroi cellulaire, comme c'est le cas pour beaucoup de végétaux et même pour des algues chez lesquelles la couche extérieure de la membrane se gonfle pour devenir mucilagineuse; elle serait excrétée par le protoplasme comme d'autres substances rapportées aux mucilages qui sortent de la cellule par des pores, telles celles considérées chez des *Desmidiacées* et des *Diatomacées* (12).

Des études poursuivies par M. le Prof. P. Martens sur la locomotion des *Diatomées* lui permettent de conclure que la gaine mucilagineuse, la "Gallerthülle" des auteurs allemands, n'est pas aussi fréquente qu'on le suppose, elle aurait été exagérée par Lauterborn dans ses études de 1896; il a pu la mettre en évidence dans des suspensions d'encre de Chine seulement chez *Pinnularia viridis*; il donne en comparaison les figures qu'il a observées et une de celles produites par Lauterborn.

Nous ne serons peut-être pas totalement d'accord avec notre confrère le Prof. Martens, nous estimons que la gaine mucilagineuse est relativement fréquente chez les *Diatomées* comme l'ont fait voir bien des spécialistes, de même que chez les *Desmidiacées*. Mais cette gaine varie d'épaisseur suivant les conditions du milieu, le stade de développement de ces algues; elle peut être là fort probablement en rapport avec une défense de l'organisme contre des influences extérieures.

On se rappelle que pour Bütschli le mouvement des *Diatomées* serait à rapporter à l'expulsion de la cellule de matières d'allure mucilagineuse. Mais cette théorie a été fortement discutée et Otto Müller, avait conclu de ses recherches que le déplacement des *Diatomées* était dû à des mouvements de tractus protoplasmiques passant par des pores de la carapace siliceuse et formant un enduit autour de la cellule. Mucilage et protoplasme seraient ici aussi en rapports évidents.

Chez les *Desmidiacées*, qui pourraient elles aussi avoir un certain mouvement, quand on les plonge dans une suspension d'encre de Chine dans de l'eau on voit à l'extrémité des cellules une masse mucilagineuse et cela en particulier chez les *Closterium*.

La question du mouvement de ces algues est loin d'être élucidée et pour les *Diatomées* elle a été souvent remise sur le tapis; nous n'avons d'ailleurs pas à l'examiner ici (16).

Des mucilages existent donc chez un très grand nombre d'algues au moins dans certaines phases de leur vie et fréquemment lors de la formation de zoospores, d'akinètes, de spores durables.

Chez les *Diatomées* par exemple les auxospores sont fréquemment entourées de mucilages, de même que les microspores nées dans une cellule-mère; ces mucilages seraient dès lors d'origine protoplasmique.

Etant donné que dans bien des cas les mucilages des Algues comme ceux des autres végétaux, proviennent de la membrane, il est intéressant de rappeler que dans la paroi cellulaire de certaines d'entre elles, on a signalé:

Cellulose.
Hémicellulose-amyloïdes.
Callose.
Substances pectiques.
Mucilages (24, p. 269—286).

La proportion de ces mucilages varie assez fortement dans diverses algues d'après des analyses faites par exemple par MM. Guillaumin et P. Weil, pour des matériaux conservés et utilisés en droguerie et en médecine; ils ont fixé pour des mucilages, dits pectosiques, les proportions suivantes:

Carrageen	76.28 %
<i>Fucus vesiculosus</i>	28.22 %
<i>Laminaires</i>	6.50 % (9)

Malheureusement il est difficile de garantir que la totalité de ce pourcentage des mucilages est d'origine identique, qu'ils appartiennent bien à une catégorie et que les matériaux sont dans des états comparables; ces

pourcentages souvent mélanges de substances diverses plus ou moins gonflables par l'eau nous donnent des approximations fort vagues.

Au point de vue chimique des auteurs ont, de leurs recherches, essayé de tirer la conclusion que les mucilages végétaux, considérés par eux comme typiques, sans avoir cependant pu définir exactement ce qu'il faut entendre par "mucilages typiques", sont des polysaccharides, donnant par hydrolyse des sucres, parmi lesquels: galactose et arabinose, sont fréquents. M. J. K. Bottema en faisant l'analyse de la capsule de *Klebsiella pneumoniae* type C (*Bacterium pneumoniae* Friedländer type C) auquel nous avons fait allusion, la considère comme un complexe glucido-lipique toxique, tandis que le polysaccharide libéré du lipide ne le serait pas (3, pp. 17, 55, 69).

Chez certaines *Cyanophycées*, chez l'*Oscillaria prolifera* par exemple, Turner avait dès 1916 signalé la présence d'un hydrate de carbone, pectique, se gélatinisant rapidement à la chaleur, et avait signalé un polysaccharide, qui, disait-il, posséderait certaines propriétés de la saponine (24).

