

Zeitschrift:	Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber:	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band:	79 (1988-1989)
Heft:	3
Artikel:	Architecture de l'ornementation cellulaire et cytologie de l'algue verte Desmatoxylum indutum (Chlorococcales)
Autor:	Reymond, Olivier L.
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-279232

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 16.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Architecture de l'ornementation cellulaire et cytologie de l'algue verte *Desmatoactum indutum* (Chlorococcales)

PAR

OLIVIER L. REYMOND^{1,2}

Résumé. - REYMOND O. L., 1989. Architecture de l'ornementation cellulaire et cytologie de l'algue verte *Desmatoactum indutum* (Chlorococcales). *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 79.3: 171-184.

Des dessins au trait accompagnés de micrographies électroniques illustrent l'architecture des deux cônes formés chacun de neufs replis, qui forment l'ornementation cellulaire caractéristique de *Desmatoactum indutum*. Des particularités au niveau ultrastructural, comme le pyrenoïde traversé de thylacoïdes ou le phycoplaste caractéristique de l'anaphase, sont également documentées à l'aide du microscope électronique à transmission (MET). Cette étude, réalisée à l'aide de matériel peu abondant de provenance naturelle, complète deux études précédentes (REYMOND 1981, REYMOND et KOUWETS 1984).

Summary. - REYMOND O. L., 1989. Architecture of the cell covering and cytology of the green alga *Desmatoactum indutum* (Chlorococcales). *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 79.3: 171-184.

Line drawings supported by electron micrographs (TEM) document the architecture of the two cones (each divided in nine ridges) which form the typical cell ornamentation. Internal ultrastructural features like the pyrenoid or the phycoplast are likewise documented. This study was undertaken with nature-collected sparse material only. It brings some new data and forms a worthy illustrated complement to the previous papers of REYMOND (1981) and REYMOND et KOUWETS (1984).

Key words: ultrastructure, taxonomy, cell wall, pyrenoid, phycoplast, Chlorophyceae, Chlorococcales, Trebaliaceae, *Desmatoactum*.

¹ Centre de conservation de la faune. Ch. du Marquisat 1, CH-1025 St. Sulpice, Suisse (Switzerland).

² Université de Genève, Département de Biologie végétale, Microbiologie générale. Place de l'Université 3, CH-1211 Genève 4, Suisse.

1. INTRODUCTION

Desmatoxylum indutum (GEITLER) PASCHER (1930) est une algue unicellulaire planctonique caractérisée au microscope optique par un corps cellulaire ovoïde ornémenté de deux cônes translucides et opposés par leurs bases (fig. 1, 6).

Une première étude de cet organisme au microscope électronique à transmission (REYMOND 1981), montre que chacun des cônes ornementaux est formé de 9 replis. Ces replis ne sont pas continus d'une extrémité à l'autre des deux cônes. Ils sont décalés de 20° au niveau de l'équateur cellulaire par la rotation d'un cône par rapport à l'autre. La présence d'un pyrénoïde traversé de thylacoïdes ainsi que l'observation d'un phycoplaste lors de l'anaphase constituent également des caractéristiques intéressantes sur le plan taxonomique. Ces caractéristiques permettent alors de distinguer nettement *D. indutum* des représentants du genre *Trebularia* BERNARD (1908). Ces résultats, ainsi que ceux obtenus sur *Desmatoxylum bipyramidatum* (CHODAT) PASCHER (1930), *D. delicatissimum* KORSHIKOV (1953) et *D. spryii* NICHOLLS *et al.* (1981) par les mêmes techniques, sont ultérieurement rapportés par REYMOND et KOUWETS (1984) dans un article de synthèse sur le genre *Desmatoxylum* WEST et WEST (1902).

Le but de la présente étude est avant tout d'illustrer et de compléter les caractéristiques morphologiques d'un organisme encore mal connu et non cultivé.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Une partie du matériel étudié provient du jardin botanique de Lausanne (REYMOND 1981). Une autre partie du matériel, récoltée par HEGEWALD (1976) au jardin botanique de Montego Bay à la Jamaïque, a été fixée au formaldéhyde et certaines structures cellulaires ne sont pas restées intactes pour le microscope électronique à transmission (MET). Ce dernier matériel, bien qu'imparfait, nous a permis de confirmer et de mieux interpréter certains résultats obtenus avec le matériel suisse.

La préparation des algues pour le MET a été décrite par REYMOND (1981) et REYMOND et PICKETT-HEAPS (1983). Contrairement à l'étude d'organismes cultivés, le matériel naturel utilisé pour cette étude est relativement rare, et chaque cellule doit être recherchée individuellement au microscope à contraste de phase, sélectionnée, positionnée, et coupée. En conséquence, pour des raisons de temps, et devant la régularité des résultats obtenus, ce sont les nombreuses coupes séries de dix cellules seulement qui ont été observées en sections longitudinales ou transversales à l'aide du MET (sept cellules venant de Suisse, et trois venant de la Jamaïque).

3. RÉSULTATS

3.1. L'enveloppe cellulaire

Le protoplaste est entouré d'une paroi cellulaire. Cette paroi est entourée par deux cônes opposés par leurs bases et ne se touchant généralement pas. La

morphologie détaillée de ces deux cônes, ainsi que la position de l'un par rapport à l'autre constituent deux caractéristiques essentielles de l'algue (fig. 1-7). Les cônes ne sont pas lisses, mais subdivisés en 9 replis formés d'arêtes que séparent 9 sillons (fig. 1-3). L'angle séparant deux arêtes ou deux sillons d'un même cône est donc de 40° ($=360/9$). L'observations des coupes longitudinales montrent que les arêtes d'un des cônes sont en regard des sillons de l'autre cône (fig. 1, 2, 3, 13). Cela signifie que l'on observe une rotation de 20° dans le positionnement d'un cône par rapport à l'autre (fig. 1, 2, 4, 5, 6). Ce détail jusqu'à présent négligé dans les publications basées sur la microscopie optique peut cependant être observé au moyen du contraste de phase à fort grossissement (fig. 7).

La section transversale des cônes montre des formes différentes suivant le niveau considéré. Au niveau du corps cellulaire les formes sont arrondies (Fig 3, GG', FF', EE') mais deviennent très rapidement anguleuses si l'on s'en éloigne (Fig 3, DD', CC', BB', AA').