Comme le montre déjà le tableau ci-après emprunté aux données de M. Boresch, ces conclusions ne peuvent être généralisées; elles prouvent par suite même des variations dans la constitution chimique après hydrolyse que les mucilages de ces diverses plantes pourraient avoir des origines diverses comme aussi que les membranes dont elles dériveraient pourraient être de constitution différente, en outre que même pour des algues d'origine spécifique identique une distribution géographique ou un habitat différent pourrait faire varier la constitution chimique des parois cellulaires.

	Eau %	Pento- sane %	Methyl- pento- sane %	Cellu- lose %	Sucres.
<i>Porphyra tenera</i>	4.57	3.79	0.30	2.50	glucose, fructose, galactose, pentose.
<i>Gelidium cartilagineum</i>	13.00	3.35	0.91	12.90	fructose, galactose, pentose.
<i>Laminaria japonica</i>	4.20	8.12	0.84	12.33	glucose, pentose, fructose, methyl- pentose, fucose.
<i>Cystophyllum fusiforme</i>	15.15	10.87	1.37	26.16	fructose, pentose, methylpentose.
<i>Enteromorpha compressa</i>	14.17	7.37	16.52	5.30	glucose, pentose, fructose, rhamnose.
<i>Ecklonia bicyclis</i>	11.56	5.33	1.06	14.08	—
<i>Undaria pinnatifida</i>	9.22	6.40	0.25	9.23	—

Il est difficile de tirer des quelques données sommairement résumées ci-dessus et de celles que l'on pourrait accumuler par une étude des travaux épars, une conclusion; comme pour d'autres analyses phytochimiques les méthodes appliquées ne sont pas signalées, et les opérateurs n'ont pas toujours, dans leurs analyses, visé le même but.

On a dit par exemple que l'hydrolyse faisait naître chez les *Chondrus crispus* ou Carrageen, mousse d'Islande, du lactose; chez le *Sphaerococcus lichenoides* Ag. on signale d'après Greenish (in Arch. d. Pharm. 1882,

20, pp. 241, 321): une substance amyloïde, du paramylon, du mucilage, une substance voisine de la métabarine, un hydrate de carbone, de la gelose, de la cellulose. Chez ce *Chondrus crispus* (*Fucus crispus* L.) qui à chaud se dissout presque totalement on a donné à la masse le nom de Carragine (6; 7) que d'autres ont appelé: "Carrhagheennine", dont il faudrait naturellement pouvoir garantir la synonymie.

Ce Carragheen peut être produit par plusieurs algues appartenant à des genres différents, mais pour les usages médicaux spécialement par *Chondrus crispus* et *Gigartina mamillosa*. Cependant rien ne nous prouve que ces deux espèces sont identiques au point de vue de leur constitution chimique. Cette drogue comporterait d'après certains auteurs 80 % de mucilage donnant par hydrolyse les sucres: galactose, pentose, d-glucose, arabinose, qui seraient des éthers sulfureux liés à du calcium (4). Mais ces 80 % sont fort probablement un mélange dans lequel il y a autre chose que du mucilage.

Dans ses études sur les *Laminariacées* M. N. Wille en faisant ressortir la présence d'une différenciation dans les tissus, d'un système conducteur, y avait signalé du fuosane et de l'acide fucique, combiné à de la chaux et servant de ciment entre les cellules. Il faudrait pouvoir spécifier la nature de ces substances, et il y aurait lieu de faire remarquer que dans ces analyses, il n'y a peut-être pas en jeu uniquement du mucilage.

Mais dans ces études sur *Oscillaria*, Agar-Agar, Carragheen, l'analysé a porté sur des parois cellulaires, qui si elles possèdent la propriété de se gonfler après dessiccation par l'eau ne sont peut-être pas de vrais mucilages.

Nous n'énumérerons pas les algues, possédant du mucilage, cela nous mènerait fort loin et serait d'ailleurs dans les conditions actuelles de peu d'utilité; un relevé sans commentaires détaillés ne pourrait nous apprendre grand'chose car nous le répétons la présence ou l'absence de mucilages dépend du milieu et du stade de développement. Nous attirerons cependant l'attention sur: Pflanzenfamilien de Engler et Prantl, et sur les travaux d'ensemble de M. Wille.

Nous l'avons rappelé plus haut, ces mucilages peuvent être chez les représentants de ces genres ou de ces groupes d'origine membraneuse ou protoplasmique, ou excrétés quand ils forment par exemple comme chez *Cymbella caespitosa* (*Diatomacées*) une sorte de thalle ramifié, comme on l'observe pour d'autres algues; ou constitués dans la cellule lors de la formation d'auxospores chez *Rhabdonema arcuatum*, le protoplasme de la cellule formant une masse mucilagineuse dans laquelle apparaissent 1 ou 2 auxospores entourées complètement par le mucilage. Chez les *Chlorophycées*: *Protococcacées*, *Pleurococcus*, *Volvocacées*, *Ulvacées* (*Ulva* et *Enteromorpha*), *Confervacées*, *Tétrasporeacées*, *Hydrodictyacées*, *Ulothricacées* dans des stades divers de développement, *Chaetophoracées* (*Chaetophora*, *Draparnaldia*), le mucilage est externe entourant les cellules disposées en filament, soit tout le thalle ramifié comme dans les *Chaetophora* et *Draparnaldia*, ou un thalle plus ou moins étendu à cellules isolées dans une masse plus ou moins gélatineuse: *Pleurococcus*, *Volvox*, etc., parfois plus étendu: *Tétrasporeacées*, *Ulvacées*, etc.

Chez la plupart de ces algues le mucilage peut être aussi d'origine in-

terne par exemple lors de la formation de zoospores, analogues aux auxospores d'autres algues, organes qui doivent être expulsés de la cellule pour remplir leur fonction.

Chez les *Phéophycées* nous rencontrons les mêmes formes de mucilages, mais là apparaissent aussi la présence de tissus particuliers. De tels mucilages ont été signalés chez: *Fucus*, *Halidrys*, *Chorda*, *Laminaria*, *Macrocystis* et bien d'autres genres marins de ce groupe.

Chez les *Fucus*, *Laminaria*, un mucilage peut être d'origine épidermique, formé peut-être par la paroi externe des cellules; mais le mucilage qui entoure les oosphères semble bien être le résultat d'une transformation d'une partie du contenu cellulaire. Dans plusieurs algues de ce groupe par exemple chez les *Dictyota* la couche mucilagineuse qui recouvre les sores à anthéridies et à oogones pourrait être le résultat aussi de la transformation de la lamelle interne de la paroi cellulaire de ces sores.

Mais chez d'autres algues, par exemple, chez des *Laminariacées* on doit également considérer un mucilage interne d'un autre genre. Le Prof. Guignard avait montré, dans un mémorable travail de 1892, (8; 32; 33) la présence de conduits mucilagineux, s'élargissant avec l'âge tout en conservant sur une partie du pourtour des cavités ainsi formées des cellules sécrétrices de mucilage, déjà signalées en 1811 par Turner. Mais il avait également cru pouvoir conclure que la présence et l'absence de lacunes et de réseaux mucifères bien indiqués par Corda en 1839, pourrait constituer un caractère systématique. Il eut soin de faire remarquer que dans les cas où l'on avait cru que les individus d'une même espèce, renfermaient, les uns des canaux mucifères, tandis que d'autres en sont dépourvus, il restait à définir exactement si les échantillons appartenaient bien à la même espèce et si leur examen, parfois assez difficile sans l'emploi de réactifs appropriés a été fait avec assez d'attention.

A notre avis cependant il n'y aurait aucune impossibilité à ce que ces tissus sécrétrices spéciaux, mucifères, très analogues à un tissu laticifère ne soient absents dans des formes d'une même espèce d'algues, car leur présence pourrait être en rapport avec des conditions du milieu.

Nous n'insisterons pas sur les espèces mucifères de ce genre, nous renverrons au travail du Prof. Guignard rappelant que d'après lui 4 espèces de *Laminaria* seraient privées de canaux mucifères. Le même cas se présente pour d'autres genres de la même famille tels: *Lessonia*, *Alaria*.

Nous ne passerons pas en revue la nature chimique de ces mucilages, nous y avons sommairement fait allusion, on y a signalé par exemple la présence de: iode, hydrates de carbone, laminarianine, algine, substances mucilagineuses, constituées par des colloïdes acides, des diastases et diverses substances minérales dans les cendres; faisant mention de l'action de la chaleur et de la lumière sur divers de ces éléments. Nous ne pouvons déduire de ces données si ces actions portent spécialement sur les mucilages, si ceux-ci localisent certains de ces éléments par exemple les diastases.

Nous ne voulons pas insister sur la constitution chimique de ces algues sur laquelle il existe déjà de nombreuses études, qui demandent comme pour d'autres questions à être condensées (2; 10; 32; 33). Rappelons que M. Wille indiquait pour la constitution de *Laminaria digitata* (L.) Lamour. séché à l'air:

Eau	7.8 %
Sels solubles dans l'eau	8.6 %
Substances inorganiques insolubles dans l'eau	4.4 %
Substances mucilagineuses solubles dans l'eau froide	47.4 %
Cellulose	10.9 %
Substances intercellulaires (acide tangique)	19.0 %

Mais cette constitution ne paraît pas constante; au printemps les deux derniers postes sont portés respectivement à 10.5 % et 15 %. Pour le mucilage, ces données se rapportent-elles seulement à la matière qui se trouve dans le réseau mucifère; ne pourraient-elles provenir de mucilages d'autres origines, par exemple de parois cellulaires externes!