Un voile, généralement peu dense aux électrons, et ne possédant pas de structure ou de maille définie, recouvre partiellement et réunit les deux cônes. Une coupe transversale théorique réalisée exactement à l'équateur de la cellule (fig. 3, HH') ne passe que par la paroi cellulaire et le voile, et ne touche pas les cônes. Ce voile, visible sur les coupes transversales (fig. 3, 6, 8-11) ou longitudinales (fig. 1, 2 4, 5, 20) ne s'étend pas au delà d'une certaine distance (fig. 4, 12). Les différentes sections montrent que la coupe transversale de ce voile est un polygone de neuf côtés. Cependant, en raison de la rotation de 20° d'un cône par rapport à l'autre, la section transversale du voile à l'équateur de la cellule (fig. 2, HH') est en fait un polygone de dix-huit côtés (9+9) et non le cercle parfait qui est représenté pour des raisons de commodité. Tous les dessins au trait (fig. 1-6) ont comme base de travail un cercle divisé exactement en 9 secteurs de 40° . Cependant le matériel ne montre pas toujours une telle exactitude, et de très légères différences angulaires peuvent être observées, sans toutefois infirmer les schémas.

Du point de vue de leur structure, les replis des cônes sont formés de deux réseaux de fibrilles dont les mailles forment des losanges. Ce type de réseau est particulièrement visible sur les coupes tangentielles aux arêtes (fig. 14).

Entre le fond d'un sillon et le voile tendu entre deux arêtes existe un espace ouvert au milieu extérieur. Pour des raisons non encore déterminées, cet espace est souvent colonisé par des bactéries (fig. 15).

La formation ainsi que le rattachement des cônes à la paroi cellulaire est peu clair. On peut tout de même observer que la base de chacun des cônes se replie sur elle-même (fig. 16). Ce repli semble se prolonger en une demi sphère ou calotte plaquée sur la paroi cellulaire proprement dite. Ce détail nous amène à penser qu'avant d'être formé, chaque cône pourrait être composé d'une enveloppe à deux feuillets appliquée contre la paroi cellulaire. La formation d'un cône correspondrait ainsi à la séparation des deux feuillets, l'un restant appliqué contre la paroi cellulaire, et l'autre, grâce à son réseau de mailles extensibles en losange (fig. 13) prendrait la forme en épine que nous lui connaissons. Quelques trabécules, vestiges hypothétiques de la séparation des feuillets, sont encore visibles (fig. 16). Nous ne connaissons pas encore la structure et la position du voile avant la formation des épines. Il est possible qu'il soit presque entièrement enveloppant chez la jeune cellule, puis se fasse

étirer sur une distance limitée (fig. 4) et percer lors de l'allongement des cônes. Le manque de contraste et de structure que l'on remarque souvent sur le voile pourrait provenir de sa nature mucilagineuse ou de sa gélification après son extension.

3.2. Cytologie interne

REYMOND (1981) avait par un dessin montré l'aspect général d'une cellule végétative. Les coupes obtenues depuis lors ont confirmé cette cytologie dont les principaux caractères sont: un noyau légèrement décentré et invaginé par un appareil de Golgi et deux centrioles, un chloroplaste pariétal avec de nombreux grains d'amidon, ainsi qu'un pyrénoïde intraplastidial entouré de deux coques d'amidon et traversé par des thylacoïdes (fig. 17, 18).

Quelques phases de la reproduction ont été observées. L'anaphase montre la présence de deux noyaux très rapprochés (fig. 19, 20) entre lesquels se placent des centrioles et des microtubules, typiques de la morphologie du phycoplaste de la plupart des Chlorophyceae (par opposition aux Ulvophyceae ou aux Charophyceae, SLUIMAN, 1985). Le chloroplaste ainsi que le pyrénoïde se sont également divisé et placés à chaque extrémité de la cellule, laissant au centre d'importantes vacuoles (fig. 21).

4. DISCUSSION

Sur le plan pratique, la technique utilisée d'enrobage à plat des cellules pour la microscopie électronique, permet de sélectionner et de travailler avec du matériel peu abondant et très petit ($>10 \mu\text{m}$) du phytoplancton, lorsque des cultures ne sont pas disponibles. Cependant, cette technique d'enrobage ainsi que les manipulations qui suivent sont longues et délicates, et ne permettent pas d'observer beaucoup de cellules au microscope électronique. Ceci peut rendre les résultats plus critiquables qu'avec des techniques utilisant en grande quantité des cellules cultivées en laboratoire.

Du point de vue de la cytologie générale, les éléments présentés ci-dessus illustrent les conclusions de REYMOND (1981) et de REYMOND et KOUWETS (1984).

Certains points méritent cependant une discussion. GEITLER (1924) décrit chez *D. indutum* la division cellulaire, la formation de zoospores, ainsi que leur libération. La formation des cônes reste cependant un élément mal expliqué, car peu observable: «*Einzelheiten lassen sich wegen der Zartheit des Objektes nicht erkennen*». GEITLER mentionne qu'ils apparaissent conjointement après l'allongement cellulaire et la formation de la paroi. La microscopie électronique ne nous a pas encore permis d'en savoir beaucoup plus, sinon que cette formation n'est certainement pas comparable aux observations de REYMOND (1985) chez *Treubaria* (Treubariaceae). Chez ce dernier genre, contrairement à *Desmatoxylum indutum*, les cônes et la paroi cellulaire sont presque identiques de par leur structure et indissociables l'un de l'autre.

La division des cônes en replis composés d'arête et de sillons est véritablement une caractéristique du genre *Desmatoxylum*. Cependant ce caractère s'exprime d'une façon fort différente d'une espèce à l'autre.

Le nombre (9) ainsi que la forme des replis sont vraisemblablement des caractères propres à *D. indutum*, ils sont différents chez d'autres espèces comme *D. bipyramidatum*, *D. delicatissimum* ou *D. spryii*, (REYMOND et KOUWETS 1984).

Cette division des cônes en 9 replis fait penser à la structure des flagelles où nous trouvons également une symétrie d'ordre 9. Une relation éventuelle entre ces deux éléments, au moment de la morphogenèse, est non seulement pas démontrable avec notre matériel si peu abondant, mais elle est de plus très improbable étant donné les autres nombres (différents de 9) que l'on trouve chez les espèces proches de *D. indutum* (REYMOND et KOUWETS 1984).

Les publications de microscopie optique mentionnant la disposition ou le nombre des sillons chez *D. indutum* doivent être considérées avec réserve (PASCHER 1930, ETTL 1968, HORTOBAGYI 1962, BOURRELLY et COUTÉ 1978), car à aucun moment il n'y est fait allusion au chiffre 9 ou au décalage des replis, soit dans la description, soit dans l'iconographie. Il faut noter que GEITLER (1924), dans sa description originale de l'organisme, montre des cellules dont les cônes sont lisses. Il ne cite à aucun moment le nombre de sillons, ces derniers (vraisemblablement au nombre de 10) sont représentés sur une seule figure, celle d'une cellule considérée comme anormale.