On ne pourra jamais par l'analyse de matériaux desséchés de l'ensemble d'une algue, se rendre compte de l'origine et de la nature des composants de ces algues, en particulier des mucilages; car ils peuvent avoir dans l'ensemble d'un même organisme, nous l'avons vu, des origines différentes et par suite une constitution différente; le caractère donné aux mucilages "solubles dans l'eau froide" est insuffisant, d'ailleurs y a-t-il vraiment solubilité?

Ces remarques s'appliquent naturellement à toutes les analyses d'algues; dans ce domaine il nous faut entrer dans de plus amples détails; seuls ces derniers peuvent nous mettre sur la voie de la nature exacte des éléments mucilagineux des plantes.

Chez les *Rhodophycées* ou *Floridées* la présence des mucilages est habituelle, dans les formes peu nombreuses des eaux douces et dans celles de la mer. Chez les premières, les *Batrachospermum* par exemple sont particulièrement caractérisés par la quantité de mucilage dont les filaments sont entourés.

Parmi les algues marines de ce groupe on rencontre plusieurs espèces d'utilisation fréquente en médecine par leurs mucilages. Rappelons exemplativement: *Gigartina spinosa* Grev., *G. speciosa* Sond., *G. setacea* Lamour., *G. acicularis* (Wulf.) Lamour., *G. mamillosa* (G. et W.) J. Ag., *G. pistillata* Lamour. pouvant fournir du Carrageen ou de l'Agar-Agar; *Sphaerococcus concinnus* Ag., *S. Anthonii* Ag., *S. gelatinosus* Ag., *S. lichenoides* Ag., *Gracilaria confervoides* (L.) Grev., *G. compressa* (Ag.) Grev., *G. lichenoides* (L.) Harv. également utilisés comme Carrageen; *Polysiphonia tapinocarpa* Sur., *P. fragilis* Sur., *P. parasitica* Grev.; des *Nitophyllum*, *Chondrus crispus* (L.) Stackh. (Carrageen) (4), *Ch. canaliculatus* (Ag.) Grev. qui semblent être les plus typiques producteurs du Carrageen avec le *Gigartina mamillosa* (G. et W.) J. Ag.; *Gelidium capillaceum* Kütz., *G. cartilagineum* (L.) Gaill., *G. crinale* J. Ag., *G. corneum* (Huds.) Lamour., *G. Amansii* Lamour. qui fournissent typiquement l'Agar-Agar.

Dans la plupart de ces plantes, les geloses domineraient; elles fermentent: galactose, fructose, arabinose et donneraient par hydrolyse et oxydation de l'acide mucique. Mais comme pour les *Phéophycées* il n'est pas possible de spécifier la présence de diverses substances chimiques dans le mucilage proprement dit.

Quant aux *Cyanophycées*, la plupart des espèces peuvent comme nous l'avons vu être entourées, au moins à certains moments de leur vie, d'une masse gélatineuse, très mucilagineuse. Les *Nostoc* sont à ce point de vue

et de par leur habitat terrestre très caractéristiques; chez les *Rivularia-cées* aquatiques toute la masse cellulaire est entourée par du mucilage. Les *Oscillatoria*, les *Tolypothrix*, etc. sont pourvus de gaines mucilagineuses et si la partie externe paraît rigide, la masse mucilagineuse est sans doute formée par transformation de la partie interne de la membrane initiale, ou sécrétée par les cellules séparées de leur membrane. Et il en est de même pour les *Chroococcacées*, dont les représentants de genres variés sont fréquemment associés aux champignons pour former des lichens.

La constitution des mucilages est comme on en juge par ces quelques exemples très variable chez les algues proprement dites et chez les *Bactériacées*. On aurait démontré dans ces mucilages la présence suivant les cas de: hémicellulose, pectine, substances cellulosiques, donnant par hydrolyse ou oxydation des réactions variables. Il serait intéressant d'établir un tableau des réactions des mucilages vrais extérieurs à la membrane cellulaire et peut-être dérivés d'elle, de ceux partiellement sécrétés et de ceux internes; leurs constituants étant fort probablement différents (2, pp. 269 et suiv.).

Cette courte discussion sur la présence et les caractères des mucilages chez des algues ne permet guère de se faire une idée de leur origine et de leur composition, mais elle suffit pour permettre d'affirmer que sous le nom de "mucilage" on range chez les algues comme chez les autres végétaux des choses de constitutions fort différentes.

Sans approfondir la question importante de la nature chimique des mucilages, nous envisagerons sommairement quelle peut être leur valeur systématique. Peut-il en être tiré un caractère distinctif de genres ou d'espèces? Nous n'oserions nous prononcer sur cette question, mais nous sommes persuadé malgré les avis de L. Guignard, qu'un tel caractère n'est ni supérieur ni même équivalent à d'autres caractères morphologiques.

Certains auteurs ont admis pour des plantes de même groupe comme caractère systématique la présence ou l'absence de mucilage, mais la valeur systématique de celui-ci nous paraît faible, car ce mucilage peut apparaître là où il n'existait pas, sous l'influence de facteurs du milieu afin de mettre par exemple l'organisme à l'abri de certains facteurs, ou de permettre à l'organisme de remplir plus facilement certaines de ses fonctions.

Dans l'étude du mucilage des algues, d'origines indiscutablement différentes, parfois pour une même espèce et suivant les organes et le stade de développement dans divers milieux, ce qui paraît au point de vue de la biologie générale le plus important, ce ne sont pas les mucilages dont les industries et le commerce, tirent ou peuvent tirer parti, et semblent fréquemment dûs à une transformation de la paroi cellulaire, souvent même après la mort de la cellule et sans rapport direct avec son protoplasme en vie, mais les mucilages d'origine protoplasmique naissant dans les cellules encore vivantes, sécrétés par des cellules particulières, ou excrétés par le protoplasme et intervenant dans certains phénomènes biologiques, par exemple lors de reproduction sexuée, lors de la mise en liberté de certains organes destinés eux aussi à reproduire ou à multiplier la plante.

Ceci nous amène à nous poser la question: Quels sont les fonctions des mucilages chez les algues? Sont-elles différentes chez ces organismes de celles qu'ils remplissent ou peuvent remplir chez les autres végétaux?

Si chez les végétaux supérieurs, les mucilages ont à jouer plusieurs rôles, chez les algues très différentes entre elles, la complexité des phénomènes est tout aussi grande.

Les rôles des mucilages chez un grand nombre de végétaux phanérogamiques ont été plus d'une fois esquissés mais il reste malgré tout sur eux beaucoup d'inconnues. Ils paraissent varier, leur présence étant elle-même variable pour toute plante: phanérogame ou cryptogame, suivant les conditions du milieu.

M. Hunger a insisté sur un rôle rempli par les mucilages en particulier dans certains végétaux supérieurs; celui de faciliter les glissements des organes. Il avait en vue des mucilages de jeunes organes, de feuilles jouant un rôle de protection contre les chocs. Mais s'agit-il là de mucilages proprement dits?

Des sécrétions de ce genre, fréquentes chez des phanérogames, capables de protéger des bourgeons contre des facteurs de l'ambiance sont-elles mucilagineuses? Elles paraissent dans certains cas se rapprocher fortement des résines. Un rôle analogue pourrait certes être exercé par certains mucilages d'algues en particulier lors de la libération de zoospores, portions de thalle dans les *Cyanophycées* ou dans certaines algues vertes, de spores durables, etc.

Pourrait naturellement intervenir dans ces cas l'eau du milieu ambiant, sous forme liquide ou de vapeur qui en augmentant le volume, distendrait la paroi cellulaire jusqu'à la briser parfois mettant plus facilement en liberté ces organes.

Ce rôle serait ainsi en rapport avec la propriété des mucilages d'attirer l'eau et de constituer dans certains cas des réserves d'eau pour la vie de la plante. Chez les *Nostoc*, beaucoup d'autres *Cyanophycées* et des *Chlorophycées*, la présence de mucilages permet sans conteste à l'organisme de subir des changements notables dans les conditions de milieu; ils permettent à l'algue de résister à la dessiccation et facilitent les phénomènes de reviviscence.

Le même rôle d'accumulation d'eau doit être dévolu aux tissus mucifères des algues brunes en même temps, sans aucun doute, qu'un rôle de transport de matériaux nutritifs. Ces tissus mucifères jouent ainsi un rôle analogue à celui des tissus laticifères avec lesquels ils ont de nombreuses analogies; mais il y a chez certains tissus mucifères à tenir compte de cellules sécrétrices qui ont sans doute une fonction particulière à remplir et marquent une analogie avec des systèmes résineux.

Si les mucilages fréquents dans des graines, dans des organes souterrains (*Orchidacées*) ont été considérés comme des substances de réserve, ils peuvent fort probablement remplir chez les algues le même rôle.

Ceux qui proviennent des cellules superficielles des graines, d'une partie de la paroi des cellules (Lin, Coing, Cresson) paraissent pouvoir accumuler non seulement de l'eau, mais être très utiles à la plante au moment de la germination. Chez les algues des mucilages de même origine pourraient favoriser la germination des zoospores ou des oospores fécondées, germant fréquemment sur les thalles dans la masse mucilagineuse.

Chez les algues côtières qui se développent sur les brise-lames, les rochers, les murs des ports, des estacades, la présence de mucilages d'ori-

gine superficielle pourrait être importante pour la conservation de la plante et pour son maintien en vie; les mucilages attirent et conservent l'eau pendant la mise à nu de la plante entre deux marées, ces algues même exposées au soleil et au vent violent ne se dessèchent pas totalement et ne meurent pas du moins si elles sont à certains moments recouvertes par l'eau ou mouillées par elle, récupérant facilement l'eau perdue. Les algues de nos côtes fréquemment soumises à des alternatives de sécheresse et d'humidité, montrent malgré ces conditions défavorables une persistance grâce à cette propriété des mucilages, et à la formation d'une forte production de zoospores entourées de mucilages.