5. REMERCIEMENTS

La générosité du Professeur B. DROZ et l'assistance technique de M. P.-A. MILLIQUET de Lausanne ont permis la réalisation des planches photographiques. L'auteur remercie E. HEGEWALD de Jülich (RFA) pour le matériel de la Jamaïque aimablement mis à disposition. Il remercie également Messieurs, C. LANG, B. BÜTTIKER, et A. CHANSON de Lausanne, ainsi que H.R. PREISIG de Zürich pour l'examen critique du manuscrit.

6. RÉFÉRENCES

- BOURRELLY P. et COUTÉ A., 1978. Algues d'eau douce rares ou nouvelles pour la flore française. *Rev. Algol. (N.S.)* 13: 295-307.
- BERNARD CH., 1908. Protococcacées et Desmidiées d'eau douce, récoltées à Java. Dép. Agric. aux Indes Néerlandaises, Batavia. 230 p.
- ETTL H., 1968. Ein Beitrag zur Kenntniss der Algenflora Tirols. *Ber. Naturwiss.-Med. Ver. Innsbruck* 56: 177-354.
- GEITLER L., 1924. Über *Acantosphaera zachariasi* und *Calyptobactron indutum* nov. gen. et n. sp., zwei planktonische Protococcaceen. *Öst. Bot. Z.* 73: 247-261.
- HEGEWALD E., 1976. A Contribution to the algal flora of Jamaïca. *Nova Hedwigia* 28: 45-69.
- HORTOBAGYI T., 1962. Algen aus den Fischteichen von Buzsák. IV. *Nova Hedwigia* 4: 21-53.
- KORSHIKOV O. A., 1953. Pidklas Protokokovi (Protococcineae) Vakuol'ni (Vacuolales) ta Protokokovi (Protococcales). Viznacnik prisnovodnih vodorostejukrains'koi RSR. 5. Vidav. Akad. Nauk R.S.R., Kiev, 449 p.
- NICHOLLS K.H., NAKAMOTO L. et HEINTSCH L., 1981. *Desmtractum spryii* sp. nov., a new member of the Chlorococcales and comments on related species. *Phycologia* 20: 138-141.
- PASCHER A., 1930. Ein grüner *Sphagnum*-Epiphyt und seine Beziehung zu freilebenden Verwandten (*Desmtractum*, *Calyptrobactron*, *Bernardinella*). (Der

- "Beiträge zur Morphologie und Biologie epiphytischer Algen". I. Teil). *Arch. Protistenk.* 69: 637 - 658.
- REYMOND O. L., 1981. Contribution à l'étude de *Desmatoxylum* West et West (Chlorophyceae, Chlorococcales) au microscope électronique à transmission. *Arch. Sc. Genève* 34: 259-263.
- REYMOND O. L., 1985. Fine structure and spine formation in *Treubaria* (Chlorococcales): a synthesis and new results. *Cryptogamie: Algologie* 6: 109-124.
- REYMOND O. L. et KOUWETS F. A. C., 1984. Taxonomical and Ultrastructural survey of the Genus *Desmatoxylum* West et West (Chlorococcales). In: Systematics of the Green Algae (ed. by D.E.G. Irvine et D.M. John) pp. 379-389. Systematics associations Special Vol. 27. Academic Press, London and Orlando.
- REYMOND O. L. et PICKETT-HEAPS J. D., 1983. A routine flat embedding method for electron microscopy of microorganisms allowing selection and precisely orientated sectioning of single cells by light microscopy. *Journal of Microscopy* 130: 79-84.
- SLUIMAN H.J., 1985. Comparative studies on the ultrastructure, phylogeny and classification of green algae. Thèse de Doctorat., Vrije Universiteit te Amsterdam, 155 p.
- WEST W. et WEST G.S., 1902. A contribution to the fresh-water algae of Ceylon. *Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2, 6*: 123-215.

Manuscrit reçu le 18 avril 1989

LÉGENDE DES FIGURES

Figures 1 à 6. - Architecture de l'enveloppe cellulaire de *Desmatoxylum indutum*, obtenues à l'aide des coupes séries de plusieurs cellules.

Figure 1. - Vue générale et schématisée d'une cellule. La cytologie du protoplaste n'est pas représentée. Les lettres (AA', BB', CC', DD', EE', FF', GG', HH') indiquent les différents niveaux où les coupes transversales du cône supérieur sont représentées aux fig. 3, 8 -12.

Figure 2. - Détail de la fig. 1. La paroi cellulaire de forme ovoïde (PC) est entourée de deux cônes opposés par leur base. Ces deux cônes comportent chacun 9 arêtes séparées par neuf sillons. Cinq sillons seulement sont représentés (a,b,c,d,e) sur cette figure, les quatre autres, par leur position géométrique (cf. fig. 3 GG') se confondent avec les précédents. Le cône inférieur, de forme identique au supérieur, est déplacé de 20° par rapport à celui-ci. Les lignes représentant la limite extérieure des cônes sont désignées par (f) et (g) (cette limite est également indiquée par (f) et (g) sur la fig. 3 GG'). Un voile (V) recouvre et unit les deux cônes.

Figure 3. - Sections transversales à différents niveaux d'un cône. Ces différents niveaux sont représentés aux fig. 1 et 2. Pour des raisons de taille du dessin, un diamètre presque identique a été donné à toutes les sections. Les lettres (f) et (g) de la section GG' indiquent les limites extérieures du cône (cf. fig. 2). Les sillons du cône ne sont en contact avec la paroi cellulaire (PC) qu'au niveau de la section GG'. Le voile (V) qui recouvre les arêtes des deux cônes ne s'étend pas beaucoup plus loin que la section CC', les sections BB' et AA' en sont dépourvues.

Figure 4. - Section longitudinale médiane de la cellule représentée à la fig. 1. L'extrémité du voile (EV) n'atteint pas la moitié de la longueur d'un cône. Les lettres AA', BB', CC', indiquent les endroits où ont été réalisées 3 coupes transversales de cette section. Ces coupes réalisées de façon schématique, sont représentées par des rectangles très minces AA', BB', et CC', à la fig. 6.

Figure 5. - Détail de la fig. 4. Sur le côté supérieur droit du dessin, la coupe passe par le sommet d'une arrête (SA), alors que sur le côté supérieur gauche, la coupe passe le long d'un sillon (S) et par le voile (V) tendu entre deux sommets d'arrêtes. La moitié inférieure de la coupe est inversée par rapport à la partie supérieure. La paroi cellulaire entourant le protoplaste est indiquée par (PC).

Figure 6. - Les rectangles étroits limités par les lettres AA', BB', et CC' correspondent aux coupes imaginaire que l'on pourrait réaliser aux endroits AA', BB', CC' des fig. 4 et 5. Ces dessins peuvent aider à comprendre pourquoi dans les fig. 4 et 5, aux niveaux AA' et CC', la section passe obligatoirement par le sommet d'une arrête, par un sillon et par le voile. Au niveau BB', la coupe ne touche que la paroi cellulaire (PC) et le voile (V).

Figure 7. - *D. indutum*. Observation au contraste de phase. Le protoplaste de forme ovoïde est entouré de deux cônes opposés par leurs bases. On remarque que les lignes longitudinales ornant l'un des cônes ne sont pas en regard des lignes de l'autre cône (flèches).

Figures 8 à 12. - Coupes transversales des cônes observés au microscope électronique à transmission. Ces cinq micrographies illustrent respectivement les régions des cônes marquées par GG', EE', DD', CC' et BB' de la fig. 1. Le protoplaste est visible sur les fig. 8 et 9. Le voile (V) est visible sur les fig. 8 à 11; il est absent de la fig. 12.

Figure 13. - Section longitudinale passant par deux cônes et effleurant la paroi cellulaire (PC). Les sillons des deux cônes (flèches) ne sont pas en regard l'un de l'autre, mais sont intercalés (voir également les fig. 1, 2).

Figure 14. - Section tangentielle à un cône. On observe une structure formée de fibres entrecroisées formant des losanges.

Figure 15. - Bactérie fixée entre le voile (V) et le repli d'un cône.

Figure 16. - Section longitudinale. La base des cônes se replie sur elle-même (flèches) et semble se poursuivre en une enveloppe entourant la paroi cellulaire. La distinction entre cette enveloppe et la paroi cellulaire est peu claire. Des processus rayonnent de l'enveloppe vers les cônes (têtes de flèches). Le cytoplasme, mal fixé, ne montre aucun détail caractéristique.

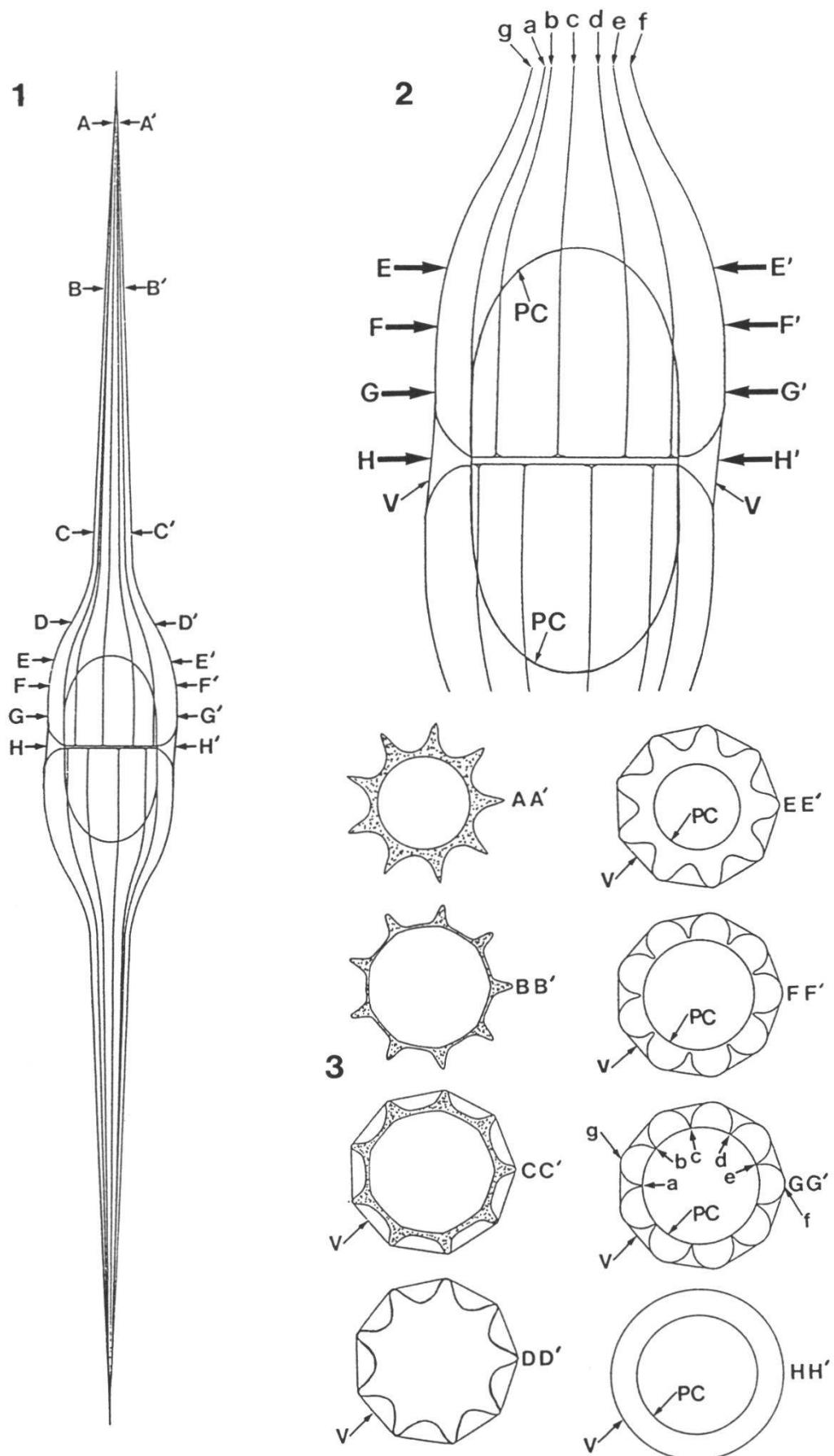
Figure 17. - Cytologie générale d'une cellule végétative. On reconnaît le noyau (N), le Golgi (G), des mitochondries (M), des vacuoles (Va), et le chloroplaste (C) contenant des grains d'amidon (A) ainsi que le pyrénoïde (P) traversé par des thylacoïdes.

Figure 18. - Même cellule qu'à la fig. 17; section réalisée à un autre niveau. Le noyau (N) comporte une invagination dans laquelle sont placés deux centriole (un seul est visible ici, formé de triplets de microtubules) d'où rayonnent quelques microtubules (flèches).