Dans certains cas les mucilages internes pourraient constituer des déchets que la plante n'élimine pas mais qui, par leur constitution, pourraient reprendre place dans la circulation après transformation par des réactions chimiques.

Chez les algues, le mucilage et ses constituants ou les substances entraînées, doivent être de grande utilité dans les phénomènes de la multiplication.

Toutes ces questions méritent une étude approfondie.

Dans la série des substances mucilagineuses, celles constituées par la lamelle moyenne ou la couche externe de la membrane, chez des algues filamenteuses (*Zygnema*, *Spirogyra*, *Desmidiacées*), des algues cellulaires (*Gonium*, *Volvox*, *Pleurococcus*, *Schizochlamys*), des Bactéries sont à considérer aussi comme une protection, soit contre des facteurs physiques ou chimiques du milieu, soit contre des parasites.

Les gaines mucilagineuses de certaines de ces algues enferment ou supportent fréquemment un grand nombre de parasites et d'épiphytes: Bactéries, Chlorophycées, Cyanophycées, Diatomées, Champignons, sous forme de spores, de filaments ou de sporanges périphériques.

On a admis, et nous avons eu l'occasion d'insister, que cette zone mucilagineuse donnant asile à des microbes de tous genres, constituait un véritable élément de défense pour l'organisme. MM. Levaditi, Vaisman, et Mlle Krassnoff ont de l'étude d'une bactérie pu conclure: "Il en résulte que la capsule joue réellement le rôle d'une cuirasse protectrice vis-à-vis de la phagocytose", et que: "si les leucocytes ne phagocytent pas les bacilles de Friedländer, virulents et entourés de capsules, ce n'est pas parce que ayant subi l'attaque d'une agressive quelconque élaborée par ces microbes ils auraient perdu leurs propriétés phagocytaires. C'est tout simplement parce que la capsule est véritablement un élément de protection microbienne contre les défenses de l'organisme, défense phagocytaire entre toutes." (14).

Plus d'une fois nous avons eu l'occasion de faire remarquer ailleurs que les algues filamenteuses munies de gaines mucilagineuses pouvaient se trouver partiellement à l'abri de certains parasites en particulier de champignons. Si les spores de ceux-ci germent à la surface de la gaine, ils plongent leurs rhizoïdes-suçoirs dans la masse vers la cellule vivante; ces rhizoïdes peuvent ne pas y parvenir si la gaine est suffisamment épaisse comme cela est fréquemment le cas pour des *Chytridiacées* parasitant sur les *Conjugées*; si elle est moins épaisse lorsque le parasite approche de la paroi de la cellule interne, il laisse souvent le temps au proto-

plasme d'épaissir la membrane cellulaire dans la direction des suçoirs, empêchant ainsi assez fréquemment la pénétration du parasite. La protection de l'algue, véritablement encapsulée, peut ainsi être rendue effective contre des parasites, comme la bactérie encapsulée est protégée contre le phagocyte.

Mais la gaine peut encore être une protection contre des agents physiques, par exemple contre le froid; les algues filamenteuses telles des *Conjugées* protégées par une gaine mucilagineuse résistent au gel; elles peuvent être retirées indemnes d'un bloc de glace, n'adhérant pas à la glace grâce à leur couche mucilagineuse.

Nous avons expérimentalement pu montrer sur le *Pleurococcus nimbatus* que sous l'action de 4 à 6° sous zéro, un flacon d'eau contenant de ces algues se prendra en glace sauf dans le fond où s'accumulent les algues entourées de mucilages; le même fait se reproduit avec des *Desmidiées* (27, p. 340).

Chez les animaux les mucilages peuvent servir également de protection par exemple chez les poissons dont les oeufs fortement entourés de mucilages d'origine parentale semblent, en partie au moins, à l'abri des variations brusques ou importantes de température.

Un autre rôle pourrait encore être rempli dans des cultures. M. Ronse, en milieu nutritif particulier, et sur gélose, après lavage dans de grandes quantités de liquide Jungers stérile, a placé des algues dans des conditions fort différentes de celles qu'elles rencontrent dans leur milieu naturel. Privées par ce procédé probablement de la plus grande partie de leurs sécrétion et excrétion normales et nécessaires, mucilagineuses, ces algues semblent voir leurs fonctions vitales et reproductrices diminuées. Elles pourront les reprendre si on les remet dans des conditions se rapprochant de celles du milieu normal en particulier sous un apport de bactéries qui leur permettront de sécréter ou d'excréter la couche mucilagineuse externe dans laquelle pourront à nouveau s'installer des microbes. Les modalités de ce rôle doivent être réétudiées.

Nous voudrions insister encore sur un autre rôle; celui par lequel les mucilages, les écoulements mucilagineux tels les "Schleimsafte" du Prof. Molisch, comme les gommés, les latex auxquels ils s'apparentent, pourraient servir à cicatrifier des plaies, en s'y desséchant par exemple et en formant une couche protectrice; celle-ci mettrait les cellules sous-jacentes à l'abri et permettrait la reformation des tissus par une sorte de cambium.

Cette action cicatrisante et pour nous aussi probablement désinfectante, pourrait être due à la présence de substances contenues dans la sécrétion cellulaire mucilagineuse. Elle pourrait être le résultat de réactions chimiques, comme l'avait déjà pressenti en 1898, Jean Massart quand il disait: "Nos expériences nous conduisent à admettre que chez les *Phanérogames*, la segmentation cellulaire se fait en réponse à une excitation émise par la surface lésée. La réaction qui s'accomplit en réponse à cette excitation méragogue est caractérisée par la division amitotique de la cellule, et par l'orientation strictement définie des cellules unies. Cette réaction n'est pas sans analogie avec les réactions héliotropiques, chimiotaxiques, etc., qu'accomplissent les organismes végétaux en présence d'autres excitants externes, réactions qui consistent essentiellement dans l'orientation des

organes excités." Ces mots s'appliquent naturellement aux algues à tissus complexes aussi bien qu'aux phanérogames, sans pouvoir naturellement expliquer les phénomènes de cicatrisation chez les algues filamenteuses ou unicellulaires (30) et dans ces substances excitantes et cicatrisantes doivent sans doute se ranger les ferments et les vitamines dont la présence est déjà signalée dans plusieurs algues (17; 18).

Comme on le voit par ce rapide aperçu la question "mucilage" n'est pas chez les algues mieux résolue que chez les autres végétaux, la présence de mucilage elle-même est parfois mise en doute, il est d'ailleurs, faut-il insister, bien difficile d'établir une démarcation morphologique ou chimique nette entre les mucilages formés dans le suc cellulaire proprement dit, celui d'excrétion protoplasmique et ceux nés de la transformation de l'une ou l'autre partie des membranes cellulaires, ces derniers ayant somme toute une origine protoplasmique, et le suc cellulaire et le protoplasme eux-mêmes qui peuvent de par leur définition présenter des caractères mucilagineux.

Chez les algues les rôles à jouer par les mucilages vrais nous paraissent donc assez nombreux et sans émettre sur cette question de conclusions définitives, impossibles à tirer dans l'état actuel de nos connaissances, il faut accepter qu'il existe chez les algues comme chez toutes les plantes des substances mucilagineuses d'origine diverses; elles pourraient peut-être se ranger dans les catégories suivantes d'après les origines et les buts principaux qu'elles ont à remplir:

Origine protoplasmique:

1. — Matières conservées dans les cellules ou se concentrant dans un tissu sécréteur spécialisé, rappelant les systèmes laticifères. Mucilages ayant des fonctions physiologiques: accumulation d'eau ou de réserves, transport de matériaux utilisables par la plante.
2. — Matières excrétées en des points particuliers ou par toute la surface sous forme de substances entourant l'algue et se dissolvant ou du moins se gonflant dans l'eau, assimilables par l'algue, d'autres végétaux, des animaux ou protégeant la plante ou certains de ses organes contre des agents extérieurs.

Origine membraneuse:

1. — Partie externe des membranes se gélifiant et disparaissant petit à petit dans le milieu ambiant.
2. — Lamelle moyenne des membranes cellulaires se gélifiant; mucilage limité vers l'intérieur par la paroi cellulaire, cellulosique ou pectosique, souvent limitée vers l'extérieur par une paroi non gélifiée persistant dans le liquide ou entrant petit à petit en solution.
3. — Lamelle moyenne entre deux cellules se gélifiant et facilitant la séparation des cellules et leur isolement suivant des conditions particulières.
4. — Lamelle interne de la membrane cellulaire se gonflant vers l'intérieur des cellules peut-être par l'apport d'eau ou de matières excrétées par le protoplasme et diminuant ainsi la cavité cellulaire; ces cellules constituent souvent alors un tissu particulier, dont la gélification ne se fait que lors de la destruction d'une partie du tissu.

A ces formes de mucilages d'origine morphologique et physiologique différentes, correspondent sans nul doute des constitutions chimiques différentes variant peut-être d'après le milieu et l'espèce, mais variables même dans l'espèce; ces distinctions chimiques pourraient peut-être aider à définir

des groupements de ces substances confondues sous une dénomination qui devra, sans doute, être mieux spécifiée.

En tous cas la seule conclusion générale que l'on peut garantir est que sous le nom de "mucilages" on comprend chez les algues, comme chez les autres végétaux, des substances d'origines distinctes, dont les constitutions chimiques et les fonctions varient suivant les organismes et leurs conditions de vie.

Bibliographie.