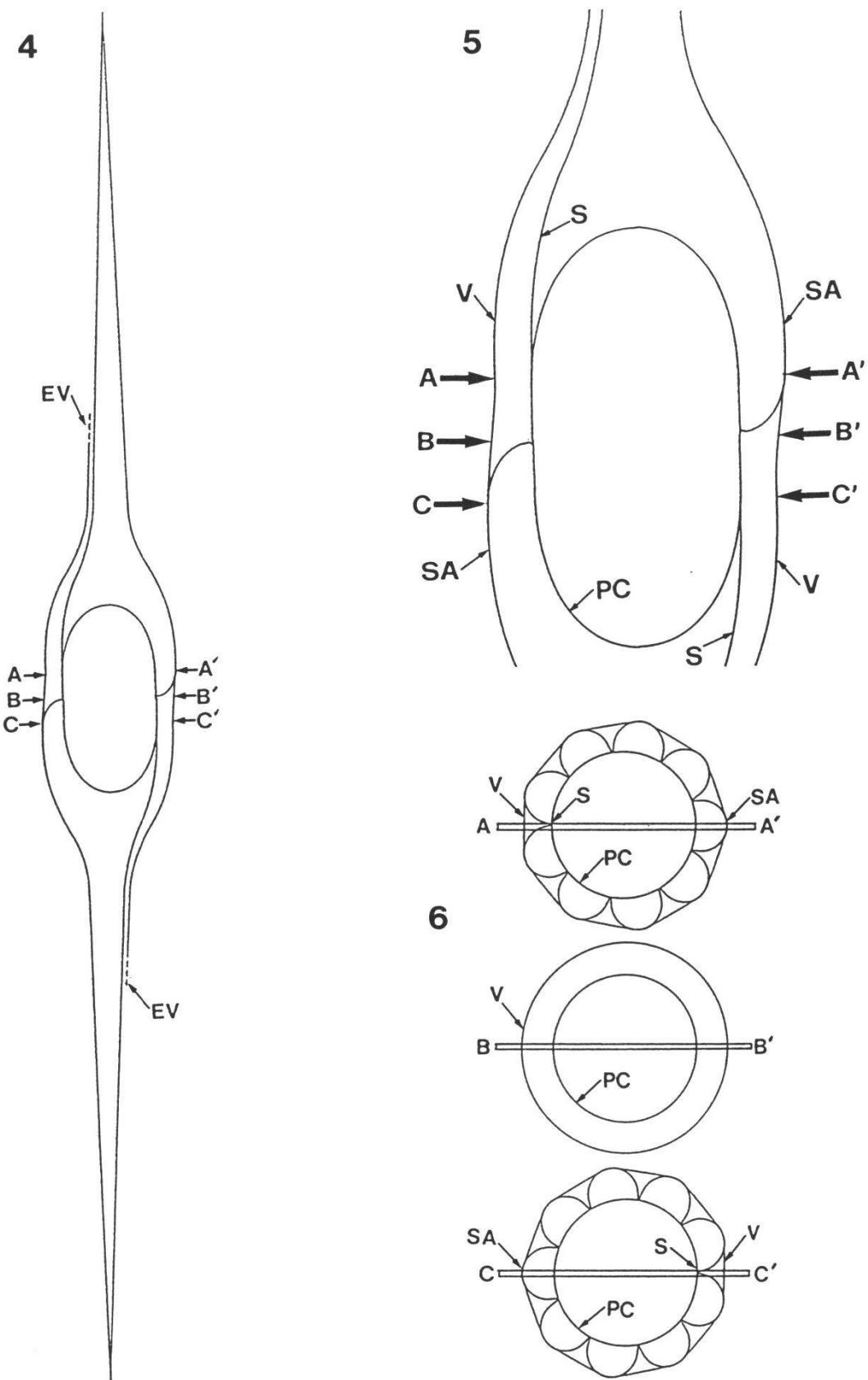
Figure 19. - Anaphase. Entre les deux noyaux (N) se sont regroupés des centrioles (flèches). Voir également la fig. 20.

Figure 20. - Anaphase. Vue générale. Les noyaux (N), très rapprochés l'un de l'autre sont séparés par des centrioles (flèche) associés à un réseau de microtubules (non visible ici) formant le phycoplaste. Le voile (V) relie les deux cônes.

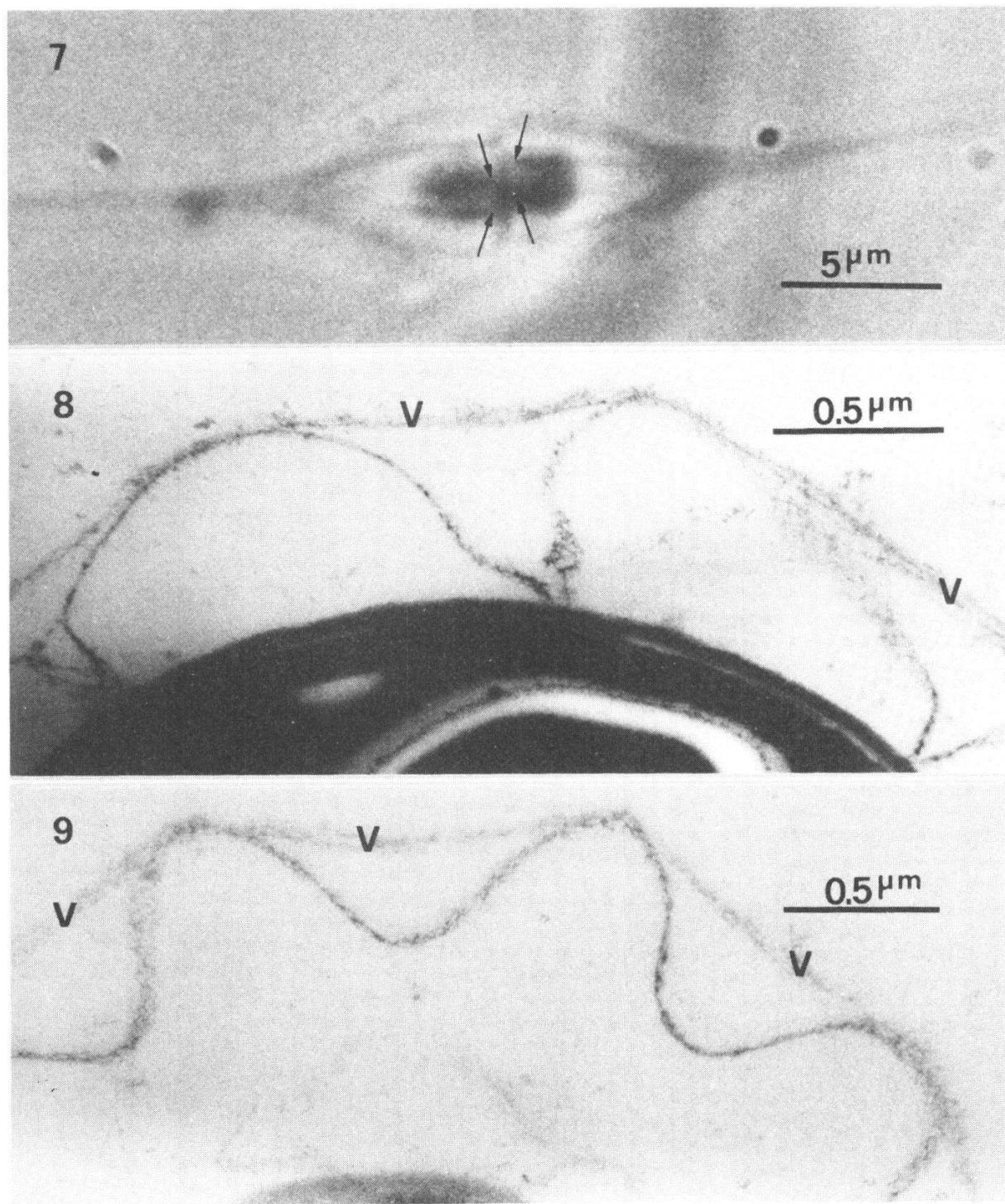
Figure 21. - Anaphase. Chacun des chloroplastes possède son propre pyrénoïde (P). Des vacuoles occupent l'espace central. Les deux noyaux ne sont pas visibles au niveau de cette coupe