1. BELJERINCK, W., Fäden d. Papilionaceëknollen — Centralbl. bact. XV, 1894, 778.
2. BORESCH, Membranstoffe der Algen in KLEIN, Handb. Pflanzenanalyse III, 1, 2, 1932.
3. BOTTEMA, J. K., Het Kapselpolysaccharide van Klebsiella pneumoniae type C. 's Gravenhage 1940.
4. DEQUEKER, Pharmacogn. commentaar op de Belg. Pharmacopee IV en haar eerste bijvoegsel Afl. II, 1941, 170.
5. Dertigste Jaarverslag, Kon. Vereen. Koloniaal Inst. Amsterdam, 1940, 62—63.
6. FLUCKIGER et HAMBURY, Schweiz. Wochenschrift f. Pharmacie, 1868, 85.
7. GUBOUR et PLANCH, Hist. Nat. drogues simples t. II, 1876, 32.
8. GUEGNARD, L., Observ. sur l'appareil mucifère des Laminariacées — Ann. Sc. nat. sér. 7, Bot. t. XV, 1892, 1—46.
9. GUILLAUMIN, A. et P. WEIL, Teneur en composés mucopectiques de quelques plantes mucilagineuses — Rev. de Phytothérapie 2me année no. 10, mai, 1938, 171—173.
10. GOMEZ DA CRUZ, J. P. et O. A. CORTE, — Rev. da Fl. medicinal, ano VI, no. 11, 1940, 696—700.
11. HARTWICH, Ueber den Schleim der Salepknollen — Arch. der d. Pharm. CCXXVII, 1890, 563.
12. KLEBS, G., Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten — Unters. Bot. Inst. Tübingen II, 2, 1888.
13. KLEBS, G., Zur Chemie der Zellhaut der Cyanophyceen — Sitzungsber. d. K. Akad. Wien I, 124, 1915, 529—545.
14. LEVADITI, C., A. VAISMAN et D. KRASNOFF, Mécanisme de l'activité chimiothérapique de certains dérivés aromatiques sulfurés dans l'infection provoquée par le bacille de Friedländer — Bull. Acad. Méd. Paris, sér. 3 t. 121 no. 20, mai, 1939, 747—750.
15. MANGEN, L., Recherches anatomiques sur la distribution des composés pectiques chez les végétaux — Bull. Soc. Bot. France XLI, 1894, 307—310.
16. MARTENS, P., La locomotion des Diatomées — La Cellule t. XLVIII, 3, 1940, 277—306.
17. MASSART, J., La cicatrisation chez les végétaux — Mém. Acad. roy. Belgique t. LVII, 1898, 62.
18. —, — Rev. Univ. Bruxelles t. III, juill., 1898, 29.
19. MEYER, A., Die Knollen der einheimischen Orchideen — Arch. der d. Pharm. CCXXIV, 1886, 325.
20. —, Ueber Chlamydosporen und über sich mit Jod blau färbende Zellmembranen bei den Bacterien — D. Bot. Gesellsch. XIX, 1901, 428—432.
21. NADELMANN, H., Ueber die Schleimendosperme der Leguminosen — Jahrb. f. Wiss. Bot. XXI, 1890, 609—691.
22. RONSE, M., Au sujet de la culture pure de certaines algues unicellulaires — C. B. Soc. de Biol. Paris t. CXXXI, No. 19, 1939, 823—825.
23. TUNMANN et ROSENTHALER, Pflanzenmic. ed. II, 1931.
24. TURNER, B., Die chemische Zusammensetzung in Oscillaria prolifica — Journ. of the Amer. Chem. Soc. 38, 1916, 1402—1407.
25. WATTIEZ et STERNON, Eléments de chimie végétale, Paris 1935, 344.

26. WILDEMAN, É. DE, Observations algologiques — Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique t. XXIX, 1891, 124.
27. —, Note sur le genre *Pleurococcus* Menegh. et sur une espèce nouvelle *Pleurococcus nimbatus* nob. — Bull. Herb. Boissier t. I, 1893, 337—343.
28. —, A propos du *Pleurococcus nimbatus* De Wild. — Bull. Herb. Boissier t. II, 1894, 387.
29. —, Encore le *Pleurococcus nimbatus* De Wild. — Bull. Herb. Boissier t. V, 1897, 532.
30. —, Sur la réparation chez quelques algues — Mém. Acad. roy. Belgique t. LVIII, 1899.
31. —, Productions défensives et nutritives chez les algues — Bull. Cl. Sc. Acad. Belgique 5me sér. t. XXV, 1939, 508—512.
32. WILLE, M., Beiträge z. phys. anat. Laminariaceen. Christiania 1897.
33. —, Ueber die Wanderung der anorganischen Nährstoffe bei den Laminariaceen — Festschrift f. SCHWENDENER, 321—340.
34. ZETSCHE, M., in KLEIN, Handb. d. Pflanzenanalyse III, 1, 2, 1932, 264.