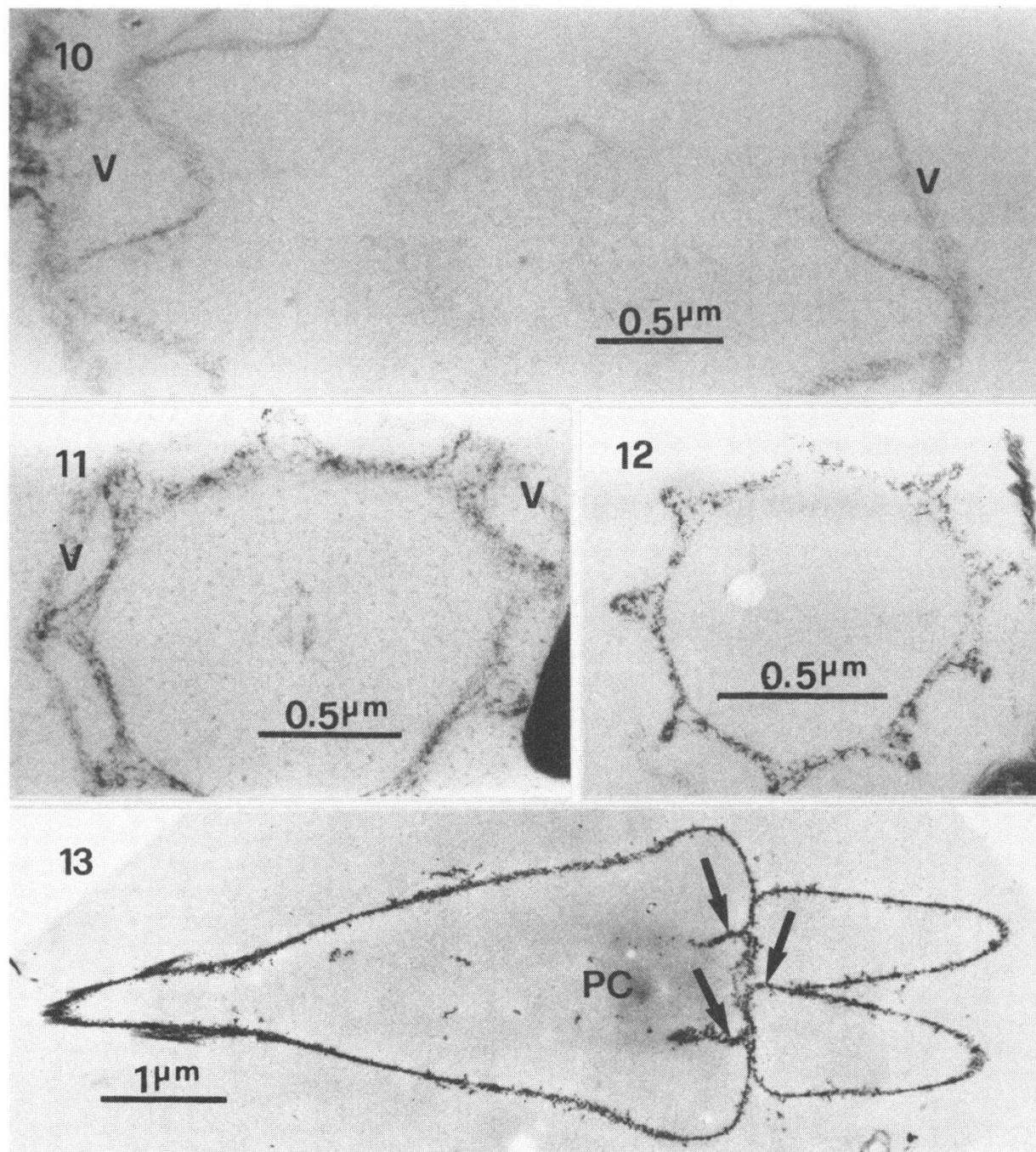
Figures 1 à 3. Légendes p. 176



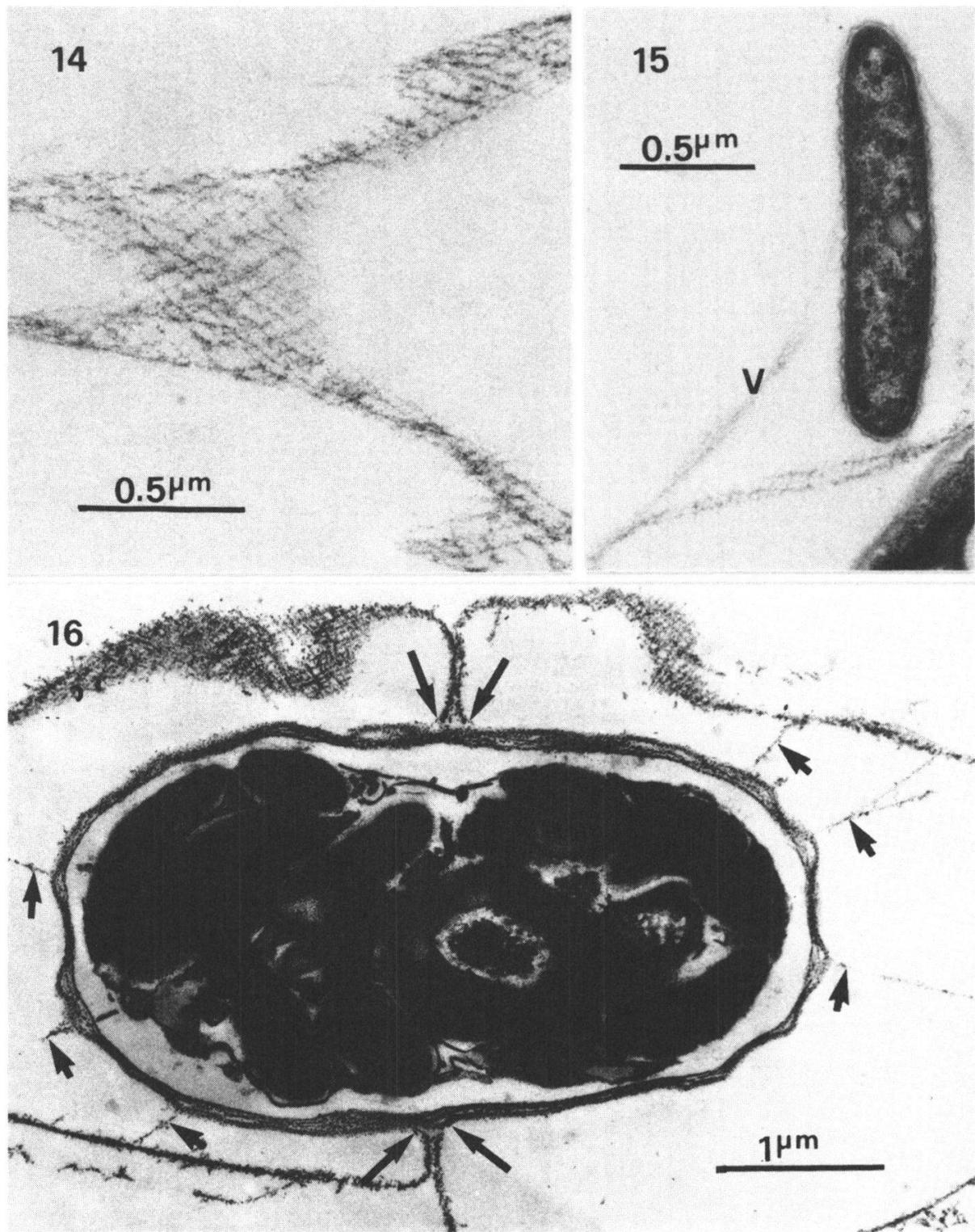
Figures 4 à 6. Légendes p. 177



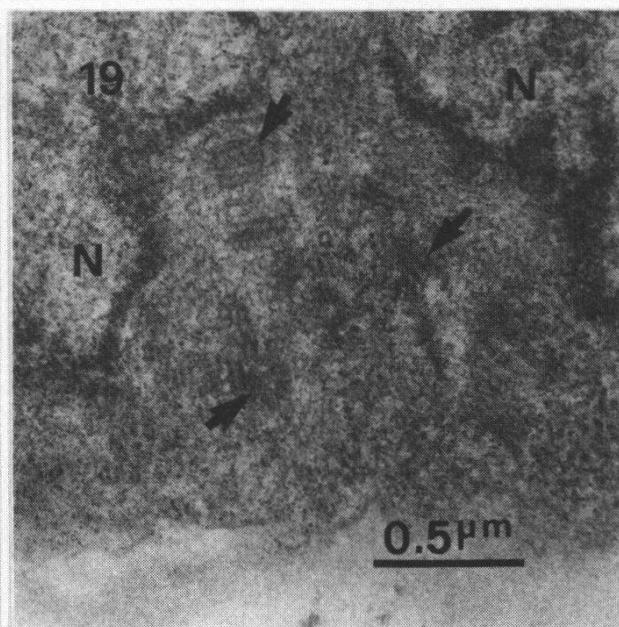
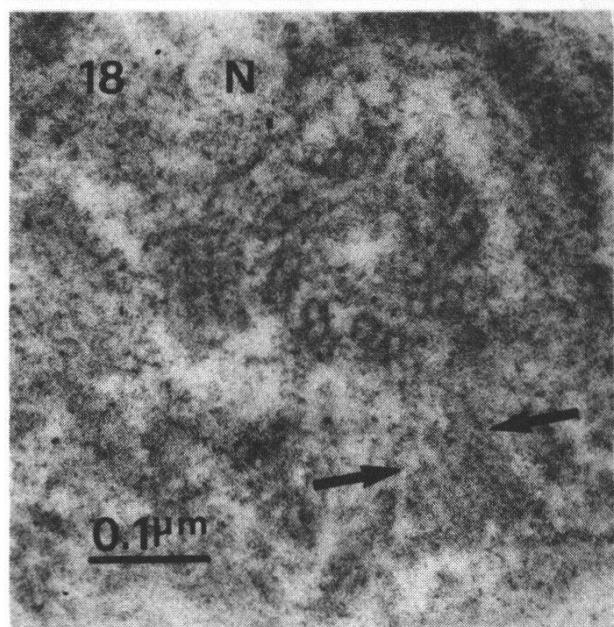
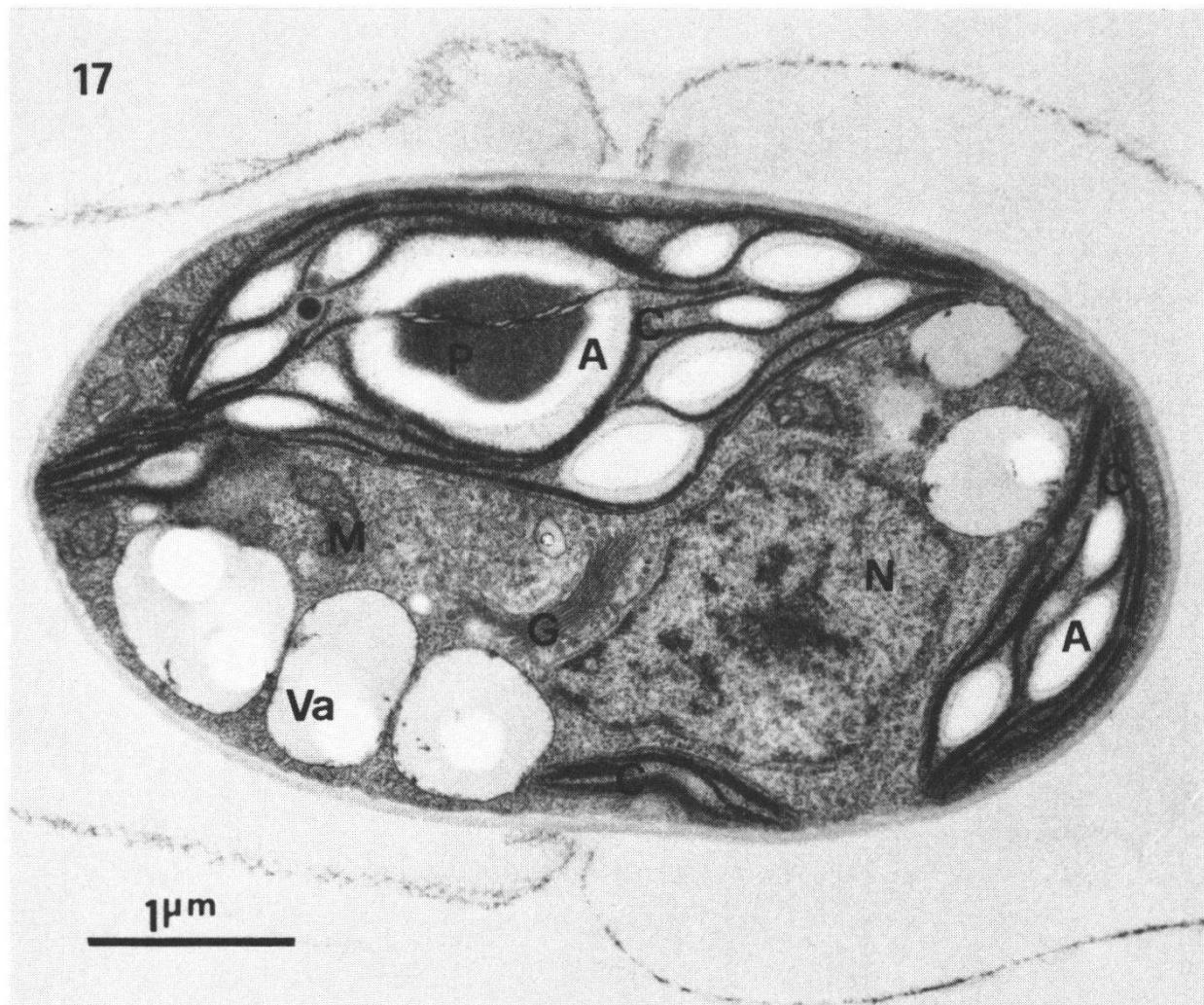
Figures 7 à 9. Légendes p. 177



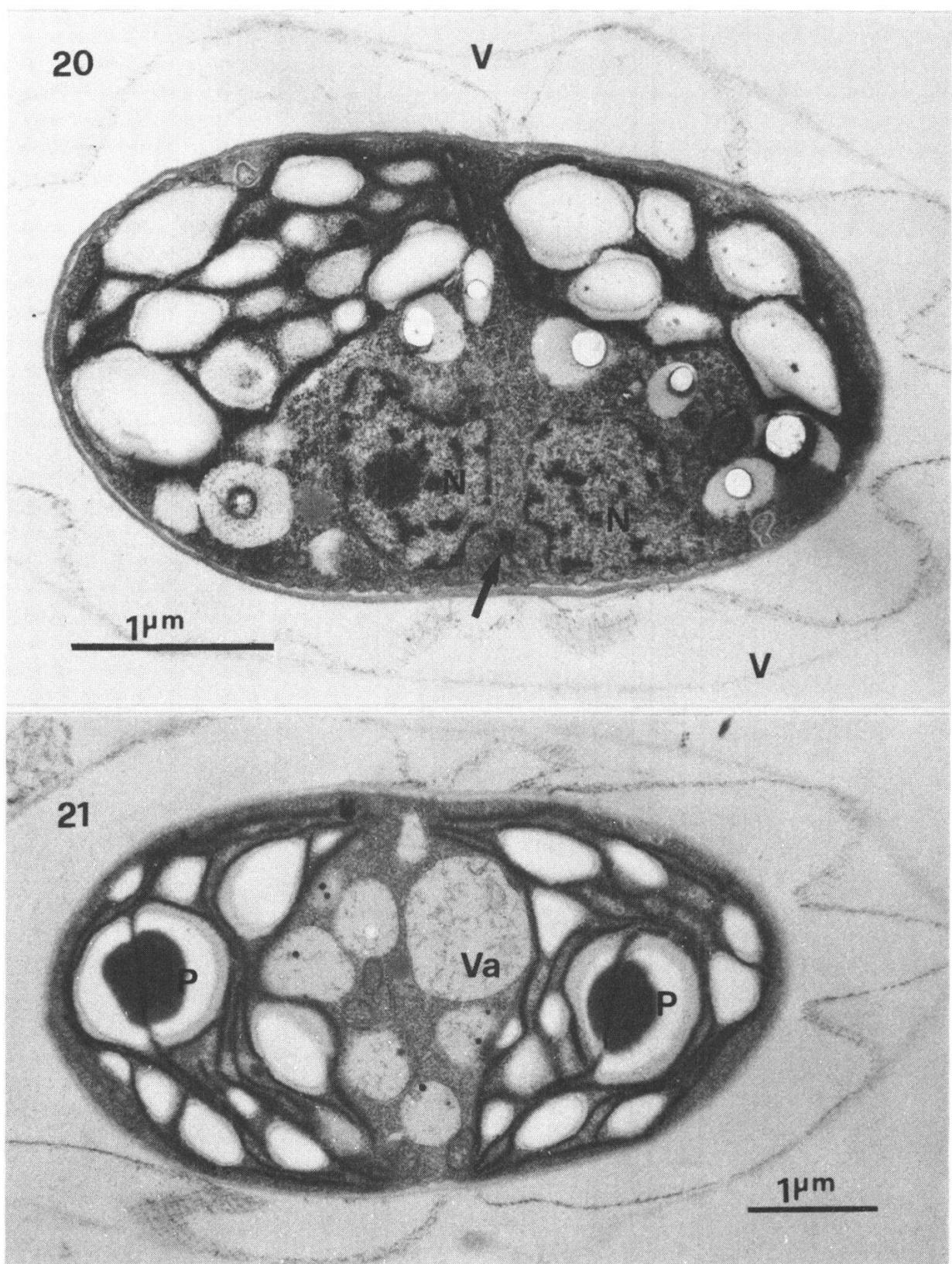
Figures 10 à 13. Légendes p. 177



Figures 14 à 16. Légendes p. 177



Figures 17 à 19. Légendes p. 177



Figures 20 à 21. Légendes p. 